

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ ЗАОЧНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ДЕМИНА М.И, СОЛОВЬЕВ А.В., ЧЕЧЕТКИНА Н.В.

ГЕОБОТАНИКА С ОСНОВАМИ ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ



Москва 2013

УДК 581.9 (075.8)
ББК 28.5я 73

Рецензенты:

*Соловьев А.М. – доктор сельскохозяйственных наук, профессор,
заслуженный деятель науки РФ
(ФГБОУ ВПО «Московский государственный агроинженерный
университет имени В.П. Горячкина»);*

*Зубкова В.М. – доктор биологических наук, профессор
(ФГБОУ ВПО «Российский государственный социальный университет»);*

*Белослудцев В.И. – доктор педагогических наук, профессор
(ФГБОУ ВПО «Российский государственный аграрный заочный
университет»)*

Демина М.И., Соловьев А.В., Четкина Н.В. Геоботаника с основами экологии и географии растений: учебное пособие. – М.: ФГБОУ ВПО РГАЗУ, 2013. – 148 с.

В настоящем пособии приведены основные понятия экологии, жизненные формы, экологические факторы, вопросы фитоценологии: фитоценоз, его состав, структура, динамика и классификация, элементы географии растений, факторы, способствующие распространению растений, флора и растительность различных географических зон. Для составления пособия использован материал учебной литературы, указанной в библиографическом списке.

Пособие предназначено для реализации в высших учебных заведениях студентам агрономических, биологических и педагогических специальностей, слушателям факультета дополнительного профессионального образования.

Рекомендовано организационно-методической комиссией ФГБОУ ВПО «Российский государственный аграрный заочный университет» в качестве учебного пособия для студентов агрономических, биологических и педагогических специальностей и слушателей факультета дополнительного профессионального образования.

© ФГБОУ ВПО «Российский государственный аграрный заочный университет», 2013 г.

© М.И. Демина, А.В. Соловьев, Н.В. Четкина, 2013 г.

ВВЕДЕНИЕ

Растения вместе с животными и микроорганизмами образуют, по В.И. Вернадскому, «живое вещество планеты». Они находятся в тесном и постоянном взаимодействии, активно воздействуют на неживую природу, на скорость и направление многих геологических процессов, определяющих лик Земли. Между живой и неживой природой происходит постоянный обмен веществ и перенос энергии, что в конечном итоге создает условия для существования жизни на нашей планете.

Часть биосферы, в которой сосредоточена основная жизнь, называется фитогеосферой. Мощность фитогеосферы на суше достигает 100 м в районах распространения самых высоких лесных сообществ, в океане – несколько больше.

Изучение биосферы вызывает не только научный, но и практический интерес, поскольку биосфера – единственная оболочка Земли, где возможно постоянное нахождение и нормальная деятельность человека.

Человек находится под постоянным воздействием компонентов биосферы. В свою очередь он изменяет среду своего существования, как в благоприятную, так и в неблагоприятную сторону (загрязнение атмосферы, уничтожение лесов и т.д.). Чтобы избежать отрицательных последствий вмешательства человека, надо учитывать все многообразие взаимодействий между живыми и косными компонентами биосферы.

Растительный покров играет первостепенную регулирующую роль в жизни биосферы, в общем газообмене и в водном балансе Земли. Он активно воздействует на климат, принимает участие в образовании почвы и защищает ее от разрушения, делает возможным существование животного мира. Растения активно участвуют в биологическом круговороте веществ в системе атмосфера – почва – живые организмы.

Растениям принадлежит исключительная роль в очистке окружающей среды от загрязнений. В то же время растения сами страдают от загрязнений среды, и необходима разработка мер их защиты от токсических веществ.

Растительный мир – источник разнообразного сырья: продуктов питания для человека, корма для скота, строительных материалов, лекарственных веществ и т.п.

Человек издавна широко использует для своих нужд дикорастущие растения. При этом естественный растительный покров постоянно нарушается, а запасы полезных растений могут истощиться.

Охрана природы и рациональное использование ее ресурсов, в том

числе растительных, – важнейшая глобальная проблема современности. Эта задача многоплановая и должна решаться не только в рамках одного государства, а всем человечеством.

Формы и строение растений и животных, их распространение на земле, все проявления их жизни, их видовое разнообразие и эволюция – зависят от условий существования. Сравнивая растения одного и того же вида, живущие в различных условиях, например, на различных почвах, легко заметить эту зависимость. Сосна, выросшая на сфагновом болоте, отличается от сосны, выросшей (из таких же семян) на суходоле. Культивируемые растения на удобренном поле отличаются от таких же растений на удобренном участке. Замечая эти различия, говорят о влиянии на растения условий существования. Умело изменяя внешние условия, влияя ими на растения, можно изменить даже устойчивые наследственные черты организации растения – сортовые и видовые.

Одни и те же условия внешней среды не одинаково влияют на различные виды и сорта растений и даже на одно и то же растение в разные периоды его жизни. Поэтому на одном участке, рядом друг с другом, находят виды растений нормального роста и развития, и виды, явно угнетенные или недоразвитые. Это свидетельствует о различном отношении растений к данной среде.

Изучение закономерностей в отношениях между растениями и средой их обитания составляет содержание экологии растений. Чтобы содержание экологии растений определить более точно, необходимо рассмотреть, в чем состоит значение среды для растения и в чем сущность отношений растения к среде, его зависимости от среды, влияния на него среды.

Среда, в которой живет растение, состоит из многих элементов: состав и свойства воздуха и почвы, климат, наличие и количество других организмов и др. Не все элементы среды имеют для растения одинаковое значение. К некоторым оно всегда, или по крайней мере временами, относится безразлично и их присутствие или отсутствие, обилие или недостаток никак не отражаются на растении. Например, почти для всех зеленых растений газообразный азот, всегда присутствующий в среде их обитания – элемент безразличный. Непосредственно на них он никак не влияет, и они от него не зависят. Для прохождения хлебными злаками стадии яровизации необходимо, чтобы среда, имела определенную температуру воздуха, достаточное количество кислорода в нем и некоторую влажность. Но будет ли при этом свет или его не будет – безразлично: яровизация хлебных злаков происходит и на свету, и в темноте. Безразличные для растения элементы среды называют *экологическими факторами* жизни растения; в совокупности они составляют экологическую среду растения.

Среди экологических факторов надо различать необходимые для

растения, без которых оно не может пройти полный цикл развития и которые составляют действительно условия существования живого организма. Для зеленого растения такими факторами кроме O_2 и CO_2 , являются свет, тепло, вода и минеральные питательные соли. Без них зеленое растение не может производить органическое вещество, питаться, расти, жить. Эти условия существования зеленого растения для него равнозначимы и незаменимы (Вильямс). Отсутствие или чрезмерное обилие любого из них губельны для зеленого сухопутного растения. Другие экологические факторы не являются необходимыми для жизни и развития растения, хотя их наличие и количественное выражение оказывают на него свое влияние. Таковы, например, ветер, дымовые газы, разреженность воздуха и т.п.

Расчленение среды на безразличные элементы, экологические факторы и условия существования имеет значение для выяснения биологической значимости того или иного элемента среды. Необходимо, однако, помнить, что элементы, безразличные для одного вида или группы видов, далеко не безразличны для других. Например, для организмов, усваивающих свободный азот (клубеньковые бактерии, азотобактерии и некоторые другие бактерии, некоторые водоросли), газообразный азот – экологический фактор и даже одно из условий существования. Но эти же организмы – факторы экологической среды зеленых растений, и последние не безразлично относятся к их обилию в почве и жизнедеятельности. Следовательно, не прямо, а косвенно, через деятельность усваивающих азот организмов, свободный азот входит в экологическую среду зеленого растения. Элемент среды, безразличный растению в один период его жизни, становится в другой период экологическим фактором и даже условием существования; таков, например, свет не в период яровизации, а в период прохождения световой стадии развития. Количественное выражение фактора, являющегося необходимым условием для прохождения растением одной стадии, становится вредным для следующей стадии (например, пониженная температура, необходимая для яровизации многих растений, вредна для их дальнейшего развития). Для некоторых зеленых растений необходимым условием существования оказываются другие организмы (орхидные, вересковые и др. облигатные микотрофы с эндотрофными микоризами; растения – хозяева для растений – паразитов).

Необходимо отметить условность отнесения того или иного элемента среды к безразличным, так как новые исследования могут выявить его экологическое значение.

Одновременно с ассимиляцией (питанием) непрерывно идет процесс диссимиляции или отмирания, разрушения, разложения или отвода и выделения ненужного. Это – процесс возвращения, в конечном счете, во внешнюю среду продуктов жизнедеятельности растения, начиная от

выделения кислорода при фотосинтезе, углекислого газа при дыхании, отработанной воды при транспирации и кончая органическими веществами и запасами энергии в них, поступающими в почву при жизни и после смерти растения и его частей.

Глава I. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКОЛОГИИ

Основным понятием и основной таксономической единицей в экологии является «экосистема». Этот термин, как упоминалось выше, введен в употребление А. Тенсли в 1935 г., т.е. более полувека спустя после выделения экологии как отрасли научных знаний.

Под экосистемой понимается любая природная система, состоящая из живых существ и среды их обитания, объединенных в единое функциональное целое. Основные свойства экосистем – способность осуществлять круговорот веществ, противостоять внешним воздействиям, производить биологическую продукцию. Выделяют обычно экосистемы различного ранга: от микроэкосистем (небольшой водоем, труп животного с населяющими его организмами или ствол дерева в стадии разложения, пока они существуют и в них присутствуют живые организмы, способные осуществлять круговорот веществ); мезоэкосистемы (лес, пруд, река и т.п.); макроэкосистемы (океан, континент, природная зона и т.п.) и глобальная экосистема – биосфера в целом.

Таким образом, более крупные экосистемы включают в себя экосистемы меньшего ранга. Образное (шутливое) определение экосистемы дал географ и писатель Г.К. Ефремов: это любое природное образование – «от кочки до оболочки» (географической).

Близкий по содержанию смысл вкладывается в термин «биогеоценоз», введенный в литературу академиком В.Н. Сукачевым несколько позднее, чем «экосистема», – в 1942 г.

Экосистемы (биогеоценозы) обычно включают два блока. Первый из них состоит из взаимосвязанных организмов разных видов и носит название «биоценоз» (термин введен немецким зоологом К. Мебиусом в 1877 г.), второй блок составляет среда обитания, которую в данном случае называют «биотоп» или «экоотоп».

Каждый биоценоз состоит из множества видов, но виды входят в него не отдельными особями, а популяциями или их частями. Популяция – это относительно обособленная часть вида (состоит из особей одного вида), занимающая определенное пространство и способная к саморегулированию и поддержанию оптимальной численности особей. Каждый вид в пределах занимаемой территории (ареала), таким образом, распадается на популяции. Размеры их различны. В таком случае можно сказать, что биоценоз – это сумма взаимосвязанных между собой и с условиями среды популяций разных видов.

В экологии часто пользуются также термином «сообщество». Содержание этого термина неоднозначно. Под ним понимается и совокупность взаимосвязанных организмов разных видов (синоним биоценоза), и аналогичная совокупность только растительных (фитоценоз, растительное сообщество), животных (зооценоз) организмов или микробного населения (микробоценоз).

Экология как наука рассматривает системы, звенья, которые находятся в тесной взаимосвязи и взаимозависимости. Из этого вытекает необходимость учета множества факторов при анализе тех или иных экологических явлений и тем более при планировании любых вмешательств в экосистемы. Такой подход, в свою очередь, невозможен без комплексного метода изучения, оценки и решения тех или иных экологических задач. По этим же причинам очевидна тесная связь экологии с другими науками, сведениями из которых необходимо не только располагать, но и уметь их грамотно использовать. К таким наукам относятся: биология, география, почвоведение, гидрология, химия, физика и другие отрасли знаний. Важно также уметь пользоваться необходимой информацией из различных отраслей хозяйства и свойственных им технологических процессов.

Говоря о системных явлениях, важно познакомиться с видами систем, общими положениями теории систем. Обычно различают три вида систем: 1) *изолированные*, которые не обмениваются с соседними ни веществом, ни энергией, 2) *закрытые*, которые обмениваются с соседними энергией, но не веществом (например, космический корабль) и 3) *открытые*, которые обмениваются с соседними и веществом, и энергией. Практически все природные (экологические) системы относятся к типу открытых.

Существование систем немислимо без связей. Последние делят на *прямые* и *обратные*. *Прямой* называют такую связь, при которой один элемент (А) действует на другой (В) без ответной реакции. Примером такой связи может быть действие древесного яруса леса на случайно выросшее под его пологом травянистое растение или действие солнца на земные процессы. При *обратной* связи элемент В оказывает ответное действие на элемент А. *Обратные связи* бывают *положительными* и *отрицательными*. И те и другие играют существенную роль в экологических процессах и явлениях.

Положительная обратная связь ведет к усилению процесса в одном направлении. Пример ее – заболачивание территории, например, после вырубки леса. Снятие лесного полога и уплотнение почвы обычно приводит к накоплению воды на ее поверхности. Это, в свою очередь, дает возможность поселяться здесь растениям – влагонакопителям, например сфагновым мхам, содержание воды в которых в 25-30 раз превышает вес их тела. Процесс начинает действовать в одном направлении: увеличение

увлажнения – обеднение кислородом – замедление разложения растительных остатков – накопление торфа – дальнейшее усиление заболачивания.

Отрицательная обратная связь действует таким образом, что в ответ на усиление действия элемента А увеличивается противоположная по направлению сила действия элемента В. Такая связь позволяет сохраняться системе в состоянии устойчивого динамического равновесия. Это наиболее распространенный и важный вид связей в природных системах. На них, прежде всего, базируется устойчивость и стабильность экосистем. Пример такой связи – взаимоотношение между хищником и его жертвой. Увеличение численности жертвы как кормового ресурса, например полевых мышей для лис, создает условия для размножения и увеличения численности последних. Они, в свою очередь, начинают более интенсивно уничтожать жертву и снижают ее численность. В целом численность хищника и жертвы синхронно колеблется в определенных границах. Второй пример. В истории биосферы имели место явления локального увеличения содержания углекислого газа в атмосфере, например, при извержении вулканов. За этим следовало повышение интенсивности фотосинтеза и связывание углекислоты в органическом веществе, а также более интенсивное поглощение ее океаном. Третий пример. В природе закономерны периодические повышения уровней почвенно-грунтовых вод. За этим следует увеличение их контакта с корневыми системами растений, повышение расходования на испарение растительностью (транспирацию) и возвращение уровней грунтовой воды в исходное состояние.

Одно из отрицательных проявлений деятельности человека в природе связано с нарушением этих связей, что может привести к разрушению экосистем или переходу их в другое состояние. Например, умеренное загрязнение водной среды органическими и биогенными (необходимыми для жизнедеятельности организмов) веществами обычно сопровождается интенсификацией деятельности организмов, потребляющих эти вещества, результатом чего является самоочищение водоемов. Перегрузка же среды загрязняющими веществами на определенном этапе ведет к угнетению или уничтожению организмов-санитаров, переводу установившихся обратных связей в прямые, переходу системы на другой уровень. В результате неизбежным становится прогрессирующее загрязнение, обеднение водной среды кислородом и превращение чистых озерных или текущих вод в системы болотного типа.

Универсальное свойство экосистем – их эмерджентность (англ. эмердженс – возникновение, появление нового), заключающееся в том, что свойства системы как целого не являются простой суммой свойств слагающих ее частей или элементов. Например, одно дерево, как и редкий древостой, не составляет леса, поскольку не создает определенной среды

(почвенной, гидрологической, метеорологической и т.д.) и свойственных лесу взаимосвязей различных звеньев, обуславливающих новое качество. Недоучет эмерджентности может приводить к крупным просчетам при вмешательстве человека в жизнь экосистем или при конструировании систем для выполнения определенных целей. Например, сельскохозяйственные поля (агроценозы) имеют низкую степень эмерджентности и поэтому характеризуются крайне низкой способностью саморегулирования и устойчивости. В них, вследствие бедности видового состава организмов, крайне незначительны взаимосвязи, велика вероятность интенсивного размножения отдельных нежелательных видов (сорняков, вредителей).

Энергетические процессы в экосистемах подчиняются первому и второму началам термодинамики. В соответствии с ними энергия не возникает и не исчезает, она лишь переходит из одной формы в другую (первое начало термодинамики). При этом часть энергии при любых ее превращениях рассеивается (теряется) в виде тепла (второе начало термодинамики). Мерой необратимого рассеивания энергии является *энтропия* (греч. эн – внутрь, тропе – превращение). Последнюю можно характеризовать и через степень упорядоченности системы. Так, живые организмы и нормально функционирующие экосистемы характеризуются высокой степенью упорядоченности слагающих их элементов. Они сохраняют (поддерживают) определенный уровень энергии и тем самым противостоят энтропии. Мертвый организм характеризуется максимальной неупорядоченностью элементов (структур), в результате чего приходит в равновесие с окружающей его средой (температура его тела выравнивается с температурой среды, составляющие его химические элементы и соединения включаются в процессы круговорота и становятся частью среды). Это значит, что организм как система приходит в состояние полной неупорядоченности, максимальной энтропии. Показатель, противоположный энтропии, носит название негэнтропии. Чем выше организованность системы (упорядоченность), тем значительнее ее негэнтропия. Опасно любое вмешательство в систему, которое ведет к снижению ее негэнтропии, а, следовательно, устойчивости и способности противостоят внешним возмущениям.

Основным свойством нормально функционирующих природных экосистем является способность извлекать негэнтропию из внешней среды (солнечную энергию) и тем самым поддерживать свою высокую упорядоченность.

Деятельность человека, если она превышает определенные пределы, ведет к снижению негэнтропии систем, а, следовательно, уменьшает их способность поддерживать себя в устойчивом состоянии вплоть до перехода к полной неупорядоченности (максимальной энтропии) и гибели.

Видный американский эколог Б. Коммонер сделал удачную попытку

обобщить системность экологии как науки в виде четырех законов. Эти законы в основе своей не новы, но впервые сформулированы в образной простой форме. Их соблюдение – обязательное условие любой экологически обусловленной деятельности человека в природе.

Первый закон Коммонера отражает по сути своей всеобщую связь процессов и явлений в природе и звучит так: «Все связано со всем». *Второй закон* базируется на положении сохранения вещества и энергии: «Все должно куда-то деваться». Какой бы ни была высокой труба завода, она не может выбрасывать отходы производства за пределы биосферы. В такой же мере загрязнители, попадающие в реки, в конечном счете, оказываются в морях и океанах и с их продуктами возвращаются к человеку в виде своего рода «экологического бумеранга». *Третий закон* ориентирует на действия, согласующиеся с природными процессами, сотрудничество с природой, или коадаптацию (лат. ко – с, вместе; адаптацию – приспособление), вместо покорения человеком природы, подчинения ее своим целям: «Природа знает лучше». Сущность *четвертого закона* заключается в ориентации человека на то, что любое его действие в природе не остается бесследным, мнимая выгода часто оборачивается ущербом, а охрана природы и рациональное использование природных ресурсов немислимы без определенных экономических затрат. Звучит этот закон так: «Ничто не дается даром». Дешевому природопользованию не должно быть места. Если не заплатим за него мы, то в многократном размере это должны будут сделать пришедшие нам на смену поколения.

1.1. Среда и факторы среды обитания организмов

Под средой обитания обычно понимают природные тела и явления, с которыми организм (организмы) находятся в прямых или косвенных взаимоотношениях. Отдельные элементы среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями (адаптациями), носят название *факторов*.

Наряду с термином «*среда обитания*» используются также понятия «*экологическая среда*», «*местообитание*», «*окружающая среда*», «*окружающая природная среда*», «*окружающая природа*» и др. Четких различий между этими терминами нет, но на некоторых из них следует остановиться. В частности, под популярным в последнее время термином «*окружающая среда*» понимается, как правило, среда, в той или иной (в большинстве случаев в значительной) мере измененная человеком. К ней близки по смыслу «*техногенная среда*», «*антропогенная среда*», «*промышленная среда*».

Природная среда, окружающая природа – это среда, не измененная человеком или измененная в малой степени. С термином «местообитание»

связывается та среда жизни организма или вида, в которой осуществляется весь цикл его развития.

В «Общей экологии» речь, как правило, идет о природной среде, окружающей природе, местообитаниях; в «Прикладной и социальной экологии» – об окружающей среде. Этот термин часто считают неудачным переводом с английского *environment*, поскольку отсутствует указание на объект, который окружает среда.

Влияние среды на организмы обычно оценивают через отдельные факторы (лат. делающий, производящий). *Под экологическими факторами* понимаются любые элементы или условия среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями, или адаптациями. За пределами приспособительных реакций лежат летальные (гибельные для организмов) значения факторов.

Классификация факторов:

Чаще всего факторы делят на три группы.

1. Факторы неживой природы (*абиотические, или физико-химические*). К ним относятся климатические, атмосферные, почвенные (эдафические), геоморфологические (орографические), гидрологические и др.

2. Факторы живой природы (*биотические*) – влияние одних организмов или их сообществ на другие. Эти влияния могут быть со стороны растений (*фитогенные*), животных (*зоогенные*), микроорганизмов, грибов и т.п.

3. Факторы человеческой деятельности (*антропогенные*). В их числе различают прямое влияние на организмы (например, промысел) и косвенное – влияние на местообитание (например, загрязнение среды, уничтожение кормовых угодий, строительство плотин на реках и т.п.).

Современные экологические проблемы и возрастающий интерес к экологии связан с действием антропогенных факторов.

Интересна классификация факторов по периодичности и направленности действия, степени адаптации к ним организмов, предложенная А.С. Мончадским. В этом отношении выделяют факторы, действующие строго периодически (смены времени суток, сезонов года, приливо-отливные явления и т.п.), действующие без строгой периодичности, но повторяющиеся время от времени. К этой группе относят погодные явления, наводнения, ураганы, землетрясения и т.п. Следующая группа – факторы направленного действия, они обычно изменяются в одном направлении (потепление или похолодание климата, зарастание водоемов, заболачивание территорий и т.п.). И последняя группа – факторы неопределенного действия. Это антропогенные факторы, наиболее опасные для организмов и их сообществ.

Из перечисленных групп факторов организмы легче всего адаптируются или адаптированы к тем, которые четко изменяются (строго

периодические, направленные). Адапционность к ним такова, что часто становится наследственно обусловленной. И если фактор меняет периодичность, то организм продолжает в течение некоторого времени сохранять адаптации к нему, т.е. действовать в ритме так называемых «биологических часов». Такое явление, в частности, имеет место при смене часовых поясов.

Некоторые трудности характерны для адаптации к нерегулярно-периодическим факторам, но организмы нередко имеют механизмы предчувствия их возможности (землетрясения, ураганы, наводнения и т.п.) и в какой-то мере могут смягчать их отрицательные последствия.

Наибольшие трудности для адаптации представляют факторы, природа которых неопределенна, к ним организм, как правило, не готов, вид не встречался с такими явлениями и в процессе эволюции. Сюда, как отмечалось, относится группа антропогенных факторов. В этом их основная специфика и антиэкологичность. Многие из этих факторов, кроме того, выступают как вредные. Их причисляют к группе ксенобиотиков (греч. ксенокс – чужой). К последним относятся практически все загрязняющие вещества. В числе быстроизменяющихся факторов большое беспокойство в настоящее время вызывают изменение климата, обуславливаемое так называемым «тепличным, или парниковым эффектом», изменение водных экосистем в результате преобразования рек, мелиорации и т.п. Только в отдельных случаях по отношению к таким факторам организмы могут использовать механизмы так называемых преадаптаций, т.е. те адаптации, которые выработались по отношению к другим факторам. Так, например, устойчивости растений к загрязнению воздуха в какой-то мере способствуют те структуры, которые благоприятны для повышения засухоустойчивости: плотные покровные ткани листьев, наличие на них воскового налета, опушенности, меньшее количество устьиц и другие структуры, замедляющие процессы поглощения веществ, а следовательно, и отравление организма. Это необходимо учитывать, в частности, при подборе ассортимента видов для выращивания в районах с высокой промышленной нагрузкой, для озеленения городов, промплощадок и т.п.

Действия факторов среды на организмы. В комплексе действия факторов можно выделить некоторые закономерности, которые являются в значительной мере универсальными (общими) по отношению к организмам. К таким закономерностям относятся *правило оптимума, правило взаимодействия факторов, правило лимитирующих факторов* и некоторые другие.

Правило оптимума. В соответствии с этим правилом для экосистемы, организма или определенной стадии его развития имеется диапазон наиболее благоприятного (оптимального) значения фактора. За пределами зоны оптимума лежат *зоны угнетения, переходящие в критические точки,*

за которыми существование невозможно (рис. 1). К зоне оптимума обычно приурочена максимальная плотность популяции. Зоны оптимума для различных организмов неодинаковы. Для одних они имеют значительный диапазон такие организмы относятся к группе *эврибионтов* (греч. эури – широкий; биос – жизнь). Организмы с узким диапазоном адаптации к факторам называются *стенобионтами* (греч. стenos – узкий). Важно подчеркнуть, что зоны оптимума по отношению к различным факторам различаются, и поэтому организмы полностью проявляют свои потенциальные возможности в том случае, если весь спектр факторов имеет для них оптимальные значения.

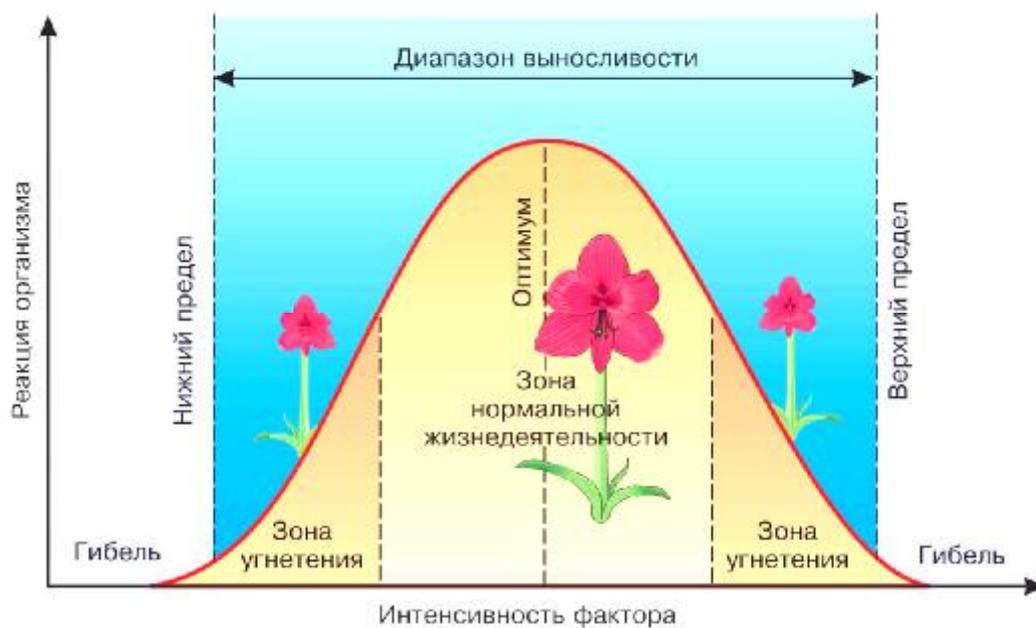


Рис. 1. Действие фактора на организмы «Правило оптимума»

Диапазон значений факторов (между критическими точками) называют *экологической валентностью*. Синонимом термина валентность является *толерантность* (лат. толеранция – терпение), или *пластичность* (изменчивость). Эти характеристики зависят в значительной мере от среды, в которой обитают организмы. Если она относительно стабильна по своим свойствам (малы амплитуды колебаний отдельных факторов), в ней больше *стенобионтов* (например, в водной среде), если динамична, например, наземно-воздушная – в ней больше шансов на выживание имеют *эврибионты*.

Зона оптимума и экологическая валентность обычно шире у теплокровных организмов, чем у холоднокровных. Надо также иметь в виду, что экологическая валентность для одного и того же вида не остается одинаковой в различных условиях (например, в северных и южных районах в отдельные периоды жизни и т.п.). Молодые и старческие организмы,

как правило, требуют более кондиционированных (однородных) условий. Иногда эти требования весьма неоднозначны. Например, по отношению к температуре личинки насекомых обычно стенобионтны (стенотермны), в то время как куколки и взрослые особи могут относиться к эврибионтам (эвритермным).

Правило взаимодействия факторов. Сущность его заключается в том, что одни факторы могут усиливать или смягчать силу действия других факторов. Например, избыток тепла может в какой-то мере смягчаться пониженной влажностью воздуха, недостаток света для фотосинтеза растений – компенсироваться повышенным содержанием углекислого газа в воздухе и т.п. Из этого, однако, не следует, что факторы могут взаимозаменяться. Они не взаимозаменяемы.

Правило лимитирующих факторов. Сущность этого правила заключается в том, что фактор, находящийся в недостатке или избытке (вблизи критических точек) отрицательно влияет на организмы и, кроме того, ограничивает возможность проявления силы действия других факторов, в том числе и находящихся в оптимуме. Например, если в почве имеются в достатке все, кроме одного, необходимые для растения химические элементы, то рост и развитие растения будет обуславливаться тем из них, который находится в недостатке. Все другие элементы при этом не проявляют своего действия. Лимитирующие факторы обычно обуславливают границы распространения видов (популяций), их ареалы. От них зависит продуктивность организмов и сообществ. Поэтому крайне важно своевременно выявлять факторы минимального и избыточного значения, исключать возможности их проявления (например, для растений – сбалансированным внесением удобрений).

Человек своей деятельностью часто нарушает практически все из перечисленных закономерностей действия факторов. Особенно это относится к лимитирующим факторам (разрушение местообитаний, нарушение режима водного и минерального питания растений и т.п.).

Правило экологических валентностей. Экологическая валентность, а, следовательно, и адаптационные возможности вида, популяции или любой группы особей всегда шире ее значения для отдельной особи.

Фотопериодизм. Под фотопериодизмом понимают реакцию организма на длину дня (светлого времени суток). При этом длина светового дня выступает и как условие роста и развития, и как фактор-сигнал для наступления каких-то фаз развития или поведения организмов.

Применительно к растениям обычно выделяют организмы короткого и длинного дня. Растения короткого дня существуют в низких (южных) широтах, где при длинном периоде вегетации день остается относительно коротким. Растения длинного дня характерны для высоких (северных) широт, где при коротком вегетационном периоде день длиннее, чем в южных широтах, вплоть до круглосуточного. Перемещение растений из

одних широт в другие без учета данного явления в основном заканчивается неудачей: растения ненормально развиваются, не вызревают.

Сигнальное свойство фотопериодизма выражается в том, что растительные и животные организмы обычно реагируют на длину дня своим поведением, физиологическими процессами. Например, сокращение продолжительности дня является сигналом для подготовки организмов к зиме. Для растений это повышение концентрации клеточного сока и т.п. Для животных – накопление жиров, смена кожных покровов, приготовление птиц к перелетам и т.п.

Другие факторы обычно в меньшей мере используются как сигнал (например, температура), поскольку они изменяются не с такой строгой закономерностью, как фотопериод, и могут провоцировать наступление у организмов каких-то фаз или явлений преждевременно или с запозданием. Хотя определенную корректировку в действие фотопериодизма они вносят.

Адаптации к ритмичности природных явлений. Наряду с длиной дня организмы эволюционно адаптировались к другим видам периодических явлений в природе. Прежде всего, это относится к суточной и сезонной ритмике, приливо-отливным явлениям, ритмам, обусловливаемым солнечной активностью, лунными фазами и другими явлениями, повторяющимися со строгой периодичностью. Человек может нарушать эту ритмику через изменение среды, перемещением организмов в новые условия и другими действиями.

Ритмичность действия факторов среды, подверженная строгой периодичности, стала физиологически и наследственно обусловленной для многих организмов. Например, к суточной ритмике адаптирована активность многих животных организмов (интенсивность дыхания, частота сердцебиений, деятельность желез внутренней секреции и т.п.). Одни организмы очень стойко сохраняют эту ритмику, другие более пластичны.

Индивидуальны реакции отдельных людей на изменение суточной ритмики. Например, смену часовых поясов одни лица переносят относительно легко, и для их адаптации в новых условиях требуется непродолжительное время. Другие – ощущают такие смены болезненно и приспособляются к ним в течение более длительных периодов.

Поразительна высокая и разнообразная адаптивность некоторых организмов к подобным природным ритмам. Например, приливо-отливные ритмы морей связаны с солнечными сутками (24 часа), лунными сутками (24 часа 50 минут). Кроме этого, в течение последних имеют место два прилива и два отлива, которые ежедневно смещаются на 50 минут. Сила приливов изменяется также в течение лунного месяца, равного 29,5 солнечным суткам, а приливы дважды в месяц (при новолунии и полнолунии) достигают максимальной величины. Некоторые организмы, обитающие в приливо-отливной зоне (литораль),

адаптируются ко всем изменениям водной среды. Например, отдельные рыбы (атерина в Калифорнии) откладывают икринки на границе максимального прилива. К этому же периоду приурочен и выход мальков из икринок.

Многие из ритмов становятся наследственно обусловленными. Например, при перемещении некоторых животных в более северные районы они (животные) продолжают сохранять свою ритмику. В таких случаях нарушается правило приуроченности наиболее ответственных периодов в жизни (размножения) к более благоприятному времени.

Нет оснований доказывать, что ритмичность деятельности организмов должна учитываться человеком при тех или иных изменениях среды и особенно при перемещениях или переселениях организмов, например при интродукции (перемещении вида в новые условия за пределы его ареала).

1.2. Адаптация организмов к среде обитания

Наряду с понятиями «среда», «местообитание», «природная среда», «окружающая среда» широко используется термин «среда жизни». Все разнообразие условий на Земле объединяют в четыре среды жизни: водную, наземно-воздушную, почвенную и организменную (в последнем случае одни организмы являются средой для других).

Среды жизни выделяются обычно по фактору или комплексу факторов, которые являются средообразующими и обуславливают свойства сред.

Водная среда. Эта среда наиболее однородна среди других. Она мало изменяется в пространстве, здесь нет четких границ между отдельными экосистемами. Амплитуды значений факторов также невелики. Разница между максимальными и минимальными значениями температуры здесь обычно не превышает 50°C (в наземно-воздушной среде – до 100°C). Среде присуща высокая плотность. Для океанических вод она равна $1,3 \text{ г/см}^3$, для пресных – близка к единице. Давление изменяется только в зависимости от глубины: каждый 10-метровый слой воды увеличивает давление на 1 атмосферу.

Лимитирующим фактором часто бывает кислород. Содержание его, как правило, не превышает 1% от объема. При повышении температуры, обогащении органическим веществом и слабом перемешивании содержание кислорода в воде уменьшается. Малая доступность кислорода для организмов связана также с его слабой диффузией (в воде она в тысячи раз меньше, чем в воздухе). Второй лимитирующий фактор – свет. Освещенность быстро уменьшается с глубиной. В идеально чистых водах свет может проникать до глубины 50-60 м, в сильно загрязненных – только на несколько сантиметров.

В воде мало теплокровных, или гомойотермных (греч. хомой – одинаковый, термо – тепло), организмов. Это результат двух причин: малое колебание температур и недостаток кислорода. Основной адаптационный механизм гомойотермии – противостояние неблагоприятным температурам. В воде такие температуры маловероятны, а в глубинных слоях температура практически постоянна (+4⁰С). Поддержание постоянной температуры тела обязательно связано с интенсивными процессами обмена веществ, что возможно только при хорошей обеспеченности кислородом. В воде таких условий нет. Теплокровные животные водной среды (киты, тюлени, морские котики и др.) – это бывшие обитатели суши. Их существование невозможно без периодической связи с воздушной средой.

Типичные обитатели водной среды имеют переменную температуру тела и относятся к группе пойкилотермных (греч. пойкиос – разнообразный). Недостаток кислорода они в какой-то мере компенсируют увеличением соприкосновения органов дыхания с водой. Многие обитатели вод (гидробионты) потребляют кислород через все покровы тела. Часто дыхание сочетается с фильтрационным типом питания, при котором через организм пропускается большое количество воды. Некоторые организмы в периоды острого недостатка кислорода способны резко замедлять жизнедеятельность, вплоть до состояния анабиоза (почти полное прекращение обмена веществ).

К высокой плотности воды организмы адаптируются в основном двумя путями. Одни используют ее как опору и находятся в состоянии свободного парения. Плотность (удельный вес) таких организмов обычно мало отличается от плотности воды. Этому способствует полное или почти полное отсутствие скелета, наличие выростов, капелек жира в теле или воздушных полостей. Такие организмы объединяются в группу планктона (греч. планктос – блуждающий). Различают растительный (фито-) и животный (зоо-) планктон. Размеры планктонных организмов обычно невелики. Но на их долю приходится основная масса водных обитателей.

Активно передвигающиеся организмы (пловцы) адаптируются к преодолению высокой плотности воды. Для них характерна продолговатая форма тела, хорошо развитая мускулатура, наличие структур, уменьшающих трение (слизь, чешуя). В целом же высокая плотность воды имеет следствием уменьшение доли скелета в общей массе тела гидробионтов по сравнению с наземными организмами.

В условиях недостатка света или его отсутствия организмы для ориентации используют звук. Он в воде распространяется намного быстрее, чем в воздухе. Для обнаружения различных препятствий применяется отраженный звук по типу эхолокации. Для ориентации используются также запаховые явления (в воде запахи ощущаются намного лучше, чем в воздухе). В глубинах вод многие организмы

обладают свойством самосвечения (биолюминесценции).

Растения, обитающие в толще воды, используют в процессе фотосинтеза наиболее глубоко проникающие в воду голубые, синие и синефиолетовые лучи. Соответственно и цвет растений меняется с глубиной от зеленого к бурому и красному.

Адекватно адаптационным механизмам выделяются следующие группы гидробионтов: отмеченный выше планктон – свободнопарящие, нектон (греч. нектос – плавающий) – активно передвигающиеся, бентос (греч. бентос – глубина) – обитатели дна, пелагос (греч. пелагос – открытое море) – обитатели водной толщи, нейстон – обитатели верхней пленки воды (часть тела может быть в воде, часть – в воздухе).

Воздействие человека на водную среду проявляется в уменьшении прозрачности, изменении химического состава (загрязнении) и температуры (тепловое загрязнение). Следствием этих и других воздействий является обеднение кислородом, снижение продуктивности, смены видового состава и другие отклонения от нормы.

Наземно-воздушная среда. Эта среда относится к наиболее сложной как по свойствам, так и по разнообразию в пространстве. Для нее характерна низкая плотность воздуха, большие колебания температуры (годовые амплитуды до 100⁰С), высокая подвижность атмосферы. Лимитирующими факторами чаще всего являются недостаток или избыток тепла и влаги. В отдельных случаях, например под пологом леса, недостаток света.

Большие колебания температуры во времени и ее значительная изменчивость в пространстве, а также хорошая обеспеченность кислородом явились побудительными мотивами для появления организмов с постоянной температурой тела (гомойотермных). Гомойотермия позволила обитателям суши существенно расширить место обитания (ареалы видов), но это неизбежно связано с повышенными энергетическими тратами.

Для организмов наземно-воздушной среды типичны три механизма адаптации к температурному фактору: *физический, химический, поведенческий*. *Физический* осуществляется регулированием теплоотдачи. Факторами ее являются кожные покровы, жировые отложения, испарение воды (потовыделение у животных, транспирация у растений). Этот путь характерен для пойкилотермных и гомойотермных организмов. *Химические адаптации* базируются на поддержании определенной температуры тела. Это требует интенсивного обмена веществ. Такие адаптации свойственны гомойотермным и лишь частично пойкилотермным организмам. *Поведенческий путь* осуществляется посредством выбора организмами предпочтительных положений (открытые солнцу или затененные места, разного вида укрытия и т.п.). Он свойственен обеим группам организмов, но пойкилотермным в большей степени. Растения приспособляются к температурному фактору в

основном через физические механизмы (покровы, испарение воды) и лишь частично – поведенчески (повороты пластинок листьев относительно солнечных лучей, использование тепла земли и утепляющей роли снежного покрова).

Адаптации к температуре осуществляются также через размеры и форму тела организмов. Для уменьшения теплоотдачи выгоднее крупные размеры (чем крупнее тело, тем меньше его поверхность на единицу массы, а, следовательно, и теплоотдача, и наоборот). По этой причине одни и те же виды, обитающие в более холодных условиях (на севере), как правило, крупнее тех, которые обитают в более теплом климате. Эта закономерность называется *правилом Бергмана*. Регулирование температуры осуществляется также через выступающие части тела (ушные раковины, конечности, органы обоняния). В холодных районах они, как правило, меньше по размерам, чем в более теплых (*правило Аллена*).

О зависимости теплоотдачи от размеров тела можно судить по количеству кислорода, расходуемого при дыхании на единицу массы различными организмами. Оно тем больше, чем меньше размеры животных. Так, на 1 кг массы потребление кислорода ($\text{см}^3/\text{час}$) составило: лошадь – 220, кролик – 480, крыса – 1800, мышь – 4100.

Регулирование водного баланса организмами. У животных различают три механизма: *морфологический* – через форму тела, покровы; *физиологический* – посредством высвобождения воды из жиров, белков и углеводов (метаболическая вода), через испарение и органы выделения; *поведенческий* – выбор предпочтительного расположения в пространстве.

Растения избегают обезвоживания либо посредством запасаания воды в теле и защиты ее от испарения (суккуленты), либо через увеличение доли подземных органов (корневых систем) в общем объеме тела. Уменьшению испарения способствуют также различного рода покровы (волоски, плотная кутикула, восковой налет и др.). При избытке воды механизмы ее экономии слабо выражены. Наоборот, некоторые растения способны выделять избыточную воду через листья, в капельно-жидком виде (*«плач растений»*).

Воздействия человека на наземно-воздушную среду и ее обитателей многообразны.

Почвенная среда. Эта среда имеет свойства, сближающие ее с водной и наземно-воздушной средами. Многие мелкие организмы живут здесь как гидробионты – в поровых скоплениях свободной воды. Как и в водной среде, в почвах невелики колебания температур. Амплитуды их быстро затухают с глубиной. Существенна вероятность дефицита кислорода, особенно при избытке влаги или углекислоты. Сходство с наземно-воздушной средой проявляется через наличие пор, заполненных воздухом.

К специфическим свойствам, присущим только почве, относится плотное сложение (твердая часть или скелет). В почвах обычно выделяют

три фазы (части): твердую, жидкую и газообразную. В.И. Вернадский почву отнес к биокосным телам, подчеркивая этим большую роль в ее образовании и жизни организмов и продуктов их жизнедеятельности. Почва – наиболее насыщенная живыми организмами часть биосферы (почвенная пленка жизни). Поэтому в ней иногда выделяют четвертую фазу – живую.

Есть основание рассматривать почву как среду, которая играла промежуточную роль при выходе организмов из воды на сушу (М.С. Гиляров). Кроме перечисленных выше свойств, сближающих эти среды, в почве организмы находили защиту от жесткого космического излучения (при отсутствии озонового экрана).

В качестве лимитирующих факторов в почве чаще всего выступает недостаток тепла (особенно при вечной мерзлоте), а также недостаток (засушливые условия) или избыток (болота) влаги. Реже лимитирующими бывают недостаток кислорода или избыток углекислоты.

Жизнь многих почвенных организмов тесно связана с порами и их размером.

Одни организмы в порах свободно передвигаются. Другие (более крупные организмы) при передвижении в порах изменяют форму тела по принципу перетекания, например дождевой червь, или уплотняют стенки пор. Третьи могут передвигаться только разрыхляя почву или выбрасывая на поверхность образующий ее материал (землерои). Из-за отсутствия света многие почвенные организмы лишены органов зрения. Ориентация осуществляется с помощью обоняния или других рецепторов.

Воздействия человека проявляются в разрушении почв (эрозии), загрязнении, изменении химических и физических свойств.

Организмы как среда обитания. С данной средой связан паразитический и полупаразитический образ жизни. Организмы этих групп получают кондиционированную среду (по температуре, влажности и другим параметрам) и готовую легкоусвояемую пищу.

Результатом этого является упрощение всех систем и органов, а также потеря некоторых из них. Наиболее слабое (лимитирующее) звено в жизни паразитов – возможность потери хозяина. Это неизбежно при его смерти. По этой причине паразиты, как правило, не убивают своего хозяина («разумный паразитизм») и имеют приспособления, увеличивающие вероятность выживания в случае потери хозяина.

Человек может, как увеличивать, так и уменьшать численность паразитов, воздействуя как на среду для организмов – хозяев, так и непосредственно на последних. Применяются различные методы прямого уничтожения или ограничения численности паразитов.

1.3. Биосфера как глобальная экосистема

В настоящее время становится предельно ясным, что среда, в которой мы живем, сформирована жившими организмами различных геологических эпох. По образному выражению Б. Коммонера, окружающая среда – «... это дом, созданный на Земле жизнью и для жизни». При этом каждое поколение организмов этот дом совершенствовало соответственно изменявшимся условиям и обитающим в нем существам. Эти истины стали понятными людям далеко не сразу. Важнейший вклад в этот раздел современной экологии внесли исследования академика В.И. Вернадского, его учение о биосфере.

Понятие «биосфера». Термин «биосфера» в научную литературу введен в 1875 г. австрийским ученым-геологом Эдуардом Зюссом. К биосфере он отнес все то пространство атмосферы, гидросферы и литосферы (твердой оболочки Земли), где встречаются живые организмы.

Владимир Иванович Вернадский использовал этот термин и создал науку с аналогичным названием. Если с понятием «биосфера», по Зюссу, связывалось только наличие в трех сферах земной оболочки (твердой, жидкой и газообразной) живых организмов, то, по В.И. Вернадскому, им отводится роль главной геохимической силы. При этом в понятие биосферы включается преобразующая деятельность организмов не только в границах распространения жизни в настоящее время, но и в прошлом. В таком случае под биосферой понимается все пространство (оболочка Земли), где существует или когда-либо существовала жизнь, то есть где встречаются живые организмы или продукты их жизнедеятельности. В.И. Вернадский не только сконкретизировал и очертил границы жизни в биосфере, но, самое главное, всесторонне раскрыл роль живых организмов в процессах планетарного масштаба. Он показал, что в природе нет более мощной геологической (средообразующей) силы, чем живые организмы и продукты их жизнедеятельности.

Учение В.И. Вернадского о биосфере произвело переворот во взглядах на глобальные природные явления, в том числе геологические процессы, причины явлений, их эволюцию. До трудов В.И. Вернадского эти процессы прежде всего связывались с действием физико-химических сил, объединяемых термином «выветривание». В.И. Вернадский показал первостепенную преобразующую роль живых организмов и обуславливаемых ими механизмов образования и разрушения геологических структур, круговорота веществ, изменения твердой (литосферы), водной (гидросферы) и воздушной (атмосферы) оболочек Земли.

Ту часть биосферы, где живые организмы встречаются в настоящее время, обычно называют *современной биосферой*, или *необиосферой*, а древние биосферы относят к *палеобиосферам*, или *былым биосферам*. В

качестве примеров последних можно назвать безжизненные скопления органических веществ (залежи каменных углей, нефти, горючих сланцев и т. п.) или запасы других соединений, образовавшихся при участии живых организмов (известь, мел, соединения кремния, рудные образования и т.п.).

Границы биосферы. По современным представлениям *необиосфера* в атмосфере простирается примерно до озонового экрана (у полюсов 8-10 км, у экватора – 17-18 км и над остальной поверхностью Земли – 20-25 км). За пределами озонового слоя жизнь невозможна вследствие наличия губительных космических ультрафиолетовых лучей. Гидросфера практически вся, в том числе и самая глубокая впадина (Марианская) Мирового океана (11022 м), занята жизнью. К необиосфере следует относить также и донные отложения, где возможно существование живых организмов. В литосферу жизнь проникает на несколько метров, ограничиваясь в основном почвенным слоем, но по отдельным трещинам и пещерам она распространяется на сотни метров.

Границы палеобиосферы в атмосфере примерно совпадают с необиосферой, под водами к палеобиосфере следует отнести и осадочные породы, которые, по В.И. Вернадскому, практически все претерпели переработку живыми организмами. Это толща от сотен метров до десятков километров. Сказанное относительно осадочных пород применимо и к литосфере, пережившей водную стадию функционирования.

Таким образом, границы биосферы определяются наличием живых организмов или «следами» их жизнедеятельности. В пределах современной, как и былых биосфер, насыщенность жизнью между тем далеко не равномерна. На границах биосферы встречаются лишь случайно занесенные организмы («поле устойчивости жизни», по В.И. Вернадскому). В пределах основной части биосферы организмы присутствуют постоянно («поле существования жизни»), но распределены далеко не равномерно. Очаги повышенной и максимальной концентрации жизни В.И. Вернадский называл пленками и сгущениями жизни. Эти наиболее продуктивные экосистемы являются своего рода каркасом биосферы и требуют повышенного внимания человека.

1.4. Свойства живого вещества

Живое вещество. Этот термин введен в литературу В.И. Вернадским. Под ним он понимал совокупность всех живых организмов, выраженную через массу, энергию и химический состав.

Вещества неживой природы относятся к *косным* (например, минералы). В природе, кроме этого, довольно широко представлены биогенные (например, уголь, торф и т.п.) и *биокосные вещества*, образование и сложение которых обуславливается живыми биогенными и косными составляющими (например, почвы, воды).

Живое вещество – основа биосферы, хотя и составляет крайне незначительную ее часть. Если его выделить в чистом виде и распределить равномерно по поверхности Земли, то это будет слой около 2 см или крайне незначительная доля от объема всей биосферы, толщина которой измеряется десятками километров. В чем же причина столь высокой химической активности и геологической роли живого вещества?

Прежде всего, это связано с тем, что живые организмы, благодаря биологическим катализаторам (ферментам), совершают, по выражению академика Л.С. Берга, с физико-химической точки зрения что-то невероятное. Например, они способны фиксировать в своем теле молекулярный азот атмосферы при обычных для природной среды значениях температуры и давления. В промышленных условиях связывание атмосферного азота до аммиака требует температуры порядка 500⁰С и давления 300-500 атмосфер.

В живых организмах на порядок или несколько порядков увеличиваются скорости химических реакций в процессе обмена веществ. В.И. Вернадский в связи с этим живое вещество назвал чрезвычайно активизированной материей.

Свойства живого вещества. К основным уникальным особенностям живого вещества, обуславливающим его крайне высокую средообразующую деятельность, можно отнести следующие:

1. *Способность быстро занимать (осваивать) все свободное пространство.* В.И. Вернадский назвал это всюдностью жизни. Данное свойство дало основание В.И. Вернадскому сделать вывод, что для определенных геологических периодов количество живого вещества в биосфере было примерно *постоянным (константой)*. Способность быстрого освоения пространства связана как с интенсивным размножением (некоторые простейшие формы организмов могли бы освоить весь земной шар за несколько часов или дней, если бы не было факторов, сдерживающих их потенциальные возможности размножения), так и со способностью организмов интенсивно увеличивать поверхность своего тела или образуемых ими сообществ.

2. *Движение не только пассивное* (под действием силы тяжести, гравитационных сил и т.п.), но и *активное*. Например, против течения воды, силы тяжести, движения воздушных потоков и т.п.

3. *Устойчивость при жизни и быстрое разложение после смерти* (включение в круговороты), сохраняя при этом высокую физико-химическую активность.

4. *Высокая приспособительная способность (адаптация)* к различным условиям и в связи с этим освоение не только всех сред жизни (водной, наземно-воздушной, почвенной, организменной), но и крайне трудных по физико-химическим параметрам условий. Например, некоторые организмы выносят температуры, близкие к значениям

абсолютного нуля – 273°C , микроорганизмы встречаются в термальных источниках с температурами до 140°C , в водах атомных реакторов, в бескислородной среде, в ледовых панцирях и т.п.

5. *Феноменально высокая скорость протекания реакций.* Она на несколько порядков (в сотни, тысячи раз) значительнее, чем в неживом веществе. Об этом свойстве можно судить по скорости переработки вещества организмами в процессе жизнедеятельности. Например, гусеницы некоторых насекомых потребляют за день количество пищи, которое в 100-200 раз больше веса их тела. Особенно активны организмы – грунтоеды. Дождевые черви (масса их тел примерно в 10 раз больше биомассы всего человечества) за 150-200 лет пропускают через свои организмы весь однометровый слой почвы. Такие же явления имеют место в донных отложениях океана. Слой донных отложений здесь может быть представлен продуктами жизнедеятельности кольчатых червей (полихет) и достигать нескольких метров. Колоссальную роль по преобразованию вещества выполняют организмы, для которых характерен фильтрационный тип питания. Они освобождают водные массы от взвесей, склеивая их в небольшие агрегаты и осаждая на дно.

6. *Высокая скорость обновления живого вещества.* Подсчитано, что в среднем для биосферы она составляет 8 лет, при этом для суши – 14 лет, а для океана, где преобладают организмы с коротким периодом жизни (например, планктон), – 33 дня. В результате высокой скорости обновления за всю историю существования жизни общая масса живого вещества, прошедшего через биосферу, примерно в 12 раз превышает массу Земли. Только небольшая часть его (доли процента) законсервирована в виде органических остатков (по выражению В.И. Вернадского, «ушла в геологию»), остальная же включилась в процессы круговорота.

Все перечисленные и другие свойства живого вещества обуславливаются концентрацией в нем больших запасов энергии. Согласно В.И. Вернадскому, по энергетической насыщенности с живым веществом может соперничать только лава, образующаяся при извержении вулканов.

Функции живого вещества. Всю деятельность живых организмов в биосфере можно, с определенной долей условности, свести к нескольким основополагающим функциям, которые позволяют значительно дополнить представление об их преобразующей биосферно-геологической роли.

В.И. Вернадский выделял девять функций живого вещества: газовую, кислородную, окислительную, кальциевую, восстановительную, концентрационную и другие. В настоящее время название этих функций несколько изменено, некоторые из них объединены. Мы приводим их в соответствии с классификацией А.В. Лапо.

1. *Энергетическая.* Связана с запасанием энергии в процессе фотосинтеза, передачей ее по цепям питания, рассеиванием.

Энергетическая функция живого вещества нашла отражение в двух биогеохимических принципах, сформулированных В.И. Вернадским. В соответствии с первым из них геохимическая биогенная энергия стремится в биосфере к максимальному проявлению. Вторым принципом гласит, что в процессе эволюции выживают те организмы, которые своей жизнью увеличивают геохимическую энергию.

2. *Газовая* – способность изменять и поддерживать определенный газовый состав среды обитания и атмосферы в целом. В частности, включение углерода в процессы фотосинтеза, а затем в цепи питания обуславливало аккумуляцию его в биогенном веществе (органические остатки, известняки и т.п.) В результате этого шло постепенное уменьшение содержания углерода и его соединений, прежде всего двуокиси (CO_2) в атмосфере с десятков процентов до современных 0,03%. Это же относится к накоплению в атмосфере кислорода, синтезу озона и другим процессам.

С газовой функцией в настоящее время связывают два переломных периода (точки) в развитии биосферы. Первая из них относится ко времени, когда содержание кислорода в атмосфере достигло примерно 1% от современного уровня (первая точка Пастера). Это обусловило появление первых аэробных организмов (способных жить только в среде, содержащей кислород). С этого времени восстановительные процессы в биосфере стали дополняться окислительными. Это произошло примерно 1,2 млрд. лет назад. Вторым переломным периодом в содержании кислорода связывают со временем, когда концентрация его достигла примерно 10% от современной (вторая точка Пастера). Это создало условия для синтеза озона и образования озонового экрана в верхних слоях атмосферы, что обусловило возможность освоения организмами суши (до этого функцию защиты организмов от губительных ультрафиолетовых лучей выполняла вода, под слоем которой возможна была жизнь).

3. *Окислительно-восстановительная*. Связана с интенсификацией под влиянием живого вещества процессов как окисления, благодаря обогащению среды кислородом, так и восстановления, прежде всего в тех случаях, когда идет разложение органических веществ при дефиците кислорода. Восстановительные процессы обычно сопровождаются образованием и накоплением сероводорода, а также метана. Это, в частности, делает практически безжизненными глубинные слои болот, а также значительные придонные толщи воды (например, в Черном море). Данный процесс в связи с деятельностью человека прогрессирует.

4. *Концентрационная* – способность организмов концентрировать в своем теле рассеянные химические элементы, повышая их содержание по сравнению с окружающей организмы средой на несколько порядков (по марганцу, например, в теле отдельных организмов – в миллионы раз). Результат концентрационной деятельности – залежи горючих ископаемых,

известняки, рудные месторождения и т.п. Эту функцию живого вещества всесторонне изучает наука биоминералогия. Организмы-концентраторы используются для решения конкретных прикладных вопросов, например для обогащения руд интересующими человека химическими элементами или соединениями.

5. *Деструктивная* – разрушение организмами и продуктами их жизнедеятельности как самих остатков органического вещества, так и косных веществ. Основной механизм этой функции связан с круговоротом веществ. Наиболее существенную роль в этом отношении выполняют низшие формы жизни – грибы, бактерии (деструкторы, редуценты).

6. *Транспортная* – перенос вещества и энергии в результате активной формы движения организмов. Часто такой перенос осуществляется на колоссальные расстояния, например, при миграциях и кочевках животных. С транспортной функцией в значительной мере связана концентрационная роль сообществ организмов, например, в местах их скопления (птичьи базары и другие колониальные поселения).

7. *Средообразующая*. Эта функция является в значительной мере интегративной (результат совместного действия других функций). С ней в конечном счете связано преобразование физико-химических параметров среды. Эту функцию можно рассматривать в широком и более узком планах.

В широком понимании результатом данной функции является вся природная среда. Она создана живыми организмами, они же и поддерживают в относительно стабильном состоянии ее параметры практически во всех геосферах.

В более узком плане средообразующая функция живого вещества проявляется, например, в образовании почв. Роль живых организмов в образовании почв убедительно показал Ч. Дарвин в работе «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей». Известный ученый В.В. Докучаев назвал почву «зеркалом ландшафта», подчеркивая тем самым, что она продукт основного ландшафтообразующего элемента – биоценозов и, прежде всего, растительного покрова.

Локальная средообразующая деятельность живых организмов и особенно их сообществ проявляется также в трансформации ими метеорологических параметров среды. Это, прежде всего, относится к сообществам с большой массой органического вещества (биомассой). Например, в лесных сообществах микроклимат существенно отличается от открытых (полевых) пространств.

8. *Наряду с концентрационной функцией живого вещества выделяется противоположная ей по результатам – рассеивающая*. Она проявляется через трофическую (питательную) и транспортную деятельность организмов. Например, рассеивание вещества при выделении организмами экскрементов, гибели организмов при разного рода

перемещениях в пространстве, смене покровов. Железо гемоглобина крови рассеивается, например, кровососущими насекомыми и т.п.

Важна также информационная функция живого вещества, выражающаяся в том, что живые организмы и их сообщества накапливают определенную информацию, закрепляют ее в наследственных структурах и затем передают последующим поколениям. Это одно из проявлений адаптационных механизмов.

1.5. Основные свойства биосферы

Биосфере, как и составляющим ее другим экосистемам более низкого ранга, присуща система свойств, которые обеспечивают ее функционирование, саморегулирование, устойчивость и другие параметры. Рассмотрим основные из них.

1. *Биосфера – централизованная система.* Центральным звеном ее выступают живые организмы (живое вещество). Это свойство всесторонне раскрыто В.И. Вернадским, но, к сожалению, часто недооценивается человеком и в настоящее время: в центр биосферы или ее звеньев ставится только один вид – человек (антропоцентризм).

2. *Биосфера – открытая система.* Ее существование немислимо без поступления энергии извне. Она испытывает воздействие космических сил, прежде всего солнечной активности.

Впервые представления о влиянии солнечной активности на живые организмы (гелиобиология) разработаны А.Л. Чижевским (1897-1964), который показал, что многие явления на Земле и в биосфере тесно связаны с активностью солнца. Все больше накапливается данных, свидетельствующих, что резкое увеличение численности отдельных видов или популяций («волны жизни») – результат изменения солнечной активности. Высказываются мнения, что солнечная активность воздействует на многие геологические процессы (катаклизмы, катастрофы), а также на социальную активность человеческого общества или отдельных его этносов.

3. *Биосфера – саморегулирующаяся система,* для которой, как отмечал В.И. Вернадский, характерна *организованность*. В настоящее время это свойство называют *гомеостазом*, понимая под ним способность возвращаться в исходное состояние, гасить возникающие возмущения включением ряда механизмов. Гомеостатические механизмы связаны в основном с живым веществом, его свойствами и функциями, рассмотренными выше. Биосфера за свою историю пережила ряд таких возмущений, многие из которых были значительными по масштабам, и справлялась с ними (извержения вулканов, встречи с астероидами, землетрясения, горообразование и т.п.) благодаря действию гомеостатических механизмов и, в частности, принципа, который в

настоящее время носит название Ле Шателье – Брауна: при действии на систему сил, выводящих ее из состояния устойчивого равновесия, последнее смещается в том направлении, при котором эффект этого воздействия ослабляется.

Опасность современной экологической ситуации связана, прежде всего, с тем, что нарушаются многие механизмы гомеостаза и принцип Ле Шателье – Брауна, если не в планетарном, то в крупных региональных планах. Их следствие – региональные кризисы. В стадию глобального кризиса биосфера, к счастью, еще, по видимому, не вступила. Но отдельные крупные возмущения она уже гасить не в силах.

Результатом этого является либо распад экосистем (например, расширяющиеся площади опустыненных земель), либо появление неустойчивых, практически лишенных свойств гомеостаза систем типа агроценозов или урбанизированных (городских) комплексов. Человечеству, к сожалению, отпущен крайне малый промежуток времени для того, чтобы не произошел глобальный кризис и следующие за ним катастрофы и коллапс (полный и необратимый распад системы).

4. Биосфера – система, характеризующаяся большим разнообразием. Разнообразие – важнейшее свойство всех экосистем. Биосфера как глобальная экосистема характеризуется максимальным среди других систем разнообразием. Последнее обуславливается многими причинами и факторами. Это и разные среды жизни (водная, наземно-воздушная, почвенная, организменная); и разнообразие природных зон, различающихся по климатическим, гидрологическим, почвенным, биотическим и другим свойствам; и наличие регионов, различающихся по химическому составу (геохимические провинции); и, самое главное, объединение в рамках биосферы большого количества элементарных экосистем со свойственным им видовым разнообразием.

В настоящее время описано около 2 млн. видов (примерно 1,5 млн. животных и 0,5 млн. растений). Полагают, однако, что число видов на Земле в 2-3 раза больше, чем их описано. Не учтены многие насекомые и микроорганизмы, особенно в тропических лесах, глубинных частях океанов и в других малоосвоенных местообитаниях. Кроме этого, современный видовой состав – это лишь небольшая часть видового разнообразия, которое принимало участие в процессах биосферы за период ее существования. Дело в том, что каждый вид имеет определенную продолжительность жизни (10-30 млн. лет), и поэтому с учетом постоянной смены и обновления видов число видов, принимавших участие в становлении биосферы, исчисляется сотнями миллионов. Считается, что к настоящему времени арену биосферы оставили более 95% видов.

Разнообразие биосферы за счет элементарных экосистем по вертикали обуславливается ярусностью или экогоризонтами растительного покрова и связанных с ними животных организмов, а в горизонтальном

направлении неравномерностью распределения организмов и их группировок и связанных с ними факторов (увлажнение, микрорельеф, обеспеченность элементами питания и т.п.). Для любой природной системы разнообразие – одно из важнейших ее свойств.

К сожалению, практически вся без исключения деятельность человека подчинена упрощению экосистем любого ранга. Сюда следует отнести и уничтожение отдельных видов или резкое уменьшение их численности, и создание агроценозов на месте сложных природных систем. Например, полностью исчезли с лица земли степи как тип экосистем и ландшафтов, резко уменьшились площади лесов (до появления человека они занимали примерно 70% суши, а сейчас – не более 20-23%). В настоящее время идет дальнейшее, невиданное по масштабам уничтожение лесных экосистем, особенно наиболее ценных и сложных тропических, спрямление русел рек, создание промышленных районов и т.п.

Простые экосистемы с малым разнообразием удобны для эксплуатации, они позволяют в короткое время получить значительный объем нужной продукции (например, с сельскохозяйственных полей), но за это приходится рассчитываться снижением устойчивости экосистем, их распадом и деградацией среды.

Не случайно, что биологическое разнообразие отнесено Конференцией ООН по окружающей среде и развитию (1992 г.) к числу трех важнейших экологических проблем, по которым приняты специальные Заявления или Конвенции. Кроме сохранения разнообразия, такие документы приняты по сохранению лесов и по предотвращению изменений климата.

Важное свойство биосферы – наличие в ней механизмов, обеспечивающих круговорот веществ и связанную с ним неисчерпаемость отдельных химических элементов и их соединений. При отсутствии круговорота, например, за короткое время был бы исчерпан основной «строительный материал» живого – углерод, который практически единственный способен образовывать межэлементные (углерод-углеродные) связи и создавать огромное количество органических соединений. Только благодаря круговоротам и наличию неисчерпаемого источника солнечной энергии обеспечивается непрерывность процессов в биосфере и ее потенциальное бессмертие. Как отмечал академик-почвовед В.Р. Вильямс, есть единственный способ сделать какой-то процесс бесконечным – пустить его по пути круговоротов. Одно из мощнейших антиэкологических действий человека связано с нарушением и даже разрушением природных круговоротов.

1.6. Экологические факторы

Среда обитания – сложнейший комплекс условий, многообразно воздействующих на организм. Элементы среды, прямо или косвенно влияющие на форму и функции организма, называются *экологическими факторами*. По происхождению различают факторы абиотические, биотические и антропогенные (их можно отнести к биотическим). *Абиотические факторы* – факторы неорганической (неживой) природы; *биотические* – факторы, связанные с воздействием живых организмов; *антропогенные* – обусловленные деятельностью человека (табл. 1).

Таблица 1

Экологические факторы среды

Абиотические	Биотические
Климатические (свет, температура, влага, воздух, ветер)	Фитогенные (влияния растений)
Эдафические, т.е. почвенные и грунтовые (гранулометрический и химический состав, влагоемкость, воздухопроницаемость, окраска)	Зоогенные (влияния животных)
Орографические (рельеф, экспозиция)	Антропогенные (всевозможные влияния, связанные с деятельностью человека)

По характеру воздействия различают *прямодействующие* экологические факторы – свет и связанное с ним тепло, вода, и *косвенные*, действие которых проявляется опосредовано, через среду обитания, через перераспределение других факторов – рельеф, гранулометрический состав почв. Например, северный склон возвышенности будет более холодным, чем южный; песчаные почвы более сухими, чем глинистые при одинаковом количестве осадков.

Воздействие экологического фактора зависит от его *интенсивности* (рис. 2). Для каждого организма (популяции, вида) существует оптимальное значение фактора; уменьшение или увеличение его интенсивности угнетает жизнедеятельность. Оптимальное значение фактора неодинаково для каждого из видов. Виды могут быть теплолюбивыми и холодовыносливыми (пальма и лиственница), влаголюбивыми и засухоустойчивыми (ель и саксаул). Максимальное и минимальное значения фактора, при которых еще возможна жизнедеятельность, называют *пределами выносливости*. Одни виды выдерживают значительные отклонения от оптимального значения фактора, т.е. обладают *широким диапазоном выносливости* (*эвритопные виды*), другие – *узким* (*стенотопные виды*). Сосна растет и на сухих песках, и на болоте, где стоит вода, а кувшинка гибнет, как только окажется вне воды. Реакция растения на экологический фактор может меняться в течение его индивидуальной жизни, или онтогенеза. Так,

всходы ели повреждаются прямым солнечным светом, взрослые же деревья к нему нечувствительны.

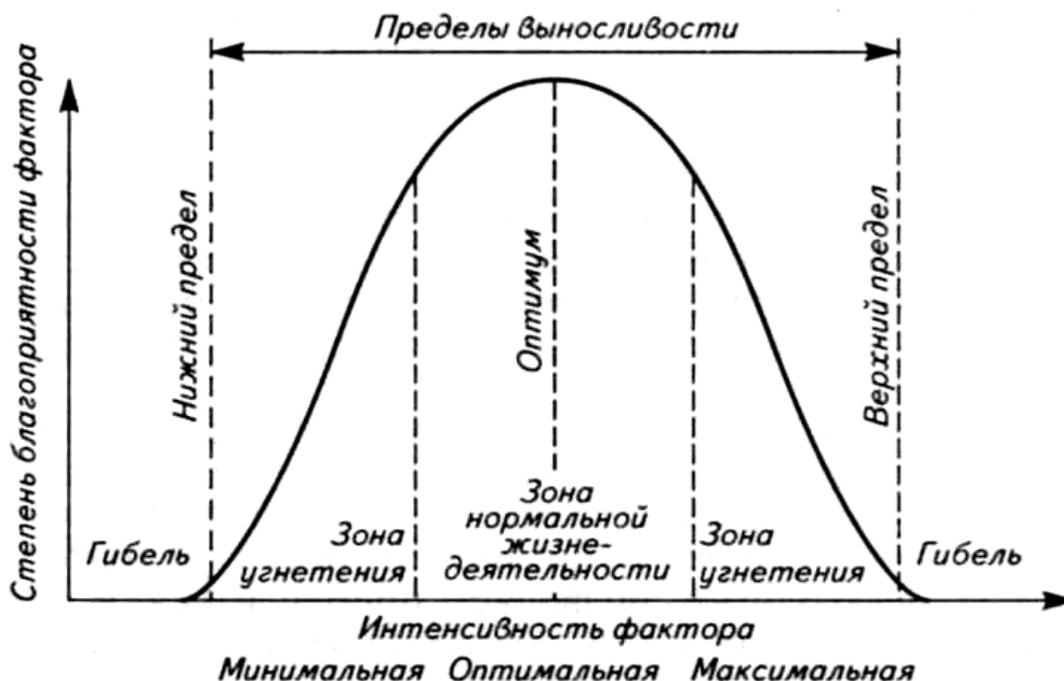


Рис. 2. Схема действия экологического фактора

На распределение и развитие растений сильнее прочих воздействуют те факторы среды, которые находятся в недостатке или избытке. Такие факторы получили название *лимитирующих* (ограничивающих) факторов. В тундре таким лимитирующим фактором является тепло, в тайге – богатство почвы, в степи или пустыне – влага. Ограничительное действие лимитирующего фактора проявляется и при благоприятном уровне остальных факторов среды. Например, при недостатке бора в почве рост растений прекращается, даже если другие элементы имеются в необходимом количестве. Сочетание условий среды, обеспечивающее наиболее успешный рост, развитие и размножение каждого организма (популяции, вида и т.д.), называют *биологическим оптимумом*. Изучение взаимодействия экологических факторов и выявление биологического оптимума имеют большое практическое значение. Обеспечивая оптимальные условия выращивания сельскохозяйственных культур, можно повысить их продуктивность.

Приспособление организмов к условиям их существования называется *адаптацией*. В процессе адаптации у растений возникают разнообразные экоморфы, т.е. специфические жизненные формы, отражающие их приспособленность к определенным условиям среды (например, водные растения – гидрофиты; растения засоленных почв – галофиты). Жизненная форма – внешний облик растения (его габитус),

структура его надземных и подземных органов. Одинаковые жизненные формы возникают конвергентно в неродственных систематических группах под влиянием одинаковых условий (например, форма стеблевого суккулента у кактусов и некоторых молочаев).

1.7. Абиотические экологические факторы

К абиотическим факторам относятся элементы неживой природы: свет, тепло, влажность и другие компоненты климата, рельеф, а также состав водной, воздушной и почвенной среды.

Климатические факторы

Свет как экологический фактор. Солнечная радиация обуславливает саму жизнь на Земле. Без света невозможен фотосинтез, создание растительной биомассы, от использования и трансформации которой зависит жизнь всех гетеротрофных организмов. Экологически значимы интенсивность света, его спектральный состав, продолжительность воздействия, а также суточная и сезонная периодичность.

По требовательности к интенсивности света различают *световые, теневые и теневыносливые* растения.

Световые растения (гелиофиты¹) нормально развиваются только при полном освещении и плохо переносят даже незначительное затенение. Они широко распространены в сухих степях и пустынях, где растительный покров изрежен и растения не затеняют друг друга. Из растений лесной зоны к гелиофитам можно отнести растущие на открытых местах очиток едкий, молодило, иван-чай и некоторые другие. К гелиофитам относится большинство сельскохозяйственных культур – хлебные злаки, сахарная свекла, картофель и др. Особенно требователен к свету рис, при его недостатке он явно задерживает свое развитие. Поэтому густота посевов играет важную роль в формировании урожая и определена агротехническими правилами.

Теневыносливые растения лучше растут на полном свете, однако способны выносить и затенение. К ним принадлежат основные лесобразующие породы. По возрастанию теневыносливости они образуют следующий ряд: лиственница, береза, осина, сосна, дуб, ель, бук. Минимальная освещенность для лиственницы – $\frac{1}{6}$ полного дневного света, для бука – $\frac{1}{60}$.

Теневые растения (сциофиты²) не переносят полного освещения и нормально развиваются только в условиях затенения при рассеянном

¹ Гелиос (греч.) – солнце, фитон (греч.) – растение

² Сцио, скио (греч.) – тень

свете. Это лесные папоротники, мхи, кислица.

Свет оказывает определяющее воздействие на форму роста. Не-высокие, приземистые деревья с раскидистой кроной (например, сосна или дуб на открытом месте), розеточные травы (подорожник, одуванчик и др.) обычно растут на открытых, освещенных местах. В условиях затенения в лесу сосны интенсивно растут в высоту, теряя боковые ветви (самоочищение ствола), формируя цилиндрический ствол, высоко очищенный от сучьев, с небольшой кроной (корабельные сосны) (рис. 3).

При отсутствии света образуются этиолированные (бесхлорофилльные) побеги с очень длинными междоузлиями (побеги, вырастающие на клубне картофеля в темноте). Слабые удлиненные междоузлия образуются путем растяжения клеток при уменьшении числа клеточных делений. Такое явление наблюдается в загущенных посевах зерновых и вызывает полегание хлебов, затрудняющее их уборку.

На свету деление клеток происходит активнее (влияние коротковолновых лучей спектра), растяжение и рост клеток заканчиваются быстрее. С этим связано появление низкорослых, часто розеточных форм (горные растения).



Рис. 3. Сосна обыкновенная: (1) – выросшая в лесу, (2) – на поляне

Направляющее действие света проявляется в образовании листовой мозаики, расположении листьев ребром (эвкалипт) или под определенным

углом к солнечным лучам. Листовая мозаика – такое расположение листьев на побеге, при котором они минимально затеняют друг друга. Мозаика хорошо выражена у вяза, плюща, винограда. Она создается за счет различной длины черешков (у нижних листьев они длиннее), разной величины и формы листьев, их изрезанности. Например, нижние листья шелковицы и сладко-горького паслена цельные, а верхние – с многочисленными вырезами или продырявленные (у монстеры). У «компасных» растений, например дикого салата-латука, все листья расположены на стебле в одной плоскости, так что побег похож на плоский гербарный лист. Утром и вечером, когда прохладно и влажно, лист обращен своей плоской широкой стороной на восток – запад, он хорошо освещен и мало нагревается, транспирация ослаблена, а в полдень лист повернут к солнцу «в профиль», своей узкой стороной, поэтому нагревание листа и транспирация крайне малы. Таким образом, образуется «компас» – узкая сторона по линии север – юг, широкая – восток – запад.

Анатомическое строение листьев также отражает адаптацию растений к свету. Листья гелиофитов имеют хорошо развитый многослойный столбчатый мезофилл, большее число устьиц на единицу поверхности, хорошо развитую сеть жилок. Обычно они с толстостенной эпидермой, кутикулой с восковым налетом, часто с покровом из мертвых волосков и погруженными устьицами. Кутикула и волоски, отражая солнечные лучи, предохраняют листья от перегрева и иссушения. У теневыносливых и теневых растений листья с тонкой пластинкой, так как столбчатый мезофилл развит очень слабо (рис. 4).

Проводящие и механические ткани у световых растений развиты лучше, чем у остальных.

Величина хлоропластов у световых и теневых листьев различна. У гелиофитов хлоропласты в клетках мезофилла более мелкие и многочисленные, чем у теневых и теневыносливых растений. Это обеспечивает им увеличение суммарной фотосинтетической поверхности.

Хлоропласты у теневых растений крупнее, чем у световых, и содержат больше хлорофилла. Это обеспечивает возможность фотосинтеза при слабой освещенности.

У теневых растений особенно хорошо выражена способность хлоропластов передвигаться в цитоплазме клеток столбчатого мезофилла. В случае слишком яркого освещения листовой пластинки они располагаются по радиальным стенкам и оказываются защищенными от прямых солнечных лучей. Если же свет рассеянный, хлоропласты перемещаются на тангентальные стенки клеток, т.е. занимают наиболее выгодное для фотосинтеза положение.

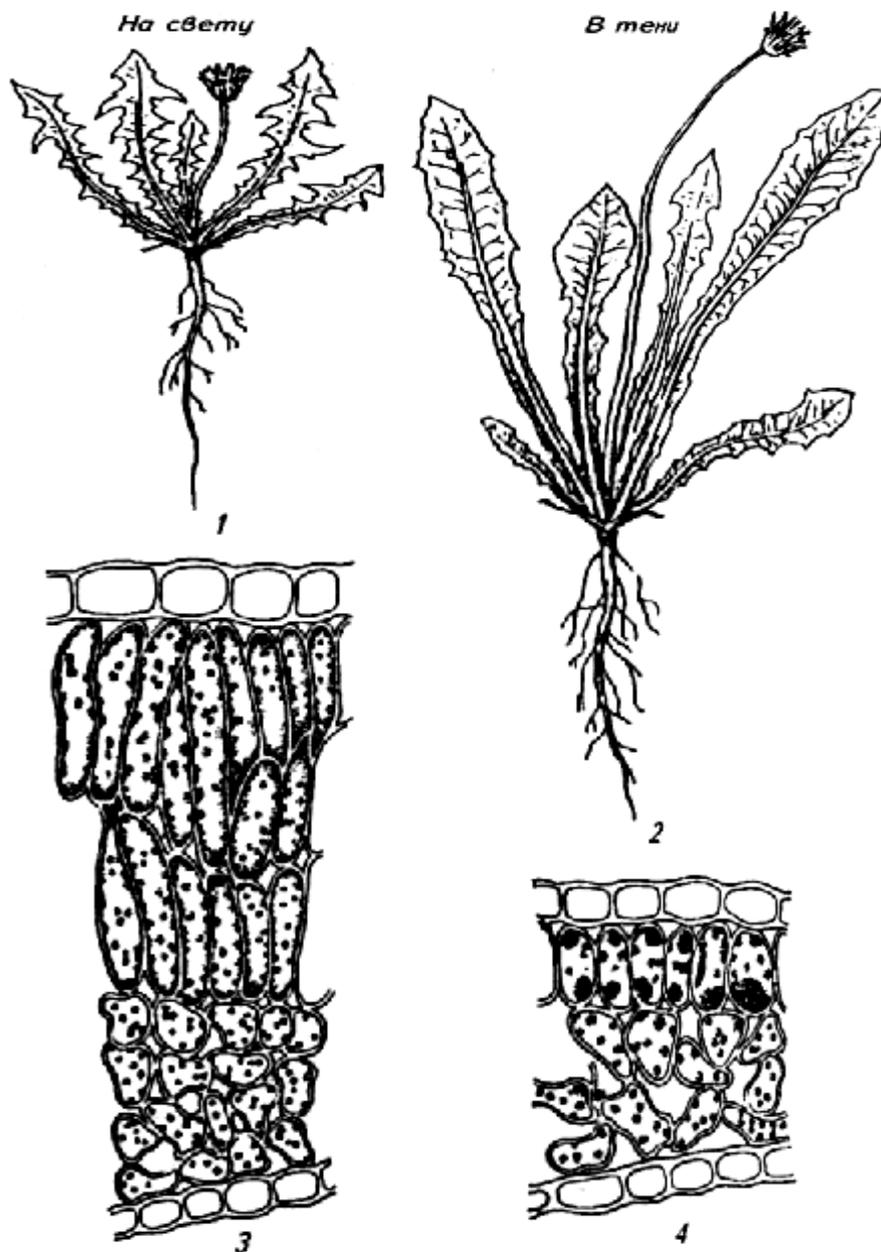


Рис. 4. Одуванчик, выросший в различных условиях освещения:
1, 2 – общий вид; 3, 4 – поперечные срезы листьев

Значительное влияние на освещенность оказывает запыленность. В городах из-за загрязнения атмосферы выбросами заводов и машин освещенность может снижаться до 15% и более.

Спектральный состав света также не безразличен для растений. Наиболее важна видимая часть спектра (длина волн 0,4-0,75 мкм), используемая для фотосинтеза. В процессе фотосинтеза 1 м² зеленых листьев создает около 1 г органического вещества в час. Растительность Земли использует для фотосинтеза 0,2-0,6%, но не более 1% солнечной радиации.

Коротковолновая ультрафиолетовая радиация солнца (с длиной волны менее 0,29 мкм) губительна для всего живого. Жизнь на Земле возможна лишь потому, что такая радиация задерживается озоновым слоем атмосферы с наибольшей концентрацией молекул озона на высотах 20-22 км. До поверхности Земли доходит лишь незначительная часть более длинных (более 0,3 мкм) ультрафиолетовых лучей (УФ). Они обладают высокой химической активностью: оказывают мощное бактерицидное действие. Глобальное загрязнение атмосферы привело в настоящее время к образованию «*озоновых дыр*». Уничтожение озонового экрана может привести к гибели жизни на Земле.

Инфракрасные лучи несут около 45% лучистой энергии, достигающей Земли. Это тепловые лучи, которые повышают температуру природной среды и организмов.

Изменение длины дня в течение года оказывает влияние на растения. Реакция организма на продолжительность дня, выражающаяся в изменении процессов роста и развития, получила название фотопериодизма.

Это общее важное приспособление, регулирующее сезонные изменения. Оно играет роль пускового механизма сезонного ритма – от весеннего пробуждения до зимнего покоя. Изменение длины дня связано с годовым ходом температур и предшествует их изменениям (длинные дни весной – наступлению тепла, короткие осенние – холода). Длина дня – высокостабильное явление, которое с астрономической точностью предвещает смену температур и других экологических условий.

В процессе эволюции у организмов выработалась определенная последовательность и длительность периодов роста, размножения, подготовки к зиме. Совпадение периодов жизненного цикла с соответствующим временем года (сезонный ритм) носит приспособительный характер и имеет огромное значение для формирования вида, так как обеспечивает использование наиболее благоприятных условий для роста и развития. Фотопериодизм регулирует физиологические процессы, приводящие к росту и цветению растений весной, сбрасыванию ими листвы и обезвоживанию клеток осенью. У растений нашей флоры удлинение дня ведет к образованию цветков, поэтому в ней преобладают длиннодневные растения, их цветение наступает при продолжительности светлого периода суток 12 ч и более. К ним относятся и культурные растения: рожь, овес, большинство сортов пшеницы, ячмень, картофель, лен. Растения преимущественно тропического происхождения переходят к цветению, когда день становится коротким (менее 12 ч). Это короткодневные растения: соя, просо, кукуруза, рис, подсолнечник, конопля, георгины, зацветающие лишь в конце лета или осенью.

Реакция растений на длину дня и ночи должна учитываться при возделывании сельскохозяйственных растений. Известно, например, что у льна и конопли в условиях короткого светового дня повышается содержание масла в семенах, а в условиях длинного – убыстряется формирование лубяных волокон.

«Биологические часы» – способность ориентироваться во времени – обнаружены у всех эукариот – одноклеточных и высокоорганизованных многоклеточных. Примером суточной ритмичности у растений является определенное время открывания и закрывания цветков: у одуванчика и хлопчатника они открываются рано утром, а у дремы и душистого табака – в сумерки.

Температура как экологический фактор. Температура – один из важнейших экологических факторов. Тепло – необходимое условие роста и развития. Температурные пределы жизни очень широки: рост некоторых цианобактерий, встречающихся на ледниках, продолжается до -34°C , отдельные виды бактерий и цианобактерий успешно живут и размножаются в горячих источниках при температуре около $+10^{\circ}\text{C}$. Однако для большинства организмов оптимальные условия лежат в сравнительно узком диапазоне – $+15+30^{\circ}\text{C}$. Температура играет важную роль прежде всего потому, что от нее зависят уровень и интенсивность биохимических и физиологических процессов (обмен веществ, фотосинтез), а вслед за ними процессов роста и размножения.

Растения – пойкилотермные организмы, т.е. температура тела у них непостоянная, определяемая температурой окружающей среды. Она в значительной степени обуславливает прорастание семян, фотосинтез, дыхание, рост и другие процессы. Требования растений к теплу различны. Так, весной прорастание зерновок ржи начинается при температуре $+1+2^{\circ}\text{C}$, у красного клевера – при $+1^{\circ}\text{C}$, у риса – при $+10+12^{\circ}\text{C}$. Некоторые тропические растения (шоколадное дерево, кофе, огурец и др.) страдают от холода при $+2+5^{\circ}\text{C}$, а лиственница, образующая леса около г. Верхоянска, выдерживает средние температуры января $-50-70^{\circ}\text{C}$. Многие злаки (в т.ч. озимые зерновые), анютины глазки, мокрица и другие растения, захваченные морозами в период вегетации, зимуют и весной продолжают нормальное развитие.

Для оценки тепловых ресурсов вегетационного периода широко используют такой показатель, как сумма активных температур, который состоит из суммы положительных среднесуточных температур за период вегетации, превышающих $+10^{\circ}\text{C}$. Этот показатель не только характеризует потребность растений в тепле, но и дает возможность определить район возделывания той или иной сельскохозяйственной культуры. В районах, где сумма активных температур составляет $1000-1400^{\circ}\text{C}$, можно возделывать ранние сорта картофеля, корнеплоды; там, где эта сумма достигает $1400-2200^{\circ}\text{C}$, – зерновые культуры, картофель, лен и др.; сумма

активных температур 2200-3500⁰С соответствует зоне интенсивного плодводства; при сумме активных температур более 4000⁰С успешно возделывают субтропические культуры (чай, цитрусовые и др.).

Приспособление растений к различным термическим условиям происходит на уровне клетки, ткани и организма. Холодостойкость обусловлена свойствами цитоплазмы, способностью ее к обезвоживанию и накоплению сахаров и глицерина, которое происходит в результате снижения содержания ауксинов и ослабления дыхания. При медленном снижении температур растение успевает перестроиться и не страдает от морозов, в то время как неожиданные заморозки приводят их к гибели. Одна из причин – обезвоживание цитоплазмы. Вода замерзает в межклетниках, кристаллы льда оттягивают воду из клеток и механически повреждают их органеллы. Гибель клеток наступает именно с появлением льда в цитоплазме.

От перегрева растения защищает транспирация: за счет испарения происходит понижение температуры листьев. Перегрев листьев предотвращает их расположение параллельно солнечным лучам (у эвкалипта) или образование глянцевои кутикулы, отражающей значительную часть падающего на нее света. Сбрасывание перидермы у эвкалипта повышает испарение с поверхности, что ведет к охлаждению дерева. Толстая многослойная пробка – компонент покровных комплексов перидермы и корки, защищает от избытка тепла стволы пробкового дуба и от холода (снижая теплоотдачу) стволы сосны и лиственницы.

Для нормального развития разные органы нуждаются в неодинаковых температурах. Например, лен хорошо растет, если температура корня примерно в два раза ниже (+10⁰С), чем побега (+22⁰С).

Воздействие низких температур приводит к формированию стелющихся форм (стлаников) у древесных и кустарниковых растений (кедровый стланик, можжевельник туркменский в горах, береза карликовая в тундре). В горах или других местообитаниях, где перепады дневных и ночных температур очень велики, часто развиваются подушковидные формы. Встречаются они и в тундре. Вечная мерзлота (слой почвы, неоттаивающей даже летом), постоянные сильные иссушающие ветры, очень короткий вегетационный период – эти суровые условия задерживают рост растений. Многолетние кустарнички-подушки с мелкими листьями характеризуются очень слабым годичным приростом своих побегов, прижатых к земле и сильно разветвленных. Поверхность такой низкой подушки сплошь покрыта листьями, которые возникают на многочисленных молодых укороченных побегах (рис. 5).

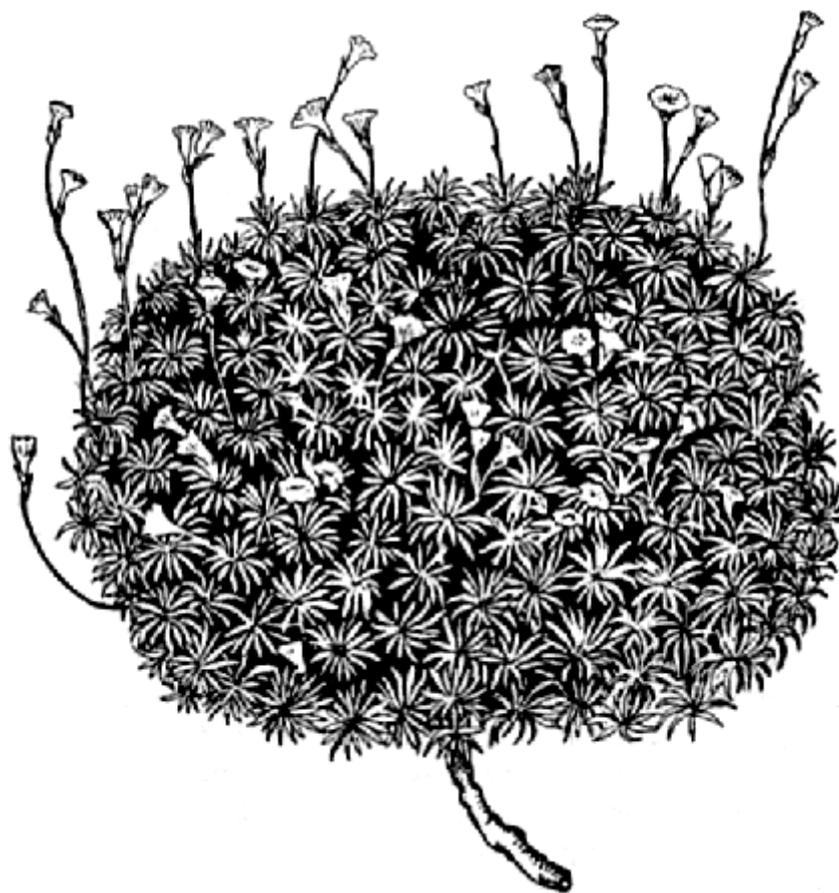


Рис. 5. Растение-подушка акантолимон (семейство Гвоздичные)

Внутри плотных растений-подушек температура может значительно отличаться от температуры окружающей среды, ее колебания менее выражены. Днем внутри подушки прохладнее, ночью – теплее, чем вокруг. Отличия могут достигать 10°C и более.

Приспособлением к переживанию сухого жаркого или холодного периодов являются втягивающие контракильные корни. Они втягивают под землю почки возобновления, луковицы и корневища, где в состоянии покоя они защищены от неблагоприятных условий.

Вода как экологический фактор. Вода необходима для жизни растения. Тело его на 50-98% состоит из воды. Все физиологические процессы протекают при ее участии. Вода – один из наиболее существенных экологических факторов, оказывающих влияние на распространение растений. Увлажненность того или иного местообитания зависит от количества выпадающих осадков, их распределения по временам года, влажности воздуха, запаса почвенной влаги и грунтовых вод. Вода чаще других экологических факторов лимитирует рост и развитие растений. Неурожаи чаще всего связаны с засухой. При атмосферной засухе на растение отрицательно влияет сухость воздуха, усиливаемая суховеями и высокими температурами. При этом

наблюдается высыхание зерен хлебных злаков (захват) и перегрев цитоплазмы (запал), разрушение хлорофилла, резкое ухудшение развития растений и падение урожая. Почвенная засуха возникает, когда в почве исчезает запас доступной воды. Тогда растение завядает. Количество влаги, при котором начинается необратимое завядание, обычно называют коэффициентом завядания. Растения особенно чувствительны к недостатку влаги в критические периоды роста и развития. Для зерновых культур это период от выхода в трубку до конца цветения.

Условия водообеспечения накладывают глубокий отпечаток на внешний облик и внутреннюю структуру растения. По отношению к условиям увлажнения различают пять основных эколого-морфологических групп растений: *гидро-, гело-, гигро-, мезо- и ксерофиты*.

*Гидрофиты*³ – водные растения, погруженные в воду или плавающие на ее поверхности (пузырчатка обыкновенная, ряска трехдольная и др.), и подводные укореняющиеся, часть листьев которых находится на поверхности воды (кувшинка, кубышка, рдесты, элодея или водяная чума и др.). Покрытосеменные растения этой группы рассматривают как вторичноводные, т.е. как сухопутные растения, приспособившиеся к жизни в воде.

Водная среда обитания имеет ряд особенностей. Света здесь меньше, так как часть лучей отражается поверхностью воды. С глубиной изменяется и его спектральный состав: верхние слои воды поглощают красные лучи, более глубокие – зеленые, синие и ультрафиолетовые. Высшие водные растения поэтому редко обитают на глубине более 1-2 м.

Колебания температуры, связанные с сезоном года и временем суток, сглажены высокой теплоемкостью воды. Тепловой режим здесь более выравнен и постоянен. Зимой промерзает только поверхностный слой, ниже температура опускается до +4⁰С и менее, но она всегда выше 0⁰С. В связи с медленным прогреванием воды весеннее пробуждение растений запаздывает по сравнению с наземными. Вода значительно плотнее воздуха, она поддерживает тело растений. Воздуха в воде мало, особенно кислорода, необходимого для аэробного дыхания.

По содержанию питательных веществ, подвижности (приливы, отливы, течение и др.) и тепловому режиму водоемы очень отличны, что обуславливает и разнообразие набора растений. Они принадлежат к разным семействам и родам, но имеют общие черты строения, связанные с приспособлением к жизни в воде.

Большинство погруженных и плавающих растений обладают очень большой поверхностью тела по отношению к его общей массе. Они поглощают воду, растворенные в ней питательные вещества и газы через эпидерму. Чем больше площадь соприкосновения растения с окружающей

³ Гидрофиты – от. греч. гидро – вода и фитон – растение

водой, тем благоприятнее условия его питания и дыхания. Относительно плотная водная среда позволяет развивать такую поверхность. Эти растения обычно имеют длинные и гибкие побеги, листья их тонкие или рассеченные на многочисленные мелкие доли (у видов водяных лютиков, урути, роголистника и др.). Они хорошо омываются проточной водой, не подвергаясь при этом разрыву.

Другой характерный признак водных растений – упрощение и даже редукция корневой системы. Она служит в основном для закрепления на дне. Всасывание необходимых веществ осуществляется всей поверхностью тела.

Многие многолетние водные растения имеют хорошо развитую систему корневищ, которые выполняют функцию запасующих органов и служат для возобновления. Таковы сильно ветвящиеся тонкие корневища рдестов, толстые, достигающие большой длины и богатые запасным крахмалом корневища кувшинок и т.д.

Для анатомического строения гидрофитов характерен ряд приспособительных признаков, связанных со спецификой роста в одной среде.

На погруженных в воду листьях и стеблях эпидерма лишена устьиц, кутикулы, волосков, воскового налета; через нее идет всасывание воды и газов. Эпидерма способна ослизниться. Слизь уменьшает трение при колебании побегов в текучей воде. Ослизнение клеточных стенок защищает протопласт от выщелачивания окружающей водой. У плавающих на поверхности воды листьев кувшинки или кубышки кутикула выражена. Она плохо смачивается, устьица, развитые на верхней стороне листа, не заполняются водой. Устьиц много, они постоянно открыты, что свидетельствует об очень интенсивной транспирации.

У гидрофитов чрезвычайно развита система межклетников, заполненных воздухом, т.е. аэренхима. Она обеспечивает растению запас газов, аккумулируя кислород фотосинтеза днем, а ночью используя его для дыхания и накапливая углекислый газ. Аэренхима увеличивает плавучесть листьев, они поднимаются вверх, где условия более благоприятны для фотосинтеза. Механические ткани развиты слабо – вода сама поддерживает тело растения. Извлеченное из воды растение сразу поникает, листья его обвисают, оно не способно сохранять вертикальное положение. Проводящие ткани очень сильно редуцированы. Осмотическое давление в клетках низкое, не превышает 8 атм.

Семенное размножение у гидрофитов часто затруднено. Рдесты, водные лютики лишь во время цветения поднимают над водой ветки, а наяды и роголистники даже цветут под водой. После пыления и оплодотворения цветки втягиваются в воду, плоды и семена созревают под водой. Распространяются они водой, ветром и водоплавающими птицами, а также другими способами.

Распространению водой способствуют различные приспособления плодов к плаванию: воздухоносные полости в околоплоднике (у кувшинки, кубышки, рдесты); выросты на поверхности плода (у водяного ореха, чилима (*Trapa natans*)). Липкие семена кувшинок и других растений могут распространяться водными животными и водоплавающими птицами, прикрепляясь к их конечностям и покровам тела. Ветром разносятся плоды рогоза (*Typha*), имеющие летучки.

Водные растения легко размножаются вегетативно. Начало новому растению может дать любой участок корневища или ассимилирующего побега с листьями и почками. Элодея размножается только вегетативно. Вегетативное размножение преобладает у урути, водокраса, рдестов. У этих растений оно происходит и при помощи особых зимующих почек (турионов), которые образуются из верхушечных или пазушных точек роста. Осенью они отделяются от материнского растения, а весной прорастают.

*Гигрофиты*⁴ – «земноводные», «амфибии» – прибрежно-водные растения, живущие в условиях избыточного или переменного увлажнения. Растут частично погруженными в воду, выносят как временное полное затопление, так и выход на сушу. К этой группе принадлежат стрелолист, сусак, частуха подорожниковая, тростник, рогоз, камыш озерный, ежеголовник. По своему строению они близки к гидрофитам, однако способны выдерживать некоторую потерю воды, не теряя форму. Их механические и проводящие ткани лучше развиты. Осмотическое давление 8-12 атм.

Для некоторых гигрофитов характерна гетерофиллия (разнолистность), связанная с изменением экологических условий в течение онтогенеза растения. У таких растений весной, в период, когда они погружены в воду, первые листья образуются одной формы, а более поздние, возникающие после спада воды, – другой.

Подводные листья тонкие, длинные или же тонкорассеченные; появляющиеся затем плавающие листья плотные, цельные; еще позднее развиваются типично воздушные листья. Явление гетерофиллии наблюдается у стрелолиста, частухи подорожниковой, поручейника и др. На всех этих растениях можно наглядно наблюдать процесс превращения водного растения в сухопутное – наземное. Одновременно со спадом весенних вод и дальнейшим высыханием водоема растение теряет подводные и плавающие листья.

*Гелофиты*⁵ – это группа гигрофитов – обитателей сырых или болотистых переувлажненных почв. Среди них такие лесные и луговые травы, как недотрога, калужница, белокрыльник, пушица, многие осоки.

⁴ Гигрофиты – от греч. гигрос – влажный и фитон – растение.

⁵ Гелофиты – от греч. гелос – болото и фитон.

Гелофиты слабо регулируют свою транспирацию, устьица у них всегда открыты. Излишняя вода выводится через гидатоды (водяные устьица).

Среди сельскохозяйственных растений есть только один гигрофит – рис. Гигрофиты – переходная группа от типичных водных растений – гидрофитов к сухопутным – мезофитам и ксерофитам.

*Мезофиты*⁶ – растения, живущие в условиях достаточного увлажнения. Мезофиты широко распространены на земной поверхности. Большинство растений лугов и лесов относится к этой группе. К мезофитам относятся растения разных жизненных форм: наши лиственные деревья и кустарники, большинство луговых трав, многие многолетние травянистые лесные виды, полевые сорняки. В строении мезофитов сочетаются черты гигрофитов и ксерофитов. Для них характерно нормальное развитие покровных тканей, среднее число устьиц и жилок. Листья обычно довольно крупные, тонкие. Осмотическое давление не превышает 25 атм.

В средних условиях теплового и водного режима мезофиты быстро растут и дают высокие урожаи. Вследствие этого человек отбирал и культивировал именно мезофиты. К ним принадлежат основные сорта пшеницы, гречихи, льна, клевера лугового, овощных и плодовых растений. Их мезофитные свойства в культуре усиливаются. Листья культурных растений обычно крупные, с большой ассимилирующей поверхностью. Во внутреннем строении листа хорошо выражена палисадная ткань, достаточно развиты межклетники, которые располагаются в губчатой ткани. Транспирация у культурных растений выше, чем у растений тех же видов в природе, так как окультуривание не только создает достаточное водоснабжение, но и улучшает все другие условия жизни и повышает интенсивность всех физиологических процессов растений, повышает их продуктивность (урожай).

*Ксерофиты*⁷ – растения, живущие в условиях недостаточного увлажнения. Они способны переживать атмосферную и почвенную засуху, оставаясь физиологически активными. Они могут переносить временное обезвоживание клеток своих тканей значительно дольше, чем растения других экологических групп.

Большинство ксерофитов – растения степей, полупустынь и пустынь. Встречаются они и в лесной зоне умеренного климата, главным образом в местах, сильно прогреваемых солнцем и малоорошаемых, например, на южных склонах гор, обрывах, песчаных откосах и т.д.

Ксерофиты очень разнообразны по строению и облику. По характеру приспособлений среди них могут быть выделены эуксерофиты, суккуленты, а также эфемеры и эфемероиды.

⁶ Мезофиты – от греч. мезос – средний и фитон.

⁷ Ксерофиты – от греч. ксерос – сухой и фитон.

*Эуксерофиты*⁸ – собственно ксерофиты, настоящие ксерофиты, или *склерофиты*⁹ – растения разных жизненных форм, относящиеся к разным родам и семействам. Преобладают многолетние травы (ковыль, типчак, свинорой) и полукустарники (полыни, прутняк), есть кустарники (эфедра) и небольшие деревья (саксаул). Из культивируемых растений к ним относятся сорго, суданская трава, маслина.

Внешний облик эуксерофитов очень характерен: суховатые твердые стебли, мелкие жесткие листья. Такая структура позволяет им переносить засуху, высокие температуры, сухие почвы, горячие иссушающие ветры. Склерофиты могут терять до 25% содержащейся в них воды, сохраняя жизнеспособность.

Уменьшение транспирации и накопление воды в растении обеспечиваются как физиологическими, так и морфолого-анатомическими приспособлениями. Повышенное осмотическое давление (40-60 атм, а у мезофитов оно ниже 20 атм) позволяет эуксерофитам извлекать воду из достаточно сухой почвы.

Морфологические и анатомические особенности эуксерофитов очень разнообразны.

Сокращение расхода воды, прежде всего, связано с уменьшением транспирации. Это достигается ограничением испаряющей поверхности листьев. Одни из склерофитов безлиственны (афиллы); листья их редуцированы или рано опадают. Другие же имеют мелкие, нерасчлененные жесткие листья. В засушливый период часто происходит листо- или ветвепад.

Важную роль играет и строение эпидермы с толстой кутикулой, восковым налетом или сильным опушением, что придает листьям тускло-серую окраску. Густое опушение мертвыми волосками затрудняет смену увлажненного воздуха с поверхности, чем замедляется испарение. Часто кутикула блестящая, что способствует отражению солнечных лучей и уменьшает нагрев листьев. Устьица немногочисленные, погруженные, иногда закрыты восковыми крупинками. Листья некоторых степных и полупустынных злаков (ковыля, типчака) способны сворачиваться или складываться под влиянием иссушения. В их верхней эпидерме есть крупные тонкостенные моторные клетки. При подсыхании, когда снижается тургор, они уменьшаются в объеме и лист смыкается краями, превращаясь в полую трубку. При этом устьица оказываются внутри нее, что резко снижает транспирацию. Есть моторные клетки и у листа кукурузы (рис. 6).

⁸ Эуксерофиты – от греч. эу – хороший, настоящий и фитон

⁹ Склерофиты – от греч. склерос – сухой, женский и фитон

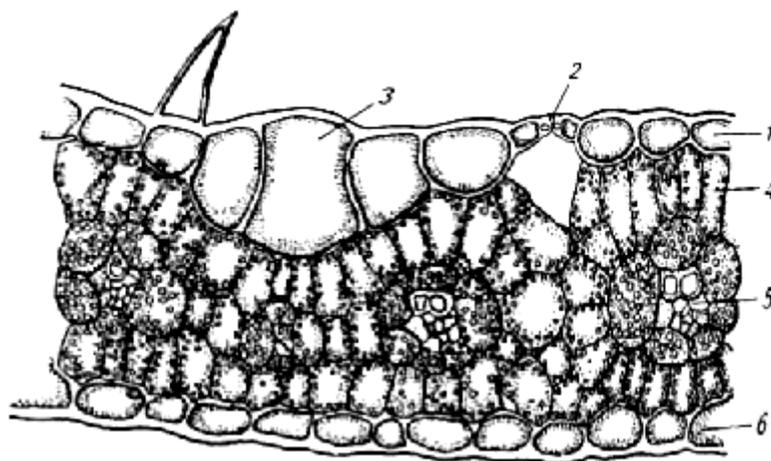


Рис. 6. Лист кукурузы (поперечный срез):

1 – верхняя эпидерма с кутикулой; 2 – устьице; 3 – моторные (двигательные) клетки;
4 – однородный мезофилл; 5 – жилка, окруженная обкладочными клетками;
6 – нижняя эпидерма с кутикулой.

Плотное сложение мезофилла, небольшие межклетники, слабое развитие губчатой ткани также задерживают потерю воды.

Важная особенность эуксерофитов – мощное развитие механических тканей. Склеренхима поддерживает в воздухе листья и стебли при подвядании растения, позволяет им сохранить форму и жизнеспособность.

Наряду с приспособлениями к экономии воды эуксерофиты обладают способностью активно поглощать ее из почвы. Корневая система эуксерофитов, обеспечивающая интенсивное добывание воды, имеет разное строение. Она может быть очень разветвленной, охватывающей большой объем почвы, как у дерновинных злаков, или очень глубоко идущей, достигающей уровня грунтовых вод – у *фреатофитов*¹⁰, например верблюжьей колючки, которые имеют главный корень, уходящий на 10-12 м в глубину и ветвящийся лишь во влажной почве в зоне грунтовых вод.

*Суккуленты*¹¹ – сочные мясистые многолетние растения, способные накапливать много воды и очень медленно ее расходовать. Мощная водозапасающая паренхима сосредоточена или в стеблевой части видоизмененных побегов – стеблевые суккуленты (кактусы, кактусовидные молочаи) или в листьях – листовые суккуленты (столетники, агавы, очитки).

Суккуленты широко распространены в пустынях Африки, Америки, Австралии. Среди растений нашей флоры встречаются листовые суккуленты – очитки и молодило.

¹⁰ Фреатофиты – от греч. фреат – колодец и фитон.

¹¹ Суккуленты – от лат. суккулентус – сочный.

Суккуленты способны переносить нагревание и длительную засуху. Преобладающая ткань суккулентов – основная паренхима, накапливающая воду. Это живые клетки, богатые слизями и сахарами, что повышает их водоудерживающую способность. Обводненность клеток достигает 95%. Запас воды может быть очень велик. Так, кактусы в пустынях Северной Америки накапливают 1000-3000 л воды. Осмотическое давление низкое – 5-7 атм.

Громадных размеров достигают некоторые свечеобразные молочаи. Один из них (*Euphorbia ovalifolia*) в горах Восточной Африки достигал в высоту 27 м. Э. Меннинджер в книге «Причудливые деревья» описывает целую серию гигантов-суккулентов, давая им выразительные названия «дерево-фляга», «слоновые деревья», «жирная собака, лежащая на спине» и др. Дерево-фляга (*Moringia ovalifolia*) растет в горах Юго-Западной Африки в самых сухих местностях, имеет чудовищно распухшие стволы. Высота деревьев достигает обычно 2-6 м, а диаметр – более 1 м. Их мягкая губчатая древесина способна во время дождей впитать и сохранить огромное количество воды, которой и снабжается затем дерево в долгие месяцы засухи.

Корни поверхностные, быстро вырастающие и быстро впитывающие воду после дождя. В сухое время большая часть корней отмирает, успевая обеспечить растение влагой на длительное время.

Способность быстро впитывать в себя большое количество воды накладывает отпечаток на распространение суккулентов. Их почти нет в пустынях Азии и Сахаре, где количество осадков всегда ничтожно, но очень много в Мексике, Южной Африке и Австралии, где в жарких сухих районах изредка проходят ливневые дожди, хотя и очень кратковременные, но обильные.

Стеблевые суккуленты широко распространены в пустынях Северной и Южной Америки, в засушливых областях Африки, а *листовые суккуленты* – на сухих территориях всех стран света, даже в умеренных широтах, но всегда там, где субстрат в течение значительного промежутка времени остается достаточно сухим.

Суккуленты очень экономно расходуют воду. Уменьшение транспирации достигается целым рядом приспособлений. У стеблевых суккулентов листья редуцированы, часто превращены в колючки или шипы. Стебли утолщены, имеют форму столбовидную (некоторые достигают 10-15-метровой высоты), шаровидную, лепешковидную (у кактуса опунции). Такая форма – способ сокращения испаряющей поверхности: у шара наименьшее отношение площади поверхности к объему. Колонновидные и шаровидные стебли кактусов обычно ребристые, что увеличивает ассимилирующую поверхность.

Эпидерма толстостенная, часто многослойная с толстой кутикулой и восковым налетом. Устьиц мало, днем они обычно закрыты. Это снижает

транспирацию, но затрудняет фотосинтез, преграждая доступ углекислого газа в светлое время. С этим связан особый тип фотосинтеза у суккулентов, при котором они используют углекислый газ, выделяющийся при дыхании.

Листовые суккуленты нашей лесной зоны – очиток и молодило, растения солнечных, песчаных и известковых склонов, сухих сосновых боров. Размножаясь вегетативно, часто образуют целые куртины. По обводненности тела очиток едкий не уступает кактусам. Как и у агав, у очитка утолщен лист, где развита мощная водозапасающая паренхима. За счет увеличения объема листьев происходит уменьшение общей испаряющей поверхности.

Таким образом, суккуленты обладают целым комплексом свойств, способствующих освоению этими ксерофитами таких сухих и жарких мест обитания, как пустыни. Обладая запасом воды, они медленно ее расходуют, мало транспирируют; в то же время они могут быстро мобилизовать свои ресурсы (образовать новые придаточные корни) для интенсивного всасывания воды каждого редко выпавшего дождя, росы.

Эфемеры и *эфемероиды*¹² – травы с очень коротким периодом вегетации, переживающие неблагоприятные условия в состоянии покоя. Это растения, которые приспособились к перенесению периодической сухости в состоянии покоя – резкого снижения эффективности обменных процессов.

Эфемеры – однолетние травы, завершающие полный цикл развития (от семени до семени) за очень короткий срок (обычно несколько недель). Это в основном растения пустынь и полупустынь, реже степей. Развиваются ранней весной и до наступления засухи успевают дать жаростойкие семена (бурачок пустынный, крупка весенняя, мак, виды костреца, житняка).

Эфемероиды – многолетние травы. Их период вегетации также очень недолог. Цветут рано весной. Летом надземные побеги полностью отмирают, остаются лишь подземные запасающие органы с почками возобновления – корневища, луковицы, клубнелуковицы, клубни. Характерны для пустынь и полупустынь (некоторые ирисы, тюльпаны, мятлик живородящий, ферула и др.), а также для широколиственных лесов, где используют короткий светлый и влажный период до распускания листьев на деревьях (пролеска сибирская, хохлатки, гусиные луки, ветреница лютичная, чистяк весенний). Лесные травы к такому образу жизни вынуждают недостаток освещения летом под деревьями.

В вегетативных органах всех эфемероидов выражены признаки

¹² Эфемеры – от греч. эфемрос – однодневный, мимолетный. Эфемероиды – от греч. эйдос – вид, т.е. имеющий вид, похожий на эфемера.

мезофитов. Рост и развитие их, как и у типичных мезофитов, происходит только во влажный период года, т.е. весной. Летнюю же засуху и затенение они, как и пустынные эфемероиды, переживают в относительно покоем состоянии под пологом лиственного леса¹³.

Эфемеры и эфемероиды – это беглецы, спасающиеся от недостатка воды или света переходом в состояние покоя. По сравнению с ними *эуксерофиты* – это борцы с засухой, а *суккуленты* – терпеливцы.

Воздух как экологический фактор. Газовый состав воздуха, который служит средой обитания наземных растений, примерно одинаков на земном шаре. Преобладает свободный азот (около 78%), экологическое влияние которого невелико; содержание углекислого газа в среднем 0,03%, кислорода – около 21%. Углекислый газ, поглощаемый при фотосинтезе, постоянно возобновляется за счет дыхания животных, жизнедеятельности микроорганизмов почвы, а также производственной деятельности человека. В припочвенном слое вследствие процессов разложения органических веществ бактериями и грибами (так называемое почвенное дыхание) содержание CO₂ повышено.

Кислород, необходимый для дыхания растений, животных и человека, выделяется растениями. Взрослое дерево за сутки выделяет до 180 л кислорода. Человек потребляет в день от 360 до 900 л кислорода в зависимости от интенсивности работы (понятно, что сохранение лесов – необходимое условие жизни человечества).

В крупных городах и промышленных районах воздух часто загрязнен ядовитыми газами, а также копотью и сажой. Они плотным слоем оседают на листьях, резко снижая интенсивность фотосинтеза и дыхания. Наиболее вредны сернистый газ, фтор, фтористый водород, хлориды, аммиак, оксид азота, они вызывают нарушение нормального роста и развития.

Оксид серы (SO₂), например, ядовит для растений даже в концентрациях от одной пятидесятитысячной до одной миллионной от объема воздуха. Вокруг промышленных центров, загрязняющих атмосферу этим газом, погибает почти вся растительность.

Сильно страдают от вредных газов хвойные, листья которых подвергаются воздействию промышленного загрязнения в течение круглого года, особенно пихта, ель, несколько меньше сосна. Чувствительны к нежелательным примесям в воздухе также дуб, остролистный клен, черный тополь, граб, липа, береза. Лиственные деревья легче, чем хвойные, переносят загрязнение воздуха, что объясняется ежегодной листопадностью, дающей им возможность регулярно выводить ядовитые вещества. Однако и у них при неблагоприятном газовом составе

¹³ Из-за такой двойственности эфемеров и эфемероидов многие экологи относят их к особой группе мезофитов.

атмосферы нарушается ритм сезонного развития: задерживается распускание почек, значительно раньше времени наступает листопад.

Особенно чувствительны к загрязненности воздуха лишайники. Они погибают при наличии в воздухе даже следов оксида серы и служат чутким индикатором его накопления в воздухе. Присутствие лишайников в лесах вокруг крупных городов свидетельствует о высокой чистоте воздуха. В городах и промышленных районах они обычно не растут.

Для озеленения городов и промышленных центров рекомендуют такие выносливые к загрязнению воздуха растения, как тополь дельтовидный, клен американский (ясенелистный), тую, лиственницу, снежноягодник. Из декоративных травянистых растений – агератум, эхеверию, петунью, бархатцы, душистый табак. Травы в целом лучше переносят загрязнение воздуха, чем деревья и кустарники.

Большое влияние на растения оказывает ветер. Горячий и сухой ветер усиливает транспирацию и часто приводит к отмиранию почек, завяданию молодых листьев, опадению бутонов, щуплости семян, а, следовательно, к резкому снижению урожая.

Зимой ветер, сдувая снег с пашни, резко ухудшает условия зимовки озимых. Посевы гибнут даже от небольших морозов. Сильные ветры могут вызывать пыльные (черные) бури: они выдувают и переносят на большие расстояния весь пахотный слой. Развитию пыльных бурь способствует неумеренная распашка полей на легких почвах, чрезмерный выпас.

Ветер оказывает на растения и прямое чисто механическое воздействие, ломая стволы (бурелом), выворачивая деревья с корнем (ветровал). От ветровалов страдают деревья со слаборазвитой или поверхностной корневой системой. Им наиболее подвержены ель и береза. Буреломам более подвержены сосна и осина. Ветры вызывают полегание зерновых культур, особенно при загущенных посевах.

Ветер как экологический фактор оказывает и положительное влияние на жизнь растений, способствуя опылению (*анемофилия*) и распространению плодов и семян (*анемохория*).

Почвенные факторы

Почвенные (эдафические¹⁴) факторы имеют крайне важное значение для растений. В одних и тех же климатических условиях растительность может быть очень разнообразной на разных почвах.

На растение оказывают влияние химические (валовой состав, гумус, реакция почвы, солевой режим) и физические (гранулометрический состав, водно-воздушный режим, плотность) свойства почвы. Они действуют на растение не изолированно, а взаимосвязано. Влияние отдельных свойств

¹⁴ От греч. *эдаφος* – почва.

почвы может быть *прямым* или *косвенным*. Например, солевой режим может воздействовать на жизнедеятельность корней и прямо, и косвенно, изменяя реакцию почвы.

Часть растений обладает достаточно высокой приспособляемостью к почвам, другие же имеют настолько узкий экологический диапазон, что могут служить индикаторами (показателями) характера почв. Можно говорить об индикаторах черноземных и подзолистых почв, почв избыточно увлажненных и сухих, почв каменистых и песчаных. Установление индикаторов имеет большое практическое значение, так как позволяет определить характер и качество почвы по растительности. Однако необходимо учитывать, что растения в различных местах их ареала могут встречаться на разных почвах.

Растения могут служить показателями плодородия почв. Для богатых плодородных почв характерны *эвтрофные* растения; для бедных – *олиготрофные* – белоус, вереск, росянка, сфагновые мхи. Эвтрофные растения – многочисленные виды черноземных степей, а также широколиственных лесов (сныть, пролеска, ясменник). На почвах, богатых азотом, вблизи от жилищ человека развиваются *нитрофильные* растения (крапива, белена, дурман).

По отношению к кислотности почвы требования растений также разнообразны. Черника, щавель, ожика волосистая, седмичник, щучка, хвощ болотный – *оксифилы*, они растут на кислых почвах. Клевер, люцерна, вика посевная, тимофеевка луговая, кострец безостый предпочитают нейтральные или слабощелочные почвы – это *нейтрофилы*. Большинство растений степей и пустынь – *базифилы*, предпочитающие щелочные почвы. Почти все наши культурные растения являются *нейтрофильными* или *базифильными*, поэтому при внесении удобрений нужно остерегаться, чтобы почвы не стали кислыми. Для изменения кислой реакции почв в них вносят известь. К нейтрофилам относятся и растения, проявляющие повышенную требовательность к кальцию, – *кальцефильные* виды. Они хорошо развиваются на известковых обнажениях и на выходах чистого мела. На известковых почвах хорошо растут хлопчатник, виноград, кунжут.

Растения, приспособленные к засоленным почвам, называют *галофитами*¹⁵. В пустынных и полупустынных областях они занимают обширные пространства, повсеместно встречаются по берегам морей и океанов. Галофиты характерны для почв с высоким содержанием хлористых, сернокислых и углекислых солей натрия, кальция, магния и калия. В связи с повышенной концентрацией почвенного раствора у галофитов наблюдается высокое осмотическое давление, достигающее 100-150 атм.

¹⁵ Галофиты – от греч. *Галос* – соль и *фитон*.

Внешний облик галофитов очень характерен. Засоление, как почвенный экологический фактор, оказывает на растения глубокое формообразующее влияние.

По характеру морфологических и физиологических приспособлений различают несколько типов галофитов. *Соленакпливающие галофиты*, *эугалофиты*, или *солянки*, способны накапливать в клеточном соке поглощенные из почвы хлориды и сульфаты. Содержание солей в их клетках может достигать 15-16%, что в несколько раз больше, чем в почве. Благодаря этому в клетках повышается осмотическое давление, достигающее иногда огромных величин – до 100 атм. Сосущая сила корней сильно возрастает и галофиты оказываются способны поглощать воду из концентрированного почвенного раствора, а, следовательно, и обитать на засоленных почвах.

Многие из них внешне похожи на суккуленты – их безлистные побеги сочные, содержат много водоносных тканей, корневая система поверхностная. Среди них есть стеблевые галосуккуленты – солерос, солянки, сарсазан и листовые – многие шведки, лебеда – кокпек.

Солянки охотно поедаются овцами и верблюдами. Это ценные кормовые растения. Засоленные почвы занимают большие площади в Прикаспийской низменности, других районах России. Рациональное использование этих земель в качестве осенне-зимних пастбищ – один из способов увеличения кормовых ресурсов животноводства.

Солевыделяющие галофиты освобождаются от избытка солей, активно выделяя их через желёзки. В сухую погоду они покрываются сплошным налетом из кристаллов солей, которые затем сдуваются ветром или смываются росой. К этой группе относятся тамариксы, кермеки и другие степные и полупустынные кустарники и травы. Галофиты, такие, как солерос, сарсазан, многие солянки, – надежные индикаторы засоленных почв.

Физические свойства почв также имеют важное значение для растения. Гранулометрический состав их воздействует на растение прямо и косвенно, через воздушный и водный режим почв. На песчаных почвах растут *псаммофиты* (от греч. псаммос – песок). Защитой от погребения песком им служит способность образовывать почки возобновления и придаточные корни на засыпанных побегах. Длинные стержневые корни уходят вглубь, а у поверхности развивается масса мелких корней, использующих конденсационную влагу. Семена и плоды псаммофитов снабжены летучками или сильно вздуты и легко движутся по поверхности песков, не успевающих их засыпать. После дождей они быстро прорастают, закрепляя песок. Псаммофиты – полынь песчаная, волоснец песчаный, саксаул, джужгун и др. – используются для закрепления перевеваемых песков.

Орографические (топографические) факторы

Это рельеф местности, включая высоту над уровнем моря, характер рельефа (выпуклые и вогнутые его формы), направление и крутизну склонов и др. Рельеф не оказывает на растения прямого воздействия, это косвенно действующий экологический фактор. Влияние рельефа заключается в перераспределении тепла (южные склоны теплее северных), воды (она задерживается в углублениях), света (освещенные и затененные склоны).

Особенно резкое влияние на растительность оказывает макрорельеф. В горах, где высота над уровнем моря изменяет климатические и почвенные условия, наблюдается поясное распределение растительности от основания к вершине.

Для высокогорных растений характерно уменьшение размеров стеблей и листьев, крупные цветки, часто сильное опушение (рис. 7).



*Рис. 7. Солнцецвет, выросший на равнине (а) и в горах (б)
(в одном масштабе)*

Менее крупные формы рельефа – мезо- и микрорельеф – оказывают на растение влияние через перераспределение осадков и питательных веществ. В низинах благодаря застаиванию холодного воздуха могут быть заморозки, тогда как на повышениях их нет. Микрорельеф способствует накоплению снега и воды, что сказывается на развитии растений. Учет рельефа необходим при размещении сельскохозяйственных культур, закладке садов и виноградников.

1.8. Биотические факторы

Биотические, или биогенные, экологические факторы включают все живые компоненты среды. Их взаимодействие влияет на распределение и подбор видов, регулирует численность организмов. Взаимосвязи растений между собой и с другими живыми организмами сложны и многообразны. Различают взаимодействия (коакции) внутривидовые и межвидовые. Они могут иметь следующие формы.

Нейтрализм (00) – взаимовлияние видов отсутствует. Сожительство на одной территории не вызывает ни отрицательных, ни положительных последствий.

Мутуализм (++) – взаимопользные отношения видов. Они могут быть необязательными, временными или становиться обязательным условием жизни. Такие неразделимые полезные связи двух видов называют *симбиозом*. Это совместное существование, при котором каждый вид извлекает пользу из связи с другим. Примерами симбиоза у растений служат лишайники, микориза, корни бобовых и клубеньковые бактерии.

*Комменсализм*¹⁶ (+0) – система взаимоотношений, при которой один из партнеров (комменсал) извлекает пользу из совместного проживания, для другого его присутствие безразлично. Основой комменсализма может быть общее пространство, кров или пища. Одна из форм комменсализма – квартиранство (синойкия). Например, эпифиты (комменсалы), поселяющиеся на стволах или листьях дерева, получают возможность подняться к свету, дереву же это безразлично.

Аменсализм (0–) – для одного из взаимодействующих видов последствия совместного проживания отрицательны, тогда как другой не получает от него ни вреда, ни пользы. Например, светлюбивые травы под пологом ели испытывают угнетение, тогда как для ели их соседство безразлично.

Конкуренция (– –) – соревнование между особями одного вида или популяциями разных видов за жизненные ресурсы – воду, пищу, свет. Это одна из форм борьбы за существование. Конкуренция проявляется тем

¹⁶ Комменсализм – от лат. *ком.* – вместе и *менса* – стол, трапеза.

резче, чем более сходны потребности конкурентов.

Конкуренция – основной тип взаимоотношений растений при их совместном произрастании. На богатых почвах в сомкнутых травостоях растения конкурируют главным образом за свет. На засоленных или сухих почвах, где травостои разрежены, растения конкурируют за воду и элементы питания, поступление которых затруднено. В процессе конкуренции растения изменяют среду друг для друга, оставляя конкуренту меньше света, воды, опылителей. В результате конкуренции менее приспособленные погибают. Так, под пологом елового леса погибают от затенения березы, сосны.

Конкуренция – единственная форма экологических отношений, отрицательно влияющая на обоих партнеров. Формы конкурентного воздействия могут быть различными. Например, влияние растений друг на друга путем выделения физиологически активных веществ – *аллелопатия*¹⁷. Высшие растения выделяют в воздух *колины*, действующие на другие растения, и *фитонциды*, влияющие главным образом на бактерии. Черемуха отличается высокой аллелопатической активностью, большинство культурных растений – слабой. Ряд растений выделяет в почву вещества (органические кислоты, глюкозиды и пр.), подавляющие прорастание семян и развитие проростков других видов. Например, корневые выделения пырея задерживают прорастание зерновых. Дурнишник тормозит появление всходов кукурузы и подсолнечника. Щучка дернистая (луговик дернистый) своими выделениями угнетающе действует на проростки целого ряда видов. Это воздействие столь интенсивно, что вокруг взрослых экземпляров образуется кольцо, где или совсем нет, или очень мало других растений.

Растения, выделяя физиологически активные вещества, и после своей смерти не прекращают благоприятно или отрицательно воздействовать на другие организмы. Их остатки, запаханные в почву, могут, например, задержать развитие посевов. Недаром опытные огородники советуют уносить с поля сорванные сорняки, потому что, оставленные около культурных растений, они снижают урожай.

Паразитизм (+–) – форма межвидовых отношений, при которой один организм (паразит) использует другой (хозяина) в качестве источника питания. Растения-паразиты используют в качестве хозяев растения другого вида. Например, повилика – паразит льна, клевера, картофеля. На корнях конопли и подсолнечника паразитируют заразики.

Паразиты не только ослабляют хозяина, поглощая питательные вещества, но и отравляют его продуктами своей жизнедеятельности. Отдельные виды паразитов являются переносчиками болезнетворных вирусов. Повилика полевая, например, переносит курчавость свеклы,

¹⁷ Аллелопатия – от греч. *аллеон* – взаимный и *патос* – страдание.

мозаику табака, желтуху астр.

Сопряженная эволюция паразита и хозяина привела к некоторому равновесию между ними: хотя паразиты и вызывают ослабление и снижение численности популяций хозяев, далеко не всегда губят их, так как гибель хозяина приведет к гибели и паразита.

Есть среди растений и полупаразиты – зеленые растения, получающие добавочное питание через корни-присоски. Это омела, растущая на деревьях, и многочисленные очанки, марьянники, мытники и другие луговые полупаразиты семейства Норичниковые.

Среди биотических факторов особую роль в жизни растений играют зоогенные факторы. Животные участвуют в опылении цветков и распространении семян и плодов. Травоядные животные существенно влияют на травостой. Выпас изменяет биологический состав лугов, вызывая угнетение ценных в кормовом отношении растений, способствует разрастанию колючих, пахучих и груботравных видов. Животные утаптывают почву и удобряют ее, создавая иные экологические условия. Роющие животные (кроты, суслики, земляные черви) перерывают почву, вынося на поверхность ее нижние горизонты.

1.9. Антропогенные факторы

Эти факторы связаны с деятельностью человека. Сейчас ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и многообразного влияния на природу, как антропогенный, хотя это наиболее «молодой» фактор из всех действующих в природе. Влияние антропогенного фактора с момента появления человека на Земле постепенно усиливалось. Оно стало настолько широким, что в настоящее время на нашей планете практически нет растительных сообществ и целых природных комплексов как сухопутных, так и водных, на которых в той или иной степени не отражалось бы воздействие человека. Воздействие антропогенного фактора приобрело грандиозные, поистине планетарные масштабы.

Своей деятельностью человек преобразует природу целых районов и областей, оказывая глубокое воздействие на растительность. Огромные поля зерновых вместо распаханных степей, луга на месте лесов, обширные березняки и осинники на месте сосняков и ельников – результат хозяйственной деятельности людей.

Человек сознательно обогащает флору. Создает огромное число новых видов и сортов культурных растений; наиболее ценные сельскохозяйственные культуры возделывает по всему миру. Пшеница, кукуруза, картофель, соя, рис «забыли», где их родина. Одновременно с культурными растениями человек бессознательно распространяет сорняки,

семена которых вместе с грузами и людьми переносятся на огромные расстояния поездами, пароходами и самолетами.

1.10. Жизненные формы растений

Классификация жизненных форм по Раункиеру. В пределах крупных экологических групп, различаемых по отношению к какому-либо одному важному фактору – воде, свету, особенностям субстрата, способу питания, выше приведенные 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. Из приводившихся примеров можно видеть, что сходную жизненную форму принимают в сходных условиях растения совсем не родственные, принадлежащие к разным семействам и даже классам. Таким образом, та или иная группа жизненных форм обычно базируется на явлении конвергенции или параллелизма в выработке приспособлений.

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. Раункиер взял за основу признаки чрезвычайно важные с приспособительной точки зрения: положение и способ защиты почек возобновления у растений в течение неблагоприятного периода – холодного или сухого. По этому признаку он выделил пять крупных категорий жизненных форм: *фанерофиты*, *хамефиты*, *гемикриптофиты*, *криптофиты* и *терофиты* (греч. *фанерос* – открытый, явный; *chame* – низкий; *hemi* – полу; *kryptos* – скрытый; *teros* – лето) (рис. 8).

У *фанерофитов* почки зимуют или переносят засушливый период открыто, достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты или полупаразиты типа омелы). В связи с этим они обычно защищены почечными чешуями. Впрочем, бывают фанерофиты и с открытыми почками, преимущественно во влажнотропических лесах. По высоте растений Раункиер подразделил эту группу на мега-, мезо-, микро- и нанофанерофиты (греч. *mega* – большой, крупный; *mesos* – средний; *mykros* – маленький; *nanos* – карликовый).

У *хамефитов* почки располагаются чуть выше уровня почвы – на высоте 20-30 см. К этой группе относятся кустарнички, полукустарники и полукустарнички, многие стелющиеся растения, растения-подушки.

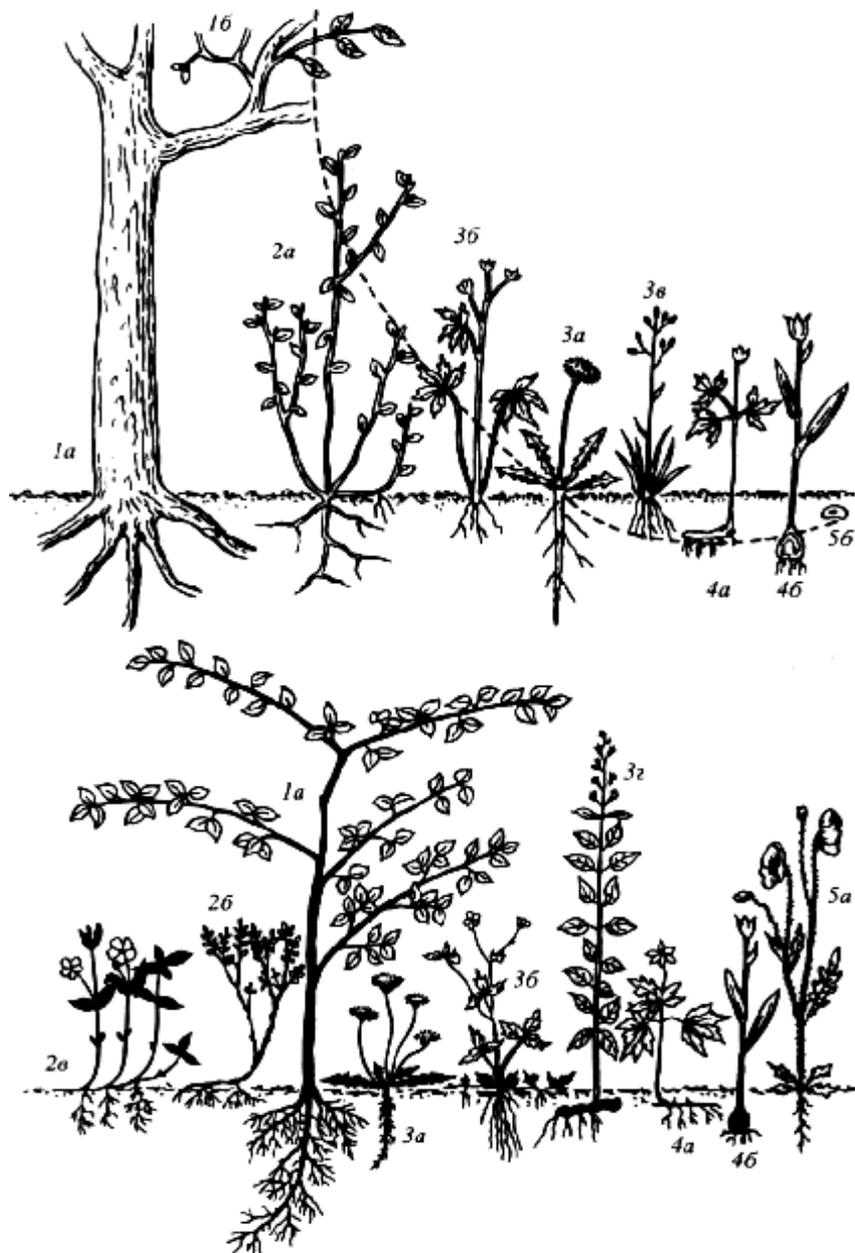


Рис. 8. Жизненные формы по Раункиеру:

1 – фанерофиты (1а – тополь; 1б – омела); 2 – хамефиты (2а – брусника; 2б – черника; 2в – барвинок); 3 – гемикриптофиты (3а – одуванчик – розеточный стержнекорневой гемикриптофит; 3б – виды лютиков; 3в – кустовой злак; 3г – вербейник обыкновенный – длинопобеговый протогемикриптофит); 4 – геофиты (4а – ветреница – корневищный; 4б – тюльпан – луковичный); 5 – терофиты (5а – мак-самосейка; 5б – семя с зародышем).

Вверху: черным показаны зимующие почки возобновления (пунктиром – линия их расположения); внизу: соотношение отмирающих и перезимовывающих частей (черным – остающиеся, белым – отмирающие на зиму)

В холодном и умеренном климатах почки этих жизненных форм очень часто получают зимой дополнительную защиту – они зимуют под снегом.

Гемикриптофиты – обычно травянистые многолетние растения; их почки возобновления находятся на уровне почвы или погружены очень неглубоко, главным образом в подстилку, образуемую мертвым растительным опалом, – это еще один дополнительный покров для зимующих почек. Среди гемикриптофитов Раункиер выделил *протогемикриптофиты* с удлинёнными надземными побегами, ежегодно отмирающими до основания, где находятся почки возобновления, и *розеточные гемикриптофиты* с укороченными побегами, которые могут зимовать на уровне почвы целиком. Перед перезимовкой, как правило, ось розеточного побега втягивается в почву вплоть до почки, остающейся на поверхности.

Криптофиты представлены либо *геофитами* (греч. *geo* – земля), у которых почки находятся в почве на некоторой глубине, порядка одного-нескольких сантиметров (корневищные, клубневые, луковичные растения), либо *гидрофитами*, у которых почки зимуют под водой.

Терофиты – это однолетники, у которых все вегетативные части отмирают к концу сезона и зимующих почек не остается. Растения возобновляются на следующий год из семян, перезимовывающих или переживающих сухой период на почве или в почве.

Категории жизненных форм Раункиера очень крупные, сборные. Раункиер подразделял их по разным признакам, в частности фанерофиты – по размерам растений, характеру почечных покровов (с открытыми и закрытыми почками), признаку вечнозелености или листопадности, особо выделял суккуленты и лианы; для подразделения гемикриптофитов он пользовался структурой их летних побегов и строением многолетних подземных органов.

Раункиер применил свою классификацию для выяснения взаимосвязи жизненных форм растений и климата, составил так называемый «биологический спектр» для флоры различных зон и районов земного шара.

Во влажнотропических областях наиболее высок процент фанерофитов (*климат фанерофитов*), а умеренную и холодную зоны северного полушария можно отнести к *климату гемикриптофитов*. В то же время хамефиты оказались массовой группой и в пустынях и в тундрах, что, конечно, свидетельствует об их неоднородности.

Терофиты – господствующая группа жизненных форм в пустынях Древнего Средиземья. Таким образом, приспособленность разных категорий жизненных форм к климатическим условиям выступает вполне отчетливо.

Классификацией жизненных форм по Раункиеру широко пользуются геоботаники и экологи, работающие не только в сезонном, но и в бессезонном влажнотропическом климате.

Друде, различая на земном шаре 18 типов климата, установил 4 группы растений по обусловленной климатом периодичности их вегетации в течение года, с дальнейшим подразделением их на 18 типов по отношению к тепловому и водному режиму:

I. Периодичности, вызванной климатом, нет (растения экваториальных областей без сезонной периодичности климата).

1. Гигрофиты постоянно жаркого и влажного климата.
2. Гигрофиты постоянно умеренно теплого климата (растения низкогорных поясов в экваториальных странах).
3. Ксерофиты постоянно умеренно теплого и сухого климата.
4. Умеренно холодостойкие высокогорные растения в тропиках.
5. Холодостойкие приснежные растения в альпийском поясе гор тропической зоны.

II. Периодичность вызвана чередованием периодов тропических дождей с периодами сухости.

6. Теплолюбивые тропофиты, переносящие лишь кратковременные периоды засухи.
7. Теплолюбивые тропофиты, переносящие продолжительные засухи.
8. Теплолюбивые тропоксерофиты, наиболее засухоустойчивые.
9. Умеренно теплолюбивые тропоксерофиты (горные в тропической зоне).

III. Периодичность вызвана пониженными температурами после жаркого и сухого лета в климатах, близких к субтропическим.

10. Ксероморфные вечнозеленые деревья и кустарники жаркого и сухого лета и дождливых умеренно холодных зим.
11. Гигроморфные вечнозеленые растения мягкого приморского климата.
12. Листопадные растения жаркого лета и холодной зимы.

IV. Периодичность вызвана сезонной периодичностью светового режима: при ослабленном освещении – покой, при сильном – вегетация.

13. Ксероморфные растения степей.
14. Холодостойкие хвойные и листопадные деревья и кустарники, холодостойкие травянистые мезо- и психрофиты.
15. Психрофиты морского безлесного климата высоких широт.
16. Психрофиты континентального климата.
17. Ксероморфные растения высокогорных холодных и сухих пустынь.
18. Холодостойкие растения Арктики и Антарктики.

В пределах этих типов возможно подразделение на физиономические жизненные формы (их 55) и объединение в основные формы (их 10).

Многие экологи в разработке жизненных форм идут своим путем – не от анализа флоры вообще и не от климатического районирования или от физиономических признаков, что неизбежно ведет к отвлеченности и формализму, как это видно из приведенных примеров, а от эколого-биологического анализа конкретных форм растительного покрова.

В.Р. Вильямс – автор замечательной классификации жизненных форм растений. В его классификации жизненные формы – подлинно жизненные; они связаны друг с другом в их взаимоотношениях, в отношениях со средой; они связаны с почвенно-биологическим процессом как выразители его стадий; они четко выражают различия в питании и в роли отдельных групп в экономике природы.

Вильямс разделял растения, прежде всего, на две взаимообусловленные группы: зеленые и бесхлорофилльные (грибы и бактерии аэробные и анаэробные). Зеленые растения разделены на: 1) *деревянистые*, 2) *травянистые многолетние лугового типа* (надземные части отмирают в конце вегетационного периода), 3) *травянистые многолетние и однолетние степного типа* (надземные части отмирают не позже середины вегетационного периода).

Деревянистые растения и грибы по их природе и способу питания тесно связаны (микотрофия – первых, разложение лесной подстилки и использование кислой реакции подстилки и почвы – вторых). Это основные черты деревянистой формации растительности. В круговороте веществ в природе деревянистые растения имеют свое определенное значение, влияя на гидрологический режим, извлекая элементы зольного питания из глубоких слоев почвы, вызывая подзолистый тип почвообразования, накопление, разложение и вынос продуктов фотосинтеза.

Травянистые растения степного типа связаны с аэробными бактериями в степной формации. Их непрерывная совместная деятельность в условиях влажного климата ведет к разрушению структуры почвы и уменьшению ее плодородия.

Травянистые растения лугового типа и связанные с ними анаэробные бактерии, образуют луговую формацию; они способствуют накоплению гумуса, созданию структуры почвы и увеличению плодородия, возникновению дернового типа почвообразования, вовлечению элементов зольного питания из большого круговорота веществ в многократно повторяющийся малый круговорот, что уменьшает их потерю.

Три основные типа зеленых растений и им соответствующие бесхлорофилльные организмы распределены в зависимости от климатических и почвенных условий, главным образом от влажности климата и почв, в свою очередь сильно их изменяя и, следовательно, сме-

няя друг друга или замещаясь иными формациями (болотными и другими).

В такой трактовке понятия о дереве и траве, бактерии и грибе перестают быть первые – только морфологическими, последние – только систематическими (флористическими) понятиями, а наполняются живым экологическим содержанием в виде определенных отношений к физико-географической среде и к живой среде. Это уже не просто «основные формы», а активные, каждый по своему, в своем месте и в свое время, участники единого процесса биосферы, отдельные звенья которого (и участников) мы видим как различные формы почв и растительности.

Травянистые растения лугового типа Вильямс группировал по способу питания: автотрофные, микотрофные, бобовые, паразиты. Автотрофные в то же время – представители прогрессивной эпохи эволюции луговой формации, и когда их на лугу много – показатели господства аэробнозиса почвы, умеренного накопления в ней перегноя (гумуса) и других форм мертвого органического вещества. Автотрофные злаки Вильямс разделял на длиннокорневищные и рыхлокустовые (рис. 9), т.е. по морфологии их вегетативного размножения (кущения).

Длиннокорневищные злаки – аэрофилы, обилием и хорошим развитием указывают на рыхлость, хорошую аэрацию почвы, умеренное развитие дернового процесса. Рыхлокустовые приспособлены к более поздним стадиям дернового процесса, достигшего полноты выражения, когда богатые гумусом почвы испытывают периоды недостаточной аэрации. Микотрофные плотнокустовые злаки характеризуют регрессивную стадию луга, чрезмерное накопление органического вещества, переход в болотный период. Представители последнего: лугово-болотные осоки, зеленые мхи, сфагны. Остальные группы имеют второстепенное значение.

Полезны для экологического анализа травянистого растительного покрова жизненные формы, различаемые по характеру корневых систем и по способности к вегетативному размножению и расселению (Высоцкий, Казакевич).

I. Ползучие. Растения с сильно развитой способностью к вегетативному размножению и расселению:

1. Длиннокорневищные (*Agropyrum repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex arenaria* и т.н.);

2. С лежачими укореняющимися стеблями (*Trifolium repens*, *Ranunculus repens*, *Agrostis stolonizans* и др.);

3. Корнеотпрысковые (*Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*, *Linaria vulgaris* и др.).

Все растения этого отдела способны быстрее других многолетников распространяться и занимать свободные площади.

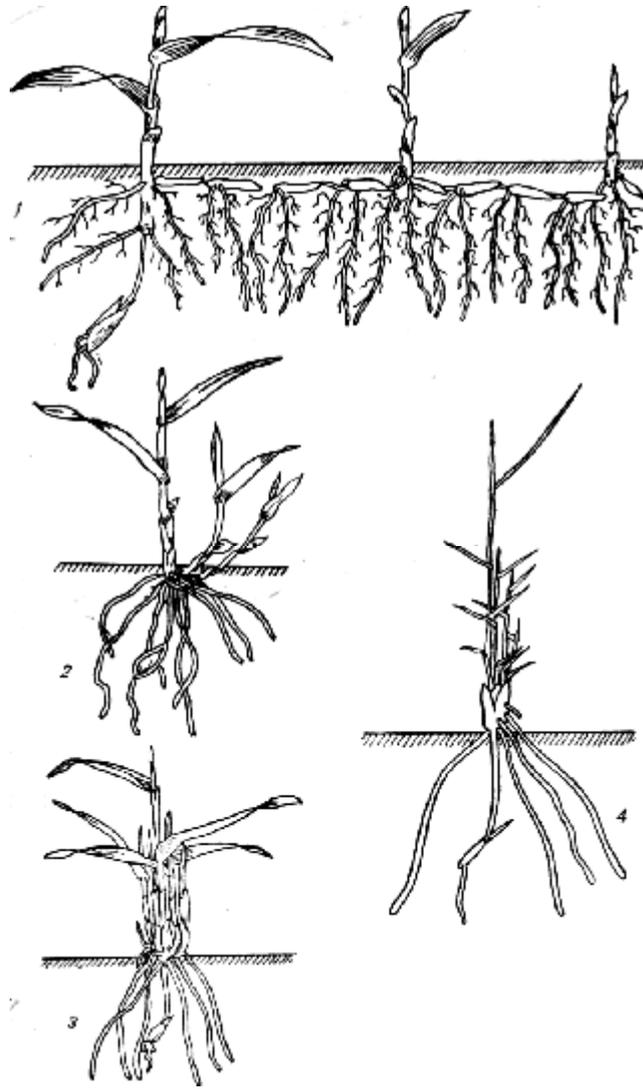


Рис. 9. Типы злаков по способу кущения:
 1 – длинно-корневищный тип; 2 – рыхло-кустовой тип; 3 – плотно-кустовой
 с экстравагинальными побегами;
 4 – плотно-кустовой с интравагинальными побегами.

II. *Осевые*. Растения с стержневым корнем, вегетативно возобновляющиеся от его «шейки», но не способные к расселению вегетативными отпрысками. Разделяются на глубокостержневые и короткостержневые (*Rumex thyrsiflorus*, *Medicago saliva*, *M. falcata*, *Trifolium pratense* и др.).

III. *Дернистые*. С корневой системой пучкового типа (мочковатого), с очень ограниченной способностью к расселению вегетативным путем:

1. Дерновые или кустовые злаки и осоки (*Deschampsia caespitosa*, *Festuca sulcata*, *Carex caespitosa* и др.) (рис. 9);

2. Кистекорневые (*Ranunculus acer*, *Caltha palustris* и др.).

IV. Луковичные и клубневые (виды *Allium*, *Tulipa*, *Orchis*, *Corydalis* и т.п.).

Преобладание того или иного типа и процентные соотношения между этими типами на определенном местообитании характеризуют воздушно-водный режим почвы.

Глубокостержневые указывают на глубокий уровень грунтовых вод и хорошую аэрацию почвы. Степная флора содержит больший процент глубокостержневых, чем луговая. Ползучие имеют более экстенсивную корневую систему. Кистекорневые характерны для почв с плохой аэрацией, влажных и сырых.

Келлер в обзоре жизненных форм природного растительного покрова называет следующие главные группы, характеризующие зональные типы растительности:

1. Напочвенные мхи и лишайники тундрового типа и хвойно-лесные.
2. Напочвенные мхи, лишайники и водоросли полупустынного типа.
3. Вечнозеленые карликовые кустарнички тундровые, хвойно-лесные и болотные брусничного и верескового (по Поплавской) типа.
4. Летнезеленые карликовые и хвойно-лесные кустарнички и полукустарники тундрового типа.
5. То же пустынного типа, бело-войлочные.
6. Хвойные древесные породы.
7. Летнезеленые древесные породы широколиственные и мелколиственные.
8. Многолетние осоки и злаки тундровые, лесные и лугово-степные.
9. Дерновинные злаки степного типа.
10. Двудольные многолетние травы широколиственных лесов и лугово-степные.
11. Весенние многолетние эфемеры широколиственных лесов.
12. То же пустынного типа.
13. Весенние однолетние эфемеры пустынного типа.
14. Весенние живородящие элементы пустынного типа.
15. Летне-осенние однолетники пустынь (полупустынь).

Для еловых лесов характерны следующие жизненные формы (В.Н. Сукачев):

1. Теневыносливые микотрофные хвойные (ель, пихта).
2. Длиннокорневищные микотрофные травянистые растения теневого типа (*Oxalis acetosella*, *Ma janthum bifolium*, *Circaea alpina*, *Dryopteris Linneana* и т.п.).

3. Длиннокорневищные травянистые микотрофы с листьями брусничного типа (*Pirola*).
4. Злаковидные зимнезеленые растения теневого типа (*Luzula pilosa*, *Veronica officinalis* и др.).
5. Теневые травы с клейстогамными цветами (*Viola umbrosa*, *Oxalis* и др.).
6. Вечнозеленые иглолистные микотрофные травы (*Lycopodium annotinum*).
7. Зимнезеленые микотрофные кустарнички (брусника, *Linnaea borealis*).
8. Летнезеленые кустарнички (черника).
9. Полусапрофиты (*Calypso bulbosa*, *Goodyera repens*).
10. Сапрофиты (*Epipogon aphyllus*, *Corallorhiza innata*, грибы).
11. Полупаразиты (*Melampyrum*).
12. Лесные мхи.

Этот перечень отражает разнообразие путей приспособления к одному и тому же комплексу условий среды, характеризующему еловый лес (затенение, кислая подстилка и почва, бедность почвы минеральной пищей). К теневыносливости, микотрофности, склонности к сапрофитному способу питания, к замене семенного размножения вегетативным, к обилию зимнезеленых растений следует еще прибавить малое число ветроопыляемых растений, неразвитость приспособлений к анемохории, очень мелкие семена, разносимые слабыми токами воздуха, распространение плодов животными.

Жизненные формы, устанавливаемые по взаимоотношениям между ними при совместной жизни в фитоценозе, называются фитоценотическими типами (Г.И. Поплавская, В.Н. Сукачев). Взаимоотношения меняются в зависимости от внешней среды, от возраста растения и т.д.

Поэтому один и тот же вид в разных условиях может быть отнесен к различным фитоценотическим типам. По Поплавской и Сукачеву различаются следующие фитоценотические типы:

1. *Эдификаторы*, создающие, в основном, среду растительного сообщества. Они подразделяются на: а) самобытные или природные (коренные), б) депрессивные, получившие значение эдификаторов в процессе нарушения коренного растительного покрова.

2. *Сопутствующие*, имеющие подчиненное значение в создании среды. Для одних из них среда фитоценоза благоприятна, для других – неблагоприятна. Они могут быть природными (самобытными), депрессивными и случайными.

В процессе смен фитоценозов средообразующая роль их изменяется, причем одни приобретают большее влияние на среду, другие – меньшее; первые делаются более обильными и жизнеспособными, вторые – менее.

Отнести вид к тому или иному фитоценотическому типу нельзя, пока не проведено сравнение его с другими видами при сообитании в одном и том же комплексе экологических условий (экотопе). Если в данных внешних условиях, один вид так изменяет среду, что всем остальным надо приспособляться к ней, этим выявится его эдификаторная роль; все другие останутся здесь на положении сопутствующих в том или ином обилии и жизненности в меру удовлетворения их потребностей средой эдификатора.

Сравнивая разнообразные подходы к установлению жизненных форм, нельзя не заметить, что в российской экологии они имеют служебное значение. Они устанавливаются как показатели типов отношений со средой. Берутся ли в основу их подразделения морфологические признаки или различия в биологии развития, или экологические отношения к какому-либо фактору среды или друг к другу – всегда эти признаки рассматриваются во взаимосвязи между ними и средой, в связи одного с другими, в изменении и движении, в значении для разностороннего освещения состояния, динамики и эволюции экологической среды в целом и роли в ней отдельных факторов. Выделение их – метод экологического анализа местообитаний в целях понимания действующих факторов, их истории и направленности их эволюции. Чем большее разнообразие признаков для этой цели используется – морфологических, физиологических, экологических, биоценологических – тем разностороннее может быть выполнен анализ типов местообитаний, необходимый для разумного управления последними.

В дальнейшей работе по выявлению и классификации жизненных форм следует руководствоваться формулировкой академика Б.А. Келлера. По его определению «под жизненной формой надо понимать определенную систему экологических приспособлений, тесно связанную с организационным типом растения, с принадлежностью его к определенному классу, семейству, а часто и роду».

По Келлеру, «выделять жизненные формы необходимо по двум совместным признакам – принадлежность к определенной систематической группе и экологические свойства». При одновременном учете и специфики филогенеза, и особенностей приспособления жизненные формы будут показателями того, что «на разных путях эволюции природа растений приходила к различному решению экологических задач».

Рассмотрим эколого-морфологическую классификацию жизненных форм семенных растений, основанную на форме роста (внешнем виде) и длительности жизни вегетативных органов. Эта классификация была разработана И.Г. Серебряковым и продолжает совершенствоваться его учениками. Согласно данной классификации выделяют следующие группы жизненных форм: 1) *древесные растения* (деревья, кустарники, кустарнички); 2) *полудревесные растения* (полукустарники, полукустарнички); 3) *травянистые растения* (однолетние и многолетние

травы).

Дерево представляет собой одноствольное растение, ветвление которого начинается высоко над поверхностью земли, а ствол живет от нескольких десятков до нескольких сотен лет и более.

Кустарник – многоствольное растение, ветвление которого начинается от основания. Высота кустарников 1-6 м. Продолжительность их жизни много меньше жизни деревьев.

Кустарничек – многостебельное растение высотой до 1 м. Кустарнички отличаются от кустарников своими малыми размерами, живут несколько десятков лет. Произрастают они в тундре, хвойных лесах, на болотах, высоко в горах (брусника, черника, голубика, вереск и др.).

Полукустарник и *полукустарничек* имеют меньшую продолжительность жизни скелетных осей, чем кустарник; у них ежегодно отмирают верхние части годичных побегов. Это в основном растения пустынь и полупустынь (полыни, солянки и др.).

Многолетние травы после цветения и плодоношения обычно теряют все надземные побеги. На подземных органах формируются зимующие почки. Среди многолетних трав выделяют *поликарпические*¹⁸, которые плодоносят неоднократно в своей жизни, и *монокарпические*, которые цветут и плодоносят один раз в жизни. Однолетние травы являются монокарпическими (сурепка, пастушья сумка). По форме подземных органов травы делят на *стержнекорневые* (одуванчик, цикорий), *кистекарневые* (подорожник), *дерновые* (типчак), *клубневые* (картофель), *луковичные* (лук, тюльпан), *коротко- и длиннокорневищные* (нивяник, пырей).

Особую группу жизненных форм составляют водные травы. Среди них выделяют *прибрежные, или земноводные* (стрелолист, аир), *плавающие* (кувшинка, ряска) и *погруженные* (элодея, уруть).

В зависимости от направления и характера роста побегов деревья, кустарники и травы можно подразделить на *прямоходячие, стелющиеся, ползучие и лианы* (цепляющиеся и вьющиеся растения).

Поскольку жизненные формы характеризуют адаптацию растений к переживанию неблагоприятных условий, их соотношение во флоре различных природных зон неодинаково. Так, для тропических и экваториальных влажных районов характерны преимущественно деревья и кустарники; для районов с холодным климатом – кустарники и травы; с жарким и сухим – однолетники и т.д.

¹⁸ От греч. поли – много, карпос – плод.

ГЛАВА II. ГЕОБОТАНИКА (ФИТОЦЕНОЛОГИЯ) РАСТЕНИЙ

Растения редко встречаются в естественных условиях изолированно, отдельными особями. Это имеет место лишь при заселении какой-либо свободной от растений территории, например на песчаных отмелях рек, остывающих вулканических лавах. Как правило, растения образуют заросли, сообщества. В таких сообществах более или менее сильно проявляется влияние растений друг на друга.

С давних пор человеку знакомы такие сообщества растений, как леса, луга, болота, степи и т.д. Известна также приуроченность определенных растений к лесам, болотам, лугам. Например, клюква растет только на болотах, в то время как луговые растения там существовать не могут. Таким образом, подбор растений в сообществе подчиняется определенным закономерностям. В сходных условиях обитания встречаются одинаковые растительные сообщества. Совокупность растительных сообществ какой-либо территории образует растительность этой территории. Растительные сообщества называют *фитоценозами*.

2.1. Фитоценоз как элемент биогеоценоза

Изучением растительных сообществ (фитоценозов) занимается наука *фитоценология*. Особенно большой вклад в развитие этой науки внес выдающийся ученый, академик В.Н. Сукачев (1880-1967). Им было дано наиболее полное определение фитоценоза. «Под *фитоценозом* (растительным сообществом) надлежит понимать всякую совокупность растений на данном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определенным составом и строением, так и определенным взаимоотношением со средой. Эта взаимозависимость определяется тем, что растения ведут борьбу за существование из-за средств жизни и вместе с тем одни изменяют среду существования других и этим иногда даже определяют возможность существования известных растений в фитоценозах».

В настоящее время выделяют особую группу фитоценозов – *агрофитоценозы*, к которым относят посевы и посадки культурных растений.

Фитоценозы являются частью более сложных природных систем – *биогеоценозов*, совокупность которых образует биосферу Земли (биогеоценотический покров) (рис. 10).

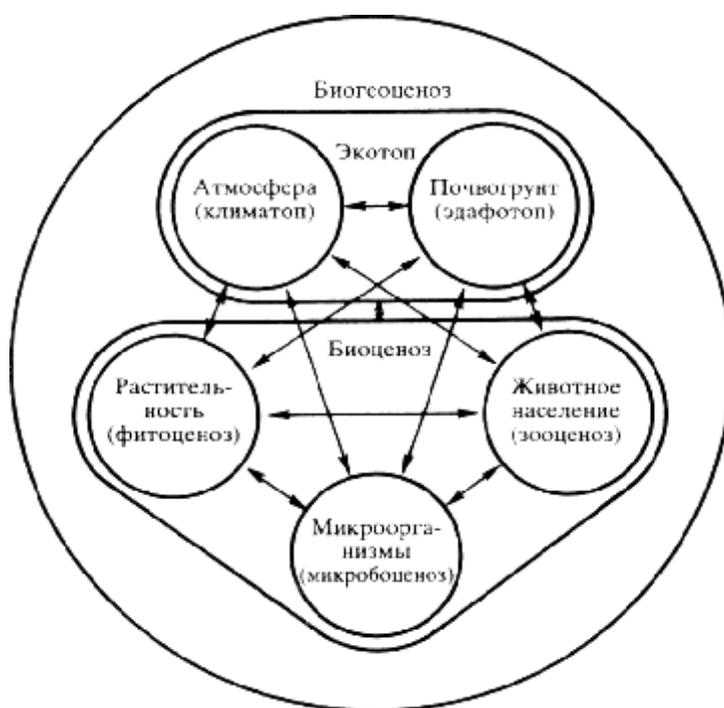


Рис. 10. Схема взаимодействия компонентов биогеоценоза
(В.Н. Сукачев, 1967)

Растительность, или совокупность растительных сообществ, является неотъемлемым элементом ландшафта и, как один из наиболее динамичных компонентов природной среды, является лицом ландшафта.

Ландшафт – понятие географическое, обозначающее часть географической оболочки, на протяжении которой закономерно повторяются участки с различным сочетанием физико-географических условий (климата, рельефа, коренных пород, состава рыхлых наносов, грунтовых и поверхностных вод, почв, растительности). Ландшафт состоит из урочищ, образованных фациями. Конкретный биогеоценоз соответствует фации ландшафта. Однако в ландшафтах, лишенных жизни (ледяной щит Антарктиды), можно выделить фации, но в них нет биогеоценозов.

Биогеоценология развивалась на стыке биологических и физико-географических наук. Для нее характерен комплексный уровень изучения живой природы. Основоположником учения о биогеоценозе – биогеоценологии как самостоятельной науке является В.Н. Сукачев. Он определил основные положения, предмет, теоретические и практические задачи, программу и направление исследований в области биогеоценологии. Задача этой науки – анализ и оценка связей и взаимодействий между живыми и косными компонентами природы. Идея о взаимосвязях всех явлений на Земле – одно из основных положений материалистической диалектики. Эта идея была четко выражена В.В.

Докучаевым по отношению к живой природе.

В.Н. Сукачев исследовал структурную организацию биогеоценозов. Этой же проблеме посвящены работы Н.В. Дылиса, В. В. Мазинга и многих других. В.Н. Сукачевым дано следующее определение биогеоценоза: *«Биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою, особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии».*

Наряду с понятием «биогеоценоз» в научной литературе встречается термин «экосистема», введенный английским геоботаником А. Тенсли. Но это не одно и то же.

Экосистема – безразмерное понятие, не ограниченное территориально. Биогеоценоз же, согласно определению В.Н. Сукачева, имеет вполне определенный объем и границы.

Биогеоценоз – биокосная система, состоящая из косных компонентов – биотопа и организмов, образующих биоценоз. Биотоп включает *климатоп* и *эдафотоп* (почвенно-грунтовые условия). В состав биоценоза входят растительность (фитоценоз), животное население (зооценоз) и совокупность микроорганизмов (микробоценоз). Среди факторов, воздействующих на биогеоценоз, различают космические (солнечная радиация), атмосферные (осадки, ветер), гидрологические, орографические, биогенные и антропогенные.

Для биогеоценоза наибольшее значение имеют связи его компонентов, основанные на обмене веществ и энергии. Биологические компоненты – растения, животные, микроорганизмы – выполняют роль трансформаторов веществ и энергии, в то время как солнечная энергия, атмосфера, почва, горные породы, вода атмосферы являются поставщиками первичных материалов и энергии для обмена.

Биоценозы образованы двумя различными в трофическом отношении группами организмов – *автотрофами* и *гетеротрофами*.

Наиболее сложное строение имеют наземные биогеоценозы. Проще структура биогеоценозов океана и водоемов суши.

Ведущую роль в биогеоценозе играет фитоценоз, обладающий огромной биомассой. Фитоценоз сильно влияет на атмосферу, почву, определяет видовой состав животных, микроорганизмов, а также многие особенности материально-энергетического обмена в биогеоценозе.

Границы биогеоценоза в горизонтальном направлении определяются границами фитоценоза, свойственного ему, в вертикальном – высотой

надземных органов фотосинтезирующих растений и глубиной проникновения их подземных органов.

2.2. Состав фитоценоза

Фитоценозы представляют собой результат длительного подбора видов растений, которые в процессе действия между собой и другими компонентами биоценоза приспособились к определенным экологическим условиям. В результате совместного произрастания в фитоценозе устанавливаются определенные взаимоотношения между видами. Принято различать три основные формы влияния растений друг на друга: *контактные, трансбиотические, трансабиотические*.

Контактные отношения проявляются в паразитизме, симбиозе, в механическом воздействии растений друг на друга, в срастании корней и т.п.

Трансабиотические взаимоотношения – это влияние одних растений на другие посредством изменения окружающей среды. Сюда относится конкуренция за свет, влагу, питательные вещества, а также выделение растениями продуктов жизнедеятельности в окружающую среду и др.

Трансбиотические взаимоотношения – это влияние одних растений на другие через посредство каких-то иных организмов.

Обычно в фитоценозах одновременно проявляются различные формы взаимного влияния растений.

При формировании растительных сообществ большую роль играют конкурентные взаимоотношения, в результате чего погибают более слабые особи, а остаются более сильные.

Многие фитоценозы образованы большим количеством видов, разнообразных по своим экологическим особенностям (требовательности к определенным условиям освещения, увлажнения, минерального питания) и по их воздействию на среду. В пределах одного фитоценоза встречаются различные жизненные формы растений. Например, в состав леса входят деревья, кустарники, кустарнички, травы, наземные и эпифитные мхи, лишайники и т.д. Среди растений, образующих фитоценоз, могут быть представители различных экологических групп (мезофиты, гигрофиты, ксерофиты и т.д.). Состав растений в фитоценозе отражает неоднородность его среды в пространстве и во времени, частично – прошлое фитоценозов.

Важнейшим признаком фитоценоза является *флористический состав*, по которому отличают одно сообщество от другого, а также объединяют два или несколько разобщенных участков в одно сообщество. Состав растений наряду с другими признаками определяет внешний облик (физиономичность) фитоценоза. Видовое разнообразие любого фитоценоза определяется поступлением в него семян и других диаспор (органов и частей растения), служащих для его распространения (споры, выводковые

почки и др.), и возможностью произрастания видов в данных условиях. Число видов растений в сообществе называют его *видовым богатством*. Наиболее флористически богатые фитоценозы там, где есть условия, благоприятные для многих видов, где конкурентные взаимоотношения между видами позволяют совместно произрастать большому числу видов. Такие условия создаются в тропических дождевых лесах и луговых степях.

Вид в фитоценозе представлен большим или меньшим числом особей, находящихся на различных стадиях развития. Совокупность особей какого-либо вида называют *популяцией*. Популяция вида в пределах определенного растительного сообщества называется *ценопопуляцией*. В изучение ценопопуляций большой вклад внесли фитоценологи (Т.А. Работнов, А.А. Уранов и др.).

Количественное соотношение между особями различных возрастных групп характеризует состояние вида в фитоценозе, его жизнеспособность. По этому признаку различают три типа ценопопуляций.

1. *Инвазионные популяции* состоят из особей, находящихся в стадии семян, всходов и молодых вегетирующих особей. Эти растения в данном фитоценозе не проходят полного жизненного цикла вследствие того, что вид внедрился сюда сравнительно недавно;

2. *Нормальные популяции* представлены всеми возрастными группами, особи проходят полный жизненный цикл;

3. *Регрессивные популяции* состоят из старческих особей, которые не могут образовать жизнеспособные семена или возобновляться другим путем в этом сообществе.

Ценопопуляции, являясь составными частями определенных фитоценозов, подвергаются изменениям, свойственным этим фитоценозам, – сезонным, многогодичным и т.д.

Существенный признак фитоценоза – количественные соотношения между видами, входящими в его состав. В большинстве фитоценозов есть виды, которые преобладают над другими по численности особей. Такие виды называют *доминантами*. По количеству доминантов различают фитоценозы моно- и полидоминантные (имеется лишь один господствующий вид или же их несколько). Примером монодоминантных сообществ могут быть многие леса таежной зоны, где в древесном ярусе господствует какой-либо один вид (ель, сосна и др.). Дубравы, напротив, обычно полидоминантны. В травяных сообществах (луга, степи) нередко происходит смена доминантов по годам в зависимости от изменения погодных условий (одни годы более влажные, другие более сухие и т.д.). Очень трудно выделить доминирующие виды в дождевых тропических лесах, в некоторых типах лугов и ряде других сообществ.

Виды, входящие в состав фитоценоза, играют различную средообразующую роль. Однако доминанты не всегда являются главными средообразователями. Специфичная среда в фитоценозе создается под

воздействием всех его компонентов.

В составе фитоценоза выделяют группы видов, которые имеют различную значимость в жизни растительного сообщества; их называют ценотипами. Русские геоботаники Г.Н. Высоцкий и И.К. Пачосский выделили две главные группы таких видов: 1) основные, постоянные виды, определяющие свойства фитоценоза (превалиды у Высоцкого, компоненты у Пачосского), и 2) временные, непостоянные, появляющиеся в фитоценозе периодически (ингредиенты).

Г.И. Поплавская и В.Н. Сукачев предложили различать *эдификаторы* и *ассектаторы*. *Эдификаторы* – строители фитоценоза, определяющие структуру и специфические условия жизни в нем. Чаще всего это растения верхних ярусов, например лиственница в лиственничном лесу, ель в еловом лесу. Но иногда эдификаторами могут быть растения нижнего яруса, например сфагнум на верховом болоте. Эдификаторами являются устойчиво доминирующие виды, оказывающие большое влияние на формирование фитосреды.

Ассектаторами называют виды, неспособные доминировать, занимающие второстепенное положение в фитоценозе.

2.3. Структура фитоценозов

Структура фитоценозов определяется составом и количественным соотношением и размещением компонентов фитоценоза.

Фитоценозы могут быть расчленены на хорошо разграниченные в пространстве элементы структуры, которые геоботаник Х.Х. Трасс назвал ценоэлементами. К ним относятся ярусы, характеризующие вертикальную структуру, синузии и микрогруппировки или микроценозы, характеризующие горизонтальное расчленение фитоценозов.

Ярус – структурная часть фитоценоза, обособленная от других ярусов морфологически, флористически, экологически и в фитоценотическом отношении, так как в каждом ярусе есть своя система взаимоотношений между компонентами и той частью среды фитоценоза, в которой они существуют.

Распределение растений по надземным ярусам связано с количеством света, которое определяет температурный режим и режим влажности в фитоценозе на различной высоте над поверхностью почвы. В любом растительном сообществе в верхний, первый ярус входят светолюбивые растения, а в нижележащие – более теневыносливые и тенелюбивые растения. Таким образом, формируется несколько ярусов, причем, внутри каждого из них находятся виды экологически равноценные (рис. 11).



*Рис. 11. Ярусы лесного фитоценоза:
I, II – древесные ярусы; III – кустарниковый; IV – травяно-кустарничковый;
V – напочвенный (мхи, лишайники, ползучие травы)*

Чистые заросли, состоящие из особей одного вида, не имеют ярусов, так как все растения экологически равноценны. Наиболее четко выражена ярусность в лесном фитоценозе. Число ярусов в разных типах леса различно. Например, сосняк сфагновый может иметь всего два яруса: в первом – сосна, во втором – сфагнум. В дубраве можно выделить иногда до семи ярусов (рис. 12).

Обычно в лесу выделяют: 1) древостой, или ярус деревьев; 2) подлесок, или кустарниковый ярус; 3) травяно-кустарничковый покров (травы, кустарнички и полукустарнички); 4) мохово-лишайниковый покров. В фитоценозах есть также внеярусные растения, к ним относятся лианы и эпифиты.

Подземные органы различных растений располагаются в почве на разной глубине. Здесь тоже можно различать ярусы. Подземная ярусность хорошо выражена, например, в лесу.

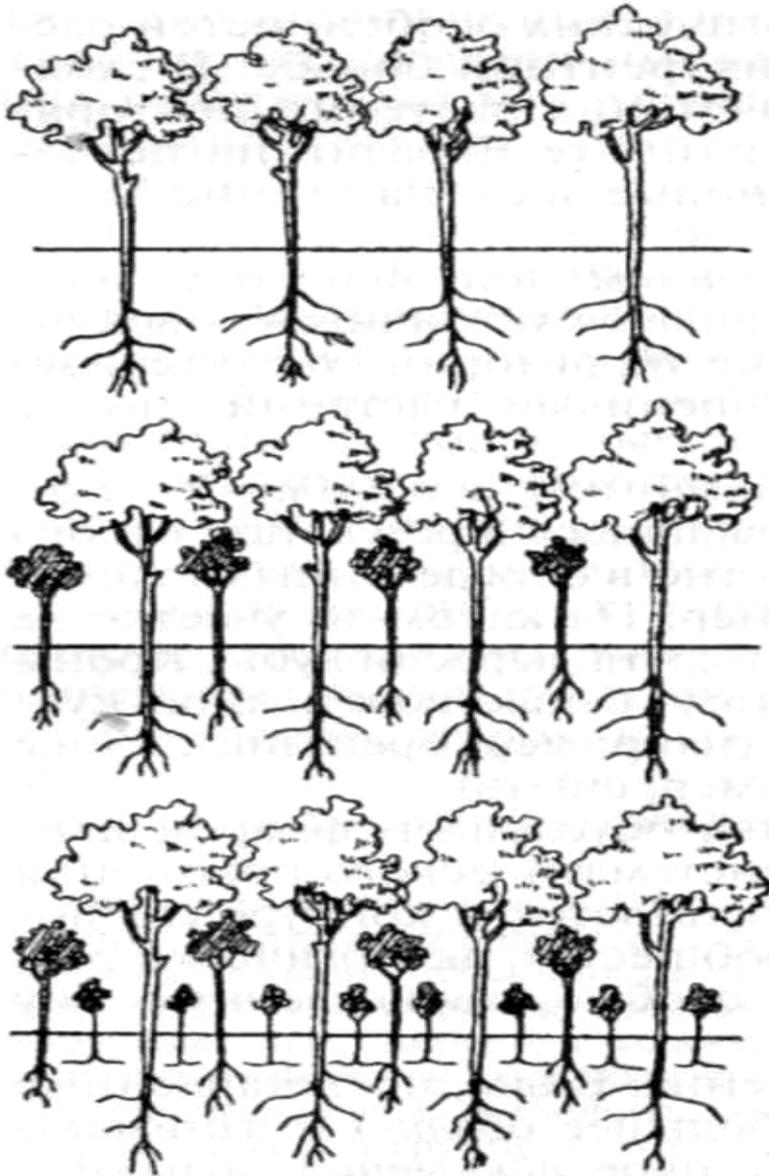


Рис. 12. Формирование одно, двух и трехъярусного растительного сообщества

Элементами горизонтального расчленения фитоценоза являются *синузии* и *микрोगруппировки* (микроценозы).

Синузии в пределах фитоценоза объединяют группы видов, сходные по экологическим свойствам и принадлежащие к определенным жизненным формам. Впервые термин «синузия» (от греч. «синузия» – сообщество) был употреблен швейцарским геоботаником Е. Рюбелем, затем австрийским геоботаником Гамсом. Гамс различал синузии трех порядков. Синузия первого порядка включает особи одного вида в пределах сообщества (например, синузия грушанки круглолистной среди мохового покрова в ельнике-зеленомошнике).

Синузия второго порядка включает особи разных видов, но одной жизненной формы (например, синузия кустарничков в сосновом лесу). В этом случае синузия часто соответствует ярусу. Синузия третьего порядка объединяет особи видов разных жизненных форм, приуроченных к определенным микроусловиям (синузия брусники и зеленых мхов в микропонижениях сосняка-брусничника). Такая синузия часто соответствует микрогруппировке.

Наличие микроценозов в пределах сообщества обуславливает неоднородность его горизонтального сложения – мозаичность. Формы и степень выраженности мозаичности в разных случаях различны. Они связаны со средообразующей деятельностью растений и животных, а также влиянием внешних по отношению к фитоценозу факторов (ветра, деятельности человека и др.). Микроценоз охватывает все ярусы.

Мозаичность нелесных фитоценозов часто трудно отличить от комплексности – чередования участков (фрагментов) различных типов фитоценозов.

2.4. Показатели фитоценозов

При изучении растительности (совокупности фитоценозов) данной местности необходимо, прежде всего, определить зону, где находится растительность. Зона может быть лесная, степная и т.д. Следующий важный момент – выбор маршрута. Он должен захватить разные формы рельефа и условия местообитания.

Общее описание растительности дают на пробных площадках. Чаще всего размер их равен 100 м^2 или 1 м^2 ; для изучения травяного покрова в лесах используют площадки в 4 м^2 . Они должны быть однородными по условиям местообитания. Большие площадки отмеряют рулеткой и ставят по углам колышки. Площадку в 1 м^2 определяют рамкой, внутренние размеры которой равны 1 м^2 .

Видовой, или флористический, состав. Под *флорой* подразумевают совокупность видов, произрастающих на данной территории. Так, в большом труде «Флора СССР» в 30 томах приведено описание всех видов, растений, произрастающих на территории России.

При описании видов, встречающихся на данной площадке, сначала описывают растения, которые бросаются в глаза, а затем уже переходят к низкорослым растениям, обнаружить которые можно, лишь раздвигая травостой. Неизвестные растения следует взять в гербарий для определения.

При обработке полученных списков растений следует расположить их по группам: деревья, кустарники, злаки, осоки, бобовые растения, разнотравье, мохообразные, лишайники, грибы, водоросли. Такой порядок облегчает сравнение описаний различных площадок и помогает сделать

выводы. Особенно это важно при определении кормовой ценности травостоя.

Обилие. Для характеристики фитоценоза важно бывает знать не только его видовой состав, но и количество видов, т.е. знать их обилие. Учесть обилие можно простым подсчетом особей данного вида на изучаемой площади или определить глазомерно. Первый способ хотя и прост, но требует довольно длительного времени. Обычно обилие определяют по методу, предложенному шведским ботаником Друде. Обилие оценивается субъективно по шестибалльной шкале:

soc (от лат. sociales) – экземпляров данного вида очень много, растения смыкаются своими надземными частями;

cop³ (copiosus) – растений одного вида много, но они не смыкаются надземными частями;

cop² – экземпляров довольно много;

cop¹ – экземпляров не так много;

sp (sparsus) – экземпляров мало;

sol (solitarius) – единичные экземпляры.

Латинские обозначения соответственно можно заменить русскими: об. (обильно); мн. (много); пор. (порядочно); изр. (изредка); ред. (редко); од. (один).

Покрытие. При определении покрытия учитывается площадь, занимаемая данным видом (если смотреть сверху вниз) на пробной площадке. Когда не требуется большой точности, то используют пятибалльную шкалу:

5 – растения данного вида покрывают всю пробную площадку или до половины ее;

4 – растения покрывают от $\frac{1}{2}$ до $\frac{1}{4}$ пробной площадки;

3 – то же, от $\frac{1}{4}$ до $\frac{1}{8}$,

2 – то же, от $\frac{1}{8}$ до $\frac{1}{16}$;

1 – растения данного вида покрывают меньше $\frac{1}{16}$ пробной площадки.

Ярусность. При описании фитоценозов обращают внимание на ярусность, т.е. расположение надземных частей отдельных видов (корневые системы различных видов в растительном сообществе располагаются также поярусно).

В лесу можно различить следующие ярусы:

1-й – деревья первой величины – высота 30-40 м (дуб, сосна, ель и т.д.);

2-й – деревья второй величины – 15-20 м (черемуха, яблоня, груша и т.д.);

3-й – кустарники;

4-й – высокие травянистые растения – 50-150 см;

5-й – травянистые растения второй величины – 15-50 см;

6-й – низкорослые травы – 5-15 см;

7-й – мхи, лишайники и другие растения высотой 1-5 см.

Аспект. Характерным признаком фитоценоза является его аспект, т.е. внешний вид в данный момент. В течение года одно и то же растительное сообщество (лес, луг, степь) меняет свой внешний облик в результате изменения возраста растений, цветения отдельных видов, образования семян и плодов.

Так, аспект степи может быть кремовым от таволги шестилепестной, синим от шалфея лугового или желтым от ястребинок и т.д. Аспект луга может быть желтым от лютиков, синим от колокольчиков, белым от поповника.

Жизненность. В пределах одного сообщества одни экземпляры очень хорошо растут и развиваются, вплоть до цветения и плодоношения, другие только хорошо растут, но не цветут и, наконец, могут быть виды, которые слабо вегетируют, т.е. у растений разная жизненность.

Н.А. Прозоровский предлагает оценивать жизненность следующими баллами:

отл. (отличное состояние);

хор. (хорошее);

пос. (посредственное);

пл. (плохое); как правило, растения в этом случае не цветут.

Названия ассоциаций. Название ассоциаций составляется из названий растений, характерных (доминантных) для отдельных ярусов, начиная с первого. Например, ассоциация, для которой в первом ярусе доминантой будет сосна, во втором – черника и в третьем мох, обозначается тремя названиями, соединенными через тире и расположенными в строчку: *Pinus silvestris – Vaccinium myrtillus – Pleurozium schreberi*.

При наличии нескольких доминант в одном ярусе они соединяются между собой знаком плюс.

Другой способ заключается в следующем: к корню слова, обозначающего главный по обилию и доминированию вид, прибавляют окончание *etum*; к корню слова, обозначающего второй по значению вид, – окончание *osum*. В приведенном выше примере следует написать: *Pinetum vaccinosum*.

Систематика фитоценозов. Наименьшей геоботанической классификационной единицей является ассоциация. Сходные ассоциации объединяют в группы ассоциаций; близкие группы ассоциаций – в формации; формации – в группы формаций; группы формаций – в классы формаций; классы формаций – в типы растительности.

Можно привести следующий пример.

Ассоциации:

1) лес из ели обыкновенной с обилием кислицы и покровом из лес-

НЫХ МХОВ;

- 2) то же, но с обилием брусники;
- 3) то же, но с обилием черники.

Группы ассоциаций:

- 1) лес из ели обыкновенной с покровом из зеленых мхов (в эту группу входят три вышеупомянутых ассоциации);
- 2) лес из ели обыкновенной с включением широколиственных деревьев и кустарников.

Формации:

- 1) лес из ели обыкновенной (в эту формацию входят обе группы ассоциаций, указанных выше);
- 2) лес из сосны обыкновенной;
- 3) лес из дуба летнего.

Группы формаций:

- 1) еловые леса;
- 2) сосновые леса;
- 3) дубовые леса;
- 4) березовые леса.

Классы формаций:

- 1) хвойные леса;
- 2) лиственные леса.

Типы растительности:

- 1) леса;
- 2) степи;
- 3) пустыни и т.д.

Фенологические наблюдения. Фенологией называется учение о периодических явлениях в жизни растений и животных. Н.С. Щербиновский выделяет в сезонном развитии растений три периода: вегетативного состояния, цветения, плодоношения и обсеменения. В каждом из них выделяются фазы.

I период – вегетативного состояния:

- вег.¹ – растение в фазе проростков;
- вег.² – образование листьев (фаза розетки, кущения);
- вег.³ – рост стеблей и образование новых листьев.

II период – цветения:

- цв.¹ – появление бутонов;

цв.² – бутоны преобладают над цветками;
цв.³ – полное цветение;
цв.⁴ – отцветание.

III период – плодоношения и обсеменения:

пл.¹ – начальная фаза образования плодов;
пл.² – наличие незрелых и зрелых плодов;
пл.³ – все плоды зрелые;
пл.⁴ – обсеменение.

Для растений с засохшими надземными частями употребляют обозначение *сух.*; для растений с отмершими надземными и подземными частями – *отм.*

Фенологические наблюдения часто проводят при изучении жизни отдельных культур, разных сортов какого-либо вида, сорняков. Полученные данные дают возможность планировать различные агротехнические мероприятия.

2.5. Динамика фитоценозов

Фитоценоз постоянно меняется во времени. В нем наблюдаются изменения в течение суток, года, от года к году, а в лесу также с изменением возраста деревьев, образующих верхний ярус.

В соответствии с этим различают суточную, сезонную, многолетнюю и возрастную динамику фитоценозов.

Суточная изменчивость связана с изменениями жизнедеятельности растений на протяжении суток (фотосинтеза, транспирации, поглощения воды и минеральных солей и т.п.).

Сезонная изменчивость фитоценозов обусловлена изменениями условий произрастания растений в течение года, сезонной ритмикой вегетации. Этот вид изменчивости проявляется, в частности, в изменении аспекта (облика) фитоценоза. Аспект фитоценоза меняется в течение года в зависимости от фенологического состояния видов (цветения, плодоношения и т.д.). Хорошо заметны смены аспектов в луговых и степных фитоценозах, что обусловлено массовым цветением определенных видов растений. В степях под Курском (Стрелецкая степь) В.В. Алехин наблюдал до 11 смен аспектов за вегетационный период.

Сезонная динамика фитоценоза выражается также в изменении его структуры и некоторых других особенностей. В лиственном лесу, например, деревья и кустарники весной одеваются листвой, а к осени ее сбрасывают. На лугу весной травяной покров очень низкий, а к лету достигает значительной высоты.

Изменения фитоценоза по годам (флюктуации) могут быть вызваны различными причинами. Главнейшую роль играют внешние причины, прежде всего изменение климатических и гидрологических условий. Так, во влажные годы в одном и том же фитоценозе сильнее разрастаются более влаголюбивые виды, а в засушливые, наоборот, более засухоустойчивые. Для фитоценозов пойменных лугов большое значение имеет продолжительность затопления весной. Если пойма остается под водой более длительный период, чем обычно (это может быть вызвано многоснежной зимой), то в травостое большую роль начинают играть гигрофиты и даже болотные виды. Разногодичные смены не ведут к коренной перестройке сообщества и к смене одного сообщества другим.

Возрастная динамика хорошо выражена в лесных сообществах. Общий облик, структура и другие особенности молодого леса совершенно иные, чем старого. С увеличением возраста деревьев значительно уменьшается число стволов на 1 га, возрастает освещенность под пологом леса, изменяется состав доминантов травяно-кустарничкового и мохового покрова и т.д.

Фитоценозам свойственны многолетние однонаправленные изменения, которые приводят к коренной перестройке всех признаков сообщества и в конечном счете к смене одного сообщества другим. Такие смены называют *сукцессиями*¹⁹. Термин «сукцессия» введен в 1901 г. американским геоботаником Клементсом. Изучением сукцессии у нас в стране занимались Г.Ф. Морозов, И.К. Пачоский, Г.Н. Высоцкий, В.Н. Сукачев, А.П. Тленников и др.

Различают *первичные сукцессии* (формирование сообщества на первично незаселенных растениями субстратах) и *вторичные* (на месте уничтоженных сообществ). Примером первых может быть зарастание вновь возникшего острова на реке, вторых – восстановление леса на вырубке.

Причины сукцессии различны. Одни из них – *внутренние (автогенные)* – связаны с жизнедеятельностью самого фитоценоза; другие – *внешние (аллогенные)* – связаны с воздействием на фитоценозы внешних условий. Внутренние и внешние причины взаимосвязаны и воздействуют на фитоценоз одновременно.

В зависимости от причин, обуславливающих сукцессии, различают несколько их типов:

1. *Сингенез* – такие смены, движущей силой которых являются взаимоотношения между растениями (постепенное формирование фитоценоза на территории, первично лишенной растительности).

2. *Эндоэкогенез (автогенные)* – смены, обусловленные жизнедеятельностью самого фитоценоза, в результате чего меняется среда

¹⁹ От лат. сукцессиио — преемственность, наследование.

его обитания (заболачивание леса, луга).

3. *Экзоэкогенез (аллогенные)* – смены, обусловленные воздействием внешних по отношению к фитоценозу природных факторов.

Среди аллогенных смен в зависимости от действующего фактора различают: *климатогенные* (наступление или отступление ледника), *эдафогенные* (засоление водоемов), *зоогенные* (подпруживание рек бобрами, при котором затопляются участки поймы), *антропогенные* (вырубка леса, распашка, сенокосение, пожары, различные мелиорации и техногенные причины).

В зависимости от размеров участка растительности, на котором происходит сукцессия, аллогенные смены делят на локальные и общие ландшафтные.

Особый тип аллогенных сукцессии представляют собой восстановительные смены (демутации). Они бывают вызваны резкими, затем прекращающимися воздействиями на фитоценоз и идут в направлении восстановления его структуры, видового состава и других особенностей. Таковы, например, процессы восстановления леса после вырубки или пожара, луга после прекращения интенсивного выпаса и т.п.

В результате восстановительных смен возникает фитоценоз, который относительно соответствует условиям среды. Тогда процесс смены резко замедляется. Такое завершающее сообщество американские ученые назвали климаксом. Советский геоботаник П.Д. Ярошенко называет его узловым сообществом.

Обычно в естественных условиях растительные сообщества не имеют резких границ и постепенно переходят друг в друга. Но на некоторых участках ландшафта наблюдаются резкие переходы. Они обнаруживаются там, где внешние условия изменяются внезапно, например, на берегах водоемов, на границе осыпей, лавовых потоков, у подножия скал и т.п.

Любой фитоценоз, соответствующий определенному местообитанию, может служить индикатором (показателем) условий среды. Изучив фитоценоз и условия его обитания в каком-то районе, мы можем судить о его приуроченности к этим условиям в других, близких по природным особенностям районах. Например, в тундре ерничково-сфагновые заросли встречаются в условиях развития мощной многолетней мерзлоты с минимальным летним оттаиванием (около 40 см). В таежной зоне в районах островного развития мерзлоты те же самые сообщества служат индикаторами сходных условий (как правило, развиты на участках, где мерзлые породы имеют большую мощность и минимальное протаивание).

Хозяйственная деятельность человека приводит к изменению растительного покрова, часто в неблагоприятную сторону. Например, вследствие чрезмерного выпаса скота ухудшается травостой пойменного луга, в результате вытаптывания домашними животными на лугу

образуются заболоченные кочкарники, после вырубки более ценный еловый лес сменяется менее производительным березняком и т.п.

Знание законов сукцессии позволяет изменять развитие растительного покрова в нужном направлении.

2.6. Классификация фитоценозов

При классификации фитоценозов учитывают, прежде всего, признаки самой растительности и отчасти экологические особенности местообитания.

Фитоценоз – общее, не таксономическое понятие, оно применимо как для простой группировки растений (заросли подбела на песчаных отмелях рек), так и для сложных сообществ (лес, луг, болото и т.п.).

Применяются следующие единицы классификации растительных сообществ: *ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности*. Основной элементарной единицей является *ассоциация*.

Ассоциация – это наиболее мелкое объединение физиономически хорошо выраженных растительных сообществ определенного флористического состава и структуры, развивающихся в одинаковых условиях существования.

В природе обычно встречаются участки ассоциаций различной величины, разобщенные территориально. Например, в различных областях центра европейской части России есть участки еловых лесов с напочвенным покровом из зеленых мхов и ярусом черники. Все эти конкретные участки можно отнести к одной ассоциации: ельник чернично-зеленомоховой. Название данной ассоциации можно записать и иначе: ель – черника – зеленые мхи.

На лугах также выделяют различные физиономически и флористически однородные участки растительности, которые объединяют ассоциацию. Например, участки с обилием луговика дернистого (щучки) при участии разнотравья относят к разнотравно-щучковой ассоциации и т.д. Таким образом, *растительная ассоциация* – это совокупность фитоценозов, в которых доминируют одни и те же растения. Если в фитоценозах несколько ярусов, то должны быть одни и те же доминанты в соответствующих ярусах (например, ель в древостое, черника в травяно-кустарничковом покрове, зеленые мхи в моховом). Все участки ассоциации характеризуются одинаковой ярусной структурой и сходными экологическими условиями.

Ассоциации объединяют в *группы ассоциаций*. К одной группе ассоциаций относят все ассоциации, которые различаются по составу какого-либо подчиненного яруса при тождестве основных особенностей остальных ярусов, в том числе господствующего, т.е. яруса, образованного

эдификатором. Например, ельники чернично-зеленомоховые, ельники кислично-зеленомоховые, ельники бруснично-зеленомоховые объединяются в группу ассоциаций ельники зеленомоховые, или ельники-зеленомошники.

Группы ассоциаций объединяются в *формации*. К одной формации относятся все группы ассоциаций, имеющие общий доминант господствующего яруса. Так, различают формации ели сибирской, ели европейской, сосны обыкновенной, березы повислой и т.д.

Формации, эдификаторы которых относятся к одной жизненной форме, образуют *группы формаций*. Например, группа формаций темнохвойных лесов, светлохвойных лесов и т.п.

Группы формаций объединяются в *классы формаций* эдификаторы которых принадлежат к близким жизненным формам, например, игольчато-хвойные леса, объединяющие еловые, сосновые, пихтовые, лиственничные леса; мелколиственные леса (березовые и осиновые); широколиственные леса (дубовые, буковые, грабовые и др. вместе).

Тип растительности включает в себя классы формаций, характеризующиеся одинаковым обликом. Число типов растительности зависит от принципов их выделения разными авторами. Так, у Е. Варминга (1895) их было четыре, у А.П. Ильинского (1937) – 16. По Ильинскому, типами растительности являются лес, луг, тундра, злаковник, пустыня и т.п.

Классификация растительного покрова позволяет получить наиболее полную картину разнообразия растительных сообществ различных природных зон и регионов. На основании классификации растительных сообществ проводят геоботаническое картографирование и районирование территорий.

2.7. Биоценоз и агрофитоценоз

Биоценоз. Растительное сообщество связано с обитающими в нем животными и другими организмами. В березовом лесу кроме растений обитают около 800 видов организмов, не считая бактерий и вирусов: 127 видов грибов (91 паразит и 36 микоризообразователей), 69 лишайников и мхов, 8 видов клещей, 574 видов насекомых, 8 видов птиц, 9 видов млекопитающих. Каждый биоценоз характеризуется особым составом животных и микроорганизмов. Все они объединены между собой круговоротом веществ и энергии, который осуществляется через пищевые и другие связи. Растения – продуценты, автотрофы, они создают органические вещества из неорганических. В то же время и животные воздействуют на растения как непосредственно, так и косвенно. Животные способствуют размножению и распространению растений, перенося пыльцу, семена и плоды. Растения поедают, на них паразитируют, используют для устройства гнезд, ломают (растения не могут убежать в

отличие от животных, поэтому они приспособились к регенерации – отрастают новые побеги). Способствуя распространению семян, животные в то же время очень много их уничтожают. Например, клест и белка не заглатывают семена и плоды, а очищают от кожуры, расклевыывают и разгрызают. Много семян уничтожают мышевидные грызуны.

Животные наносят серьезные повреждения и вегетативным органам растений. Например, глухари ошипывают хвою и почки сосны и ели, мышевидные грызуны и зайцы «окольцовывают» стволы деревьев, тем самым способствуя внедрению в них вредителей. Бобры, питаясь древесиной деревьев, главным образом осины, довольно быстро изреживают ее насаждения. Лоси и олени помимо обдирания коры на деревьях объедают верхушки у кустарников и древесного подроста. Подобных примеров можно привести очень много, особенно если вспомнить о саранче и других насекомых, среди которых имеется колоссальное количество самых различных вредителей.

Косвенное воздействие – вытаптывание, перерывание почвы, отложение экскрементов ведет к изменению среды и изменению взаимоотношения растений в фитоценозе. Травоядные копытные разрушают дерновины злаков, на их месте появляются всходы разнотравья, разрастаются корневищные злаки. Огромное количество нор, километры подземных галерей и тупиков, вырытых грызунами – землероями (кротами, мышами и др.), пронизывают почву и подпочву. Это изменяет аэрацию почвы, ее состав, ведет к гибели одних и появлению других видов растений. Байбаки, суслики, слепцы нарушают степной дерн и этим обеспечивают распространение кустарников и деревьев (караганы, степной вишни, терна, миндальника), семена которых они разносят на шерсти, лапах и в кишечнике.

Описаны смены степных сообществ кустарниковой степью (Приуралье, Деркул). В Закавказье мыши, поедая желуди, способствуют смене дубрав лесами из граба. Почвенные беспозвоночные – дождевые черви, клещи, многохвостки, личинки жуков, мух и других насекомых, численность которых огромна (миллион на 1 м³ в лесной почве), перерабатывая и измельчая растительные остатки, способствуют накоплению в почве перегноя, выделяют различные стимуляторы, влияющие на растения. Дождевые черви, прокладывая ходы в почве, повышают ее аэрацию, что активизирует микробиологические процессы.

Таким образом, растения, образующие фитоценоз, и обитающие на этой территории остальные организмы объединены между собой круговоротом веществ и энергии.

Растительное сообщество вместе с его обитателями образуют *биоценоз*. Биоценозы имеют определенный видовой состав и биомассу – общее количество живого органического вещества, выраженное в единицах массы. Биоценозы существуют в неразрывной связи с

абиотической средой.

Биоценоз и его среда обитания (соответствующий участок земной поверхности с его атмосферой, почвой и водным режимом) представляют собой *биогеоценоз*. Границы биогеоценоза совпадают с границами растительного сообщества, являющегося его основой.

Биотические (авто- и гетеротрофные организмы) и *абиотические* (климат, почвы, водный режим) компоненты биогеоценоза связаны взаимодействием, осуществляющимся в процессе обмена веществ и энергии. Популяции организмов получают из среды необходимые для поддержания жизни ресурсы, выделяя продукты жизнедеятельности, воссоздающие среду. Биогеоценоз функционирует как целостная самовоспроизводящаяся система.

Понятие о биогеоценозе введено академиком В.Н. Сукачевым в 1940 г. *Биогеоценоз* – это однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединенных обменом веществ и энергии в природный комплекс.

Понятие «*биогеоценоз*» получило распространение главным образом в отечественной литературе; за рубежом чаще используется термин «*экосистема*». Биосфера Земли также является гигантской экосистемой.

Изучение биогеоценозов позволяет выявить ценность сенокосных, пастбищных и лесных угодий, понять ход их развития и правильно предусмотреть эффект мелиоративных, агротехнических и других мероприятий.

Агрофитоценоз. Рост потребностей человечества, не удовлетворяющийся продуктивностью естественного растительного покрова, привел к созданию искусственных растительных сообществ – *агрофитоценозов* (от греч. *агрос* – поле). Впервые растительные сообщества, созданные человеком, появились примерно 10-15 тысячелетий назад. Это были посеы хлебных злаков. Наряду с возделываемыми видами на полях сохранялись и некоторые растения, жившие здесь ранее, а также поселялись другие виды, для которых вновь создавшиеся условия оказались благоприятными. Некоторые из таких видов приспособились к жизни среди сельскохозяйственных растений и стали сорняками. Так возникли искусственные, создаваемые и регулируемые человеком агрофитоценозы. Увеличение численности человечества и рост потребностей обеспечивают неуклонное расширение занятых ими площадей.

Агрофитоценозы – это все растительные сообщества, где применяются агротехнические мероприятия: не только поля, искусственные пастбища и сенокосы, но и плантации чая, винограда, фруктовые сады и парки. Их высокая продуктивность обеспечивается интенсивной технологией, подбором высокоурожайных растений, внесением удобрений, мелиорацией (осушением или орошением), правильной

агротехникой.

Агрофитоценозы – это экосистемы, которые создает, поддерживает и контролирует человек. Агрофитоценозы – неотъемлемая часть современного растительного покрова.

Доминантами и эдификаторами агрофитоценозов являются культурные растения, их состав формируется человеком, они – основные продуценты. Человек не только подготавливает территорию к созданию на ней необходимого ему агрофитоценоза, но и высевает семена доминанта – культурного растения. Остальные компоненты обычно появляются в составе сообщества независимо и часто вопреки желанию человека. Все компоненты агрофитоценоза, автотрофные и гетеротрофные, связаны определенными взаимоотношениями, и воздействие человека на посев (агрофитоценоз) всегда преломляется через эти взаимосвязи. Прямое воздействие растений друг на друга имеет место при паразитизме (повилика льняная – лен; заразиха ветвистая – подсолнечник); симбиозе (бобовые растения и клубеньковые бактерии; растения и микоризообразующие грибы); механическом давлении (вьюнок полевой на пшенице); выделении физиологически активных веществ корнями (корневые выделения овса угнетают мак-самосейку, ржи – горчицу полевую; доказан взаимный обмен корневыми выделениями между культурными и сорными растениями).

Агрофитоценоз характеризуется определенным флористическим составом, структурой, взаимоотношениями растений друг с другом и с окружающей средой. От естественных фитоценозов его отличает целенаправленный подбор доминирующих растений, более простая структура, преднамеренная смена другими агрофитоценозами (севооборот), кратковременность существования, отсутствие способности к самовозобновлению (табл. 2).

Таблица 2

Сравнительная характеристика фитоценозов

Естественный фитоценоз	Агрофитоценоз
<i>Форма и направленность отбора</i>	
Естественный отбор. Устранение слабых особей, обеспечение устойчивости фитоценоза при недостатке света, тепла, элементов питания	Искусственный отбор. Направлен на повышение продуктивности, что редко связано с устойчивостью
<i>Источники энергии</i>	
Солнечная радиация	Солнечная радиация и антропогенная энергия, затраченная на обработку почвы, орошение и осушение, уход за посевом, производство средств защиты растений и удобрений. Человек контролирует видовой состав, восполняет недостаток элементов питания, влаги

<i>Флористический состав</i>	
Многокомпонентный состав создает сложную структуру, что обеспечивает устойчивость при колебаниях погодных условий в разные годы	Моно- или малокомпонентный состав. Структура упрощена, спектр жизненных форм узкий, и как следствие, неустойчивость к влиянию неблагоприятных факторов
<i>Период вегетации</i>	
Растения с разными фенологическими ритмами; тепло, влага, питательные вещества расходуются равномерно в течение всего вегетационного периода	Монокультура. Период вегетации короче вегетационного периода, неполное использование плодородия
<i>Круговорот веществ</i>	
Поглощенные из почвы химические вещества возвращаются в нее после отмирания растений, листопада, отмирания корней. Отношение надземной части растений к подземной 1 : 3 – 1 : 10, т.е. основное количество органического вещества сосредоточено в почве, где и остается. За определенный период изъятие практически равно возврату, процесс скомпенсирован	50-60% веществ человек отчуждает с урожаем безвозвратно. Отношение надземной части растений к подземной составляет 1 : 1 и как следствие нарушение круговорота и необходимость компенсировать «недостачу» внесением удобрений
<i>Регуляция системы</i>	
Саморегуляция, способность к самовосстановлению	Управление осуществляет человек, самовосстановление невозможно

На поле озимой ржи (она – доминант и эдификатор) обычными сорняками являются: ромашка пахучая, василек синий, фиалка полевая, пастушья сумка, незабудка полевая, яснотка пурпуровая. Сообщество обладает трехъярусной структурой, между видами существует конкуренция за свет, воду и питательные вещества, складываются определенные взаимоотношения со средой. Однако элементы саморегуляции здесь очень слабы, фитоценоз не обладает устойчивостью и способностью к самовозобновлению. Даже если не убирать рожь, то на следующий год она не сохранит своего доминирующего положения и вместе со своей свитой сорняков будет вытеснена более конкурентоспособной природной растительностью. Пачосский И.К. сравнивал агрофитоценозы с толпой зевак, собравшихся на углу улицы по случаю происшествия. Если их разогнать, то они не в состоянии соединиться вновь в прежнем составе.

Видовой состав агрофитоценоза включает *культурные растения и сорняки*. Культурные растения, посеянные человеком, доминируют. Сорные растения появились вместе с земледелием. В Центральной Европе – это каменный век (5-6 тыс. лет назад). Культурные растения и сорняки – растения вторичных местообитаний, эволюция которых шла при

непосредственном участии человека – агрофиты.

Наиболее древние сорняки, известные по археологическим находкам в качестве сорных еще с доисторического времени, – археофшпы. Это василек синий, куколь обыкновенный, маки, костер ржаной, живокость полевая, ромашка непахучая, ярутка полевая, дымянка лекарственная – распространились на территории нашей страны вместе с возделываемыми растениями из Передней Азии или Средиземноморья. В бронзовом веке этот список пополнили люцерна хмелевая и фиалка трехцветная.

Среди сорняков есть и неофиты – заносные растения, появившиеся в агрофитоценозах в исторически недавнее время. Например, мелколепестник канадский, попавший в Европу в 1655 г. из Северной Америки; галинзога мелкоцветная из Мексики (в 1880 г.) и др. Число неофитов растет все быстрее в связи с развитием земледелия, транспорта, увеличением перевозок грузов и перемещения людей.

Часть сорняков – местные виды (аборигены), которые нашли на полях подходящие условия. Это пырей, осот, яснотка пурпуровая, мокрица, мари белая и многосеменная.

На территории России широко распространены около 400 видов сорняков. Среди них двудольных больше, чем однодольных. Особенно богаты сорняками семейства Капустные, Мятликовые, Бобовые, Гвоздичные, Маревые.

Среди сорняков наиболее многочисленными как по числу видов, так обычно и по числу особей являются однолетники, у которых выработалась очень высокая семенная продуктивность. Одно растение амброзии или мари белой может дать до 100 тыс. семян, щирицы – до 1 млн. Существенное значение имеют озимые сорняки и корнеотпрысковые многолетники.

Для малолетних сорняков (однолетних и двулетних), составляющих около 70% сорной флоры России, наиболее благоприятны условия, складывающиеся в посевах однолетних культур. Ведь они невольно созданы человеком одновременно с культурными растениями, их требования к условиям среды очень близки. Многолетние культуры сплошного сева (многолетние травы) угнетают малолетние сорняки.

Большинство сорняков, как и почти все наши сельскохозяйственные культуры, – мезофиты. Лишь сорняки рисовых полей – гигрофиты, как и сам рис. Экологические и агротехнические факторы, благоприятные для культурных растений, способствуют и лучшему развитию сорняков.

За время совместного существования сорняки приспособились к тем условиям внутренней среды, которые формируют доминанты посева – культурные растения, а также к экстремальным условиям пашни, агротехническим, а к настоящему времени и химическим приемам борьбы с ними.

Широкое распространение получили виды:

- обладающие одинаковыми с культурными растениями требованиями к окружающей среде;
- с коротким периодом вегетации;
- с повышенной энергией семенного и вегетативного размножения;
- с ранним созреванием и осыпанием семян задолго до уборки (в результате чего семена остаются в почве);
- с семенами, которые всходят при температуре ниже 10⁰С, могут прорасти без периода покоя (хотя максимальная всхожесть обычно после перезимовки);
- с растянутым (до десятков лет) периодом прорастания (всходы обычно составляют менее 1% запасов семян в почве).

Поэтому так велико влияние предшественников на засоренность поля. Ведь если поле было засорено, то в почве долго сохраняется огромный запас семян сорняков.

Структура и динамика агрофитоценоза проще, чем у природных сообществ в тех же условиях.

Ярусность – вертикальное расчленение агрофитоценоза выражена тем отчетливее, чем сильнее засоренность поля. Чистые одновидовые посевы, свободные от сорняков, представляют собой одноярусные сообщества. В присутствии сорняков верхний ярус занимают культурные растения, но в него могут входить и сорные растения такой же высоты (овсюг, бодяк, осот, чертополох). Они могут сформировать и свой ярус над ярусом культурных растений. Средний ярус включает виды, превышающие половину высоты культурных растений (например, василек синий на ржаном поле или марь белая и щирица в посевах кукурузы). Нижний ярус (до 25 см) включает низкие и стелющиеся сорняки типа фиалки полевой, ярутки, незабудки, пастушьей сумки. Вьющиеся сорняки (вьюнок, горец вьюнковый) – внеярусные растения.

Ярусное распределение видов сорных растений в агрофитоценозах отражает их светолюбие. Большинство сорняков не выносит затенения, теневыносливых среди них нет или очень мало. Обычно наиболее вредоносные сорняки расположены в верхнем и среднем ярусах. Эти светолюбивые растения развивают большую надземную массу, затеняют и угнетают более низкорослые культурные растения, резко снижая в результате их урожайность. Сорняки нижнего яруса – конкуренты за влагу и минеральные вещества, но не за свет. Ярусность характерна и для расположения корневых систем.

Мозаичность на хорошо обработанном поле не выражена, аспектность зависит только от фенологии культурного растения. Однако при плохой агротехнике – невыровненное поле, неравномерное внесение удобрений, орошение, высеv семян – мозаичность может развиваться. При

массовом развитии сорняков может быть выражена и смена аспектов. Сезонная изменчивость обилия сорняков в агрофитоценозах характеризуется быстрым увеличением числа растений на единицу площади, носит «взрывной» характер.

Между культурными и сорными растениями возникает межвидовая конкуренция за свет, влагу, питательные вещества. Бодяк полевой для образования 36 ц зеленой массы потребляет из почвы такое количество питательных веществ, которого хватило бы для получения 31,8 ц зерна или около 200 ц корнеплодов свеклы. При появлении 11 побегов горчицы на 1 м² урожай озимой пшеницы снижается на 28-30%, при 60-70 побегах на 1 м² – на 70-75%.

Конкуренциоспособность видов меняется в зависимости от условий произрастания. Обеспечивая оптимальные условия культурным растениям, можно повысить их конкуренциоспособность. Ведущая роль в регуляции взаимоотношений культурных растений и сорняков принадлежит агротехнике.

Регулируя сроки посева и норму высева, можно повысить конкуренциоспособность культурных растений. Создаваемое густым травостоем затенение ведет к изреживанию и гибели сорняков.

Правильная агротехника и интенсивный сорт (т.е. быстро развивающийся, с мощной, затеняющей почву листвой) в ряде случаев обеспечивают достаточно эффективный контроль за численностью сорняков и высокий урожай.

Задача агрофитоценологии – оптимизация и экологизация сельскохозяйственного производства, создание агрофитоценозов высокой продуктивности и стабильности. Разработка такой стратегии борьбы с сорняками, где победу должно обеспечивать не внесение гербицидов, негативные последствия применения которых проявляются все чаще, а регулирование конкурентных отношений внутри агрофитоценоза.

Между агрофитоценозом и естественной экосистемой существует ряд различий, таких как:

- баланс питательных элементов. В биогеоценозе все поглощенные растениями элементы со временем возвращаются в почву. В агрофитоценозе значительную их часть человек изымает с урожаем (зерно пшеницы, клубни картофеля, побеги клевера). Чтобы возместить потери, необходимо постоянно вносить в почву удобрения;

- использование энергии. Для биогеоценоза единственный источник энергии – Солнце. Агрофитоценозы же помимо солнечной получают от человека дополнительную энергию (на производство удобрений, орошение или осушение затрачивается энергия, полученная вне агрофитоценоза);

- направление и формы отбора. В биогеоценозе действует естественный отбор, направленный на создание взаимоприспособленных конкурентоспособных видов, устойчивых к действию неблагоприятных

факторов среды; он способен к самовосстановлению. В агрофитоценозе ведущим является искусственный отбор, направляемый человеком на создание растений с максимальной продуктивностью.

Смены агрофитоценозов связаны с севооборотами, их осуществляет агроном. Агрофитоценозы не способны к самовосстановлению. Они обладают малой устойчивостью, их процветание и сохранение всецело связаны с деятельностью человека. Если она прекращается, искусственное растительное сообщество сменяется природной растительностью. Например, заброшенная пашня в лесной зоне быстро зарастает кустарником и мелколесьем, которые со временем сменяются настоящим лесом.

Перспективная задача растениеводства – создание агрофитоценозов высокой продуктивности и экологической устойчивости способных к саморегуляции.

ГЛАВА III. РАСПРОСТРАНЕНИЕ РАСТЕНИЙ ПО ЗЕМНОМУ ШАРУ

3.1. Факторы, способствующие распространению растений

Растительность земного шара чрезвычайно разнообразна, в состав ее входит огромное количество различных сообществ, которые представлены различными семействами и видами высших, так и низших растений. На Земле в настоящее время произрастает около 500 тыс. видов растений, а если учесть, что в каждый вид входит большое количество различных внутривидовых форм, трудно себе представить все разнообразие растительного мира (табл. 3).

Таблица 3

Количество видов семенных растений в различных регионах земного шара

Страна	Кол-во видов	Страна	Кол-во видов
Бразилия	40000	Япония	2927
Африка	40000	Норвегия	1335
Индия	21000	Дания	1307
Северная Америка	17520	Британские острова	1297
Австралия	12049	Финляндия	1140
Юг Африки	12000	Гренландия	390
Филиппины	10000	Шпицберген	137

В России произрастает более 20 тыс. видов растений. Все огромное разнообразие видов растений произрастает в различных районах земного шара не в одинаковом количестве. Наибольшее разнообразие видов, а, следовательно, и растительных сообществ встречается в тропических районах.

Наибольшее количество видов растений произрастает в Африке и Бразилии (40000), т.е. в тропической зоне, меньшее в северных районах, на островах Гренландия (390), Шпицберген (139), а на некоторых островах Арктики – всего 30-40 видов.

Распространение видов растений в отдельных частях планеты обуславливается многими факторами, из которых наиболее важными являются: исторические, климатические, почвенные, рельеф, роль человека и др.

Растительность отдельных частей земного шара также неоднородна, и ее разнообразие обуславливается теми же факторами, которые влияют и на распространение отдельных видов.

Из всех условий, влияющих на развитие и распространение видов и формирование отдельных флор на земном шаре, наибольшее влияние оказали исторические факторы. Земля имеет чрезвычайно солидный возраст, исчисляемый в 5-6 млрд. лет. За такой длительный период существования Земля неоднократно меняла свой облик, а в связи с этим изменялся и растительный мир.

Существенное влияние на растительный мир Земли оказали ледниковые периоды. Например, история флоры и растительности сибирских гор Алтая и итальянских гор Альп тесно связана с последним ледниковым периодом. Ледник продвигался с севера на юг, покрыл большую часть Европы, но на юге он не дошел до Альп, а на востоке не перешел Урал. Таким образом, восток Азии и запад Европы были временно им разъединены, горная флора Альп и Алтая в значительной степени сохранила видовой состав растений, который существовал до ледникового периода. В настоящее время установлено, что примерно $\frac{1}{3}$ видового состава флоры Альп и Алтая является сходной и значительно отличается от флоры Европы, которая сформировалась уже после ледникового периода (А.В. Вульф).

Исторические, геологические факторы оказали на флору настолько сильное влияние, что многие признаки и свойства, приобретенные растениями в отдельные эпохи, сохранились до наших дней.

На основании палеоботанических данных установлено, что на территории современных Гренландии, Швеции и Норвегии в далеком прошлом произрастали вечнозеленые растения (пальмы, эвкалипты и др.), остатки которых найдены при добыче каменного угля. Это говорит о том, что климат здесь был близок к климату современной тропической зоны.

Многие растения сильно изменили внешнюю форму, но сохранили свойство вечнозеленых растений; они не сбрасывают листья в течение зимы (брусника, клюква, черника, вереск и др.).

Большое влияние на растительность, особенно в настоящее время, оказывает деятельность человека. Создание искусственных морей, каналов, лесных насаждений, сложнейших промышленных сооружений,

осушение болот прямо или косвенно влияет на видовой состав флоры и растительности в том или ином районе планеты.

3.2. Ареал, его изображение, типы ареалов

Одной из основных задач ботанической географии является установление географической области распространения отдельного вида, рода, семейства или растительного сообщества, т.е. установление их ареала. *Ареалом* называется площадь земной поверхности, занятая какой-либо систематической единицей (вид, род, семейство) или растительным сообществом.

Ареал любой систематической единицы связан с историей развития изучаемого растения и историей той земельной площади, на которой оно растет. Каждый вид имеет монотопное происхождение, т.е. каждый вид, как указывал Ч. Дарвин, «появился первоначально только в одной области и потом расселился отсюда так далеко, как ему позволили его средства к распространению и условия прошедшего и настоящего времени». Расселение растений осуществляется в процессе их размножения, которое чрезвычайно разнообразно. Как известно, растения размножаются вегетативно или при помощи семян, которые разносятся ветром, птицами, животными и человеком. Обычно растения быстрее распространяются в том направлении, где они находят более благоприятные условия для своего произрастания.

Для каждого вида ареал – понятие совершенно конкретное, каждому виду свойствен определенная территория распространения. Причем одни виды или сообщества растений встречаются на большей, другие – на меньшей территории. *Границы ареала* обуславливаются различными факторами среды (историческими, климатическими, почвенными и др.). Поэтому в природе наблюдаются определенные закономерности в географическом распространении видов, т.е. им свойственны определенные ареалы.

Изучение ареалов отдельных видов, растительных сообществ и растительности является одной из основных задач ботанической географии. Ареал вида, рода или семейства обычно очерчивается на картах сплошной линией, которая соединяет крайние точки местонахождения представителей этой систематической единицы. Таким образом, выделяется определенная площадь, на которой произрастает вид, род и т.д.

Можно изображать ареалы точками. В этом случае на карту наносятся отдельными точками все те пункты, где отмечено произрастание определенного вида растений. Иногда ареал изображается на карте сплошной штриховкой.

На площади ареала вид, как правило, встречается не везде в одинаковом количестве. Распространение вида внутри ареала приурочено

к определенным экотопам (местообитаниям), т.е. вид внутри ареала может встречаться неравномерно, пятнами, прерывисто. Например, какой-либо вид из группы известколюбов будет расти в пределах своего ареала не повсеместно, а только на определенных почвенных разностях, богатых известью.

Растения, имеющие широкое распространение на всех континентах земного шара, называются *космополитами* (рогоз, клевер луговой и др.). Наоборот, *эндемичные* растения, т.е. растения, свойственные только определенным небольшим географическим областям, имеют очень ограниченный, узкий ареал. К эндемам относятся такие растения, как секвойя, которая встречается только в Северной Америке; эвкалипты, произрастающие в диком состоянии только в Австралии; тау-сагыз, известный на небольшой горной территории Каратау; женьшень – растение, встречающееся только на Дальнем Востоке. В Грузии растет сосна элдарская, ее ареал – всего 50 га.

Эндемичные виды растений распространены по земной поверхности неодинаково. Большое количество эндемиков встречается в горных странах и на островах, т.е. в районах, которые по своим экологическим условиям резко отличаются от окружающих зон.

Типы ареалов и их формирование. Растительные сообщества также имеют свои ареалы. Не следует смешивать понятие ареал с понятием местообитание того или иного вида растения. Понятие ареал значительно шире, в пределах ареала вид и даже растительные сообщества могут встречаться не повсеместно, а на определенных, свойственных им местообитаниях.

Разнообразие ареалов объединяется обычно в две группы: *сплошные* и *разорванные*.

Сплошные ареалы занимают непрерывную территорию (рис. 13); *разорванные* же имеют территорию, разделенную на две или несколько частей (рис. 14). Расстояние между этими частями бывает настолько велико, что естественное расселение растений в настоящее время между ними невозможно. Разрыв ареала обуславливается либо морями и океанами, либо мощными горными массивами.

Форма (конфигурация) и величина ареалов различных видов очень разнообразны. Иногда они имеют форму узких и длинных полос, их называют *ленточными* ареалами. Такие ареалы свойственны растениям, местообитание которых приурочено к берегам рек.

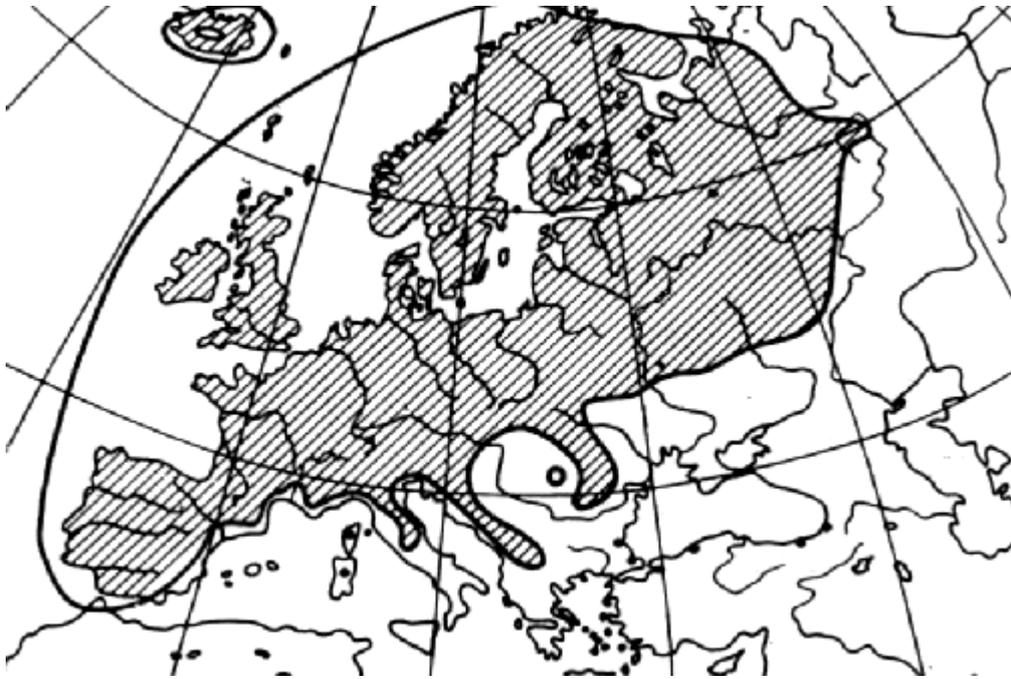


Рис. 13. Сплошной ареал вереска обыкновенного
(*Calluna vulgaris*)



Рис. 14. Разорванный ареал лузелерии простертой
(*Loiseleuria procumbens*)

Формирование ареалов отдельных видов обуславливается двумя основными факторами: 1) способностью растений к расселению по территории и 2) наличием условий для произрастания данного вида. Растения обладают различными приспособлениями (шипы, волоски, летучки и пр.), которые способствуют расселению растений. С помощью ветра, воды, животных, птиц, человека плоды и семена разносятся часто на очень большие расстояния, прорастают, укореняются, и, таким образом, ареал растений увеличивается, расширяется. Многие растения имеют корневища, укореняющиеся побеги, при помощи которых и размножаются.

Распространению многих растений способствует также их высокая семенная продуктивность. Некоторые растения образуют колоссальное количество семян (костер ржаной образует на 1 растении 1500 семян, куколь обыкновенный – 2500, пастушья сумка – 75000, дескурайния – 750000 и т.д.).

Растения мигрируют в течение многих тысячелетий и постепенно занимают огромные территории. Так формируется ареал отдельных видов растений.

Ареал не остается постоянным, площадь и границы его могут изменяться; при благоприятном сочетании условий среды он расширяется и, наоборот, при неблагоприятных условиях сокращается, а иногда растения и совсем вымирают.

Большое влияние на расширение или сокращение ареала отдельных видов растений оказывает человек, который при введении различных мероприятий (полив, мелиоративные работы, сооружение искусственных водохранилищ и т.д.) создает благоприятные условия для роста одних растений и неблагоприятные для других. В результате этого ареал одних растений увеличивается, а других – уменьшается.

Под влиянием человека ареалы многих растений изменяются в настоящее время очень быстро. Например, из Америки в Европу при помощи человека занесено свыше 50 видов дикорастущих и сорных растений, а из Европы в Америку – свыше 180 видов.

ГЛАВА IV. ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

4.1. Учение о флоре и причины богатства флоры

Флорой называют совокупность видов растений, встречающихся на какой-либо территории. Можно говорить, например, о флоре Московской области, флоре европейской части и т.д. В состав флоры входят растения, относящиеся к различным родам и семействам, разные по своим экологическим особенностям, географическому распространению, происхождению и т.д. В ходе формирования флор происходили сложные и

разнообразные процессы: возникали новые виды и вымирали старые, менялся состав растений за счет миграций видов в различных направлениях и т.д. Флоры формировались под воздействием окружающей среды, прежде всего климатических факторов. Таким образом, флора – явление сложное, обусловленное экологически и исторически.

Флоры разных территорий значительно различаются по числу слагающих их видов. Это связано, прежде всего, с размером территории. Чем она больше, тем, как правило, больше и число видов. Так, во флоре Московской области насчитывается около 1400 видов сосудистых растений, во флоре средней полосы европейской части страны – около 2300 видов.

Богатство флоры определяется также и некоторыми другими факторами, в частности разнообразием природных условий в пределах территории – климатических, орографических, эдафических. Чем разнообразнее условия среды, тем больше имеется возможностей для существования различных растений, тем богаче флора. Особенно богата флора крупных горных систем, где хорошо выражена высотная поясность, имеются склоны разной экспозиции и крутизны, где выходят на поверхность горные породы различного состава и сильно варьируют почвенные условия вообще. Примером может служить Кавказ, где насчитывается более 6000 видов. В то же время на обширной равнине средней полосы европейской части России встречается только 2300 видов.

Богатство флоры может быть обусловлено и историческими причинами. Более древние флоры, возраст которых измеряется многими миллионами лет, как правило, особенно богаты видами. Здесь могли сохраниться растения, вымершие в других областях вследствие похолодания климата, оледенений и т.д. Такие более древние флоры на территории нашей страны мы находим, например, на Дальнем Востоке, в Западном Закавказье. Молодые флоры, сформировавшиеся в недавнее время, значительно беднее видами.

4.2. Географические элементы флоры

При исследовании флор в первую очередь проводят анализ их систематического состава: устанавливают, какие семейства представлены во флоре, сколько их, какие роды они включают, сколько видов насчитывается в каждом семействе и т.д. Выделяют ведущие семейства, т.е. те, которые представлены наибольшим числом видов. Флоры многих районов нашей страны характеризуются, например, тем, что наиболее богаты видами семейства сложноцветных, злаков, осоковых. Между флорами разных территорий наблюдаются существенные различия в их систематических признаках: в перечне ведущих семейств, последовательности их чередования (по убыванию числа видов) и т.д.

Анализ систематического состава различных флор дает представление о степени их сходства и различия.

Флоры анализируют также с точки зрения доли участия различных жизненных форм растений, экологических групп (гигрофиты, мезофиты и т.д.).

Важное значение имеет анализ флоры с точки зрения географического распространения входящих в нее видов. Разные виды сильно различаются в этом отношении. Ареалы одних видов лишь частично заходят на территорию, занимаемую флорой; ареалы других, напротив, занимают всю территорию флоры и выходят далеко за ее пределы и т.д. Среди растений, образующих флору, можно выделить группы видов со сходными в общих чертах ареалами. Такие группы видов получили название *географических элементов флоры*. При анализе флоры выявляют, какие географические элементы входят в ее состав и какова доля каждого из них.

Для флоры всей страны в целом выделяют довольно много географических элементов. Назовем только некоторые из них:

1. *Арктический*. Ареалы растений расположены в Арктике (в России и за его пределами). Пример: арктический злак дюпонция (*Durontia fischeri*).

2. *Бореальный (северный)*. Ареалы приурочены к полосе хвойных лесов Евразии и Северной Америки. Примеры: линнея северная (*Linnaea borealis*), седмичник (*Trientalis europaea*) (рис. 15).

3. *Среднеевропейский (неморальный)*. Ареалы охватывают область широколиственных лесов зарубежной Европы и европейской части России. Примеры: дуб обыкновенный (*Quercus robur*), копытень европейский (*Asarutn europaicum*).

4. *Понтический*. Ареалы связаны со степной зоной Евразии. Примеры: степная вишня (*Cerasus fruticosa*), адонис весенний (*Adonis vernalis*).

5. *Средиземноморский*. Ареалы охватывают присредиземно-морские и причерноморские страны. Примеры: земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne*), самшит (виды рода *Buxus*).

6. *Маньчжурский*. Ареалы включают зарубежную Маньчжурию и Дальний Восток. Примеры: маньчжурский орех (*Juglans manshurica*), амурский бархат (*Phellodendron amurense*).

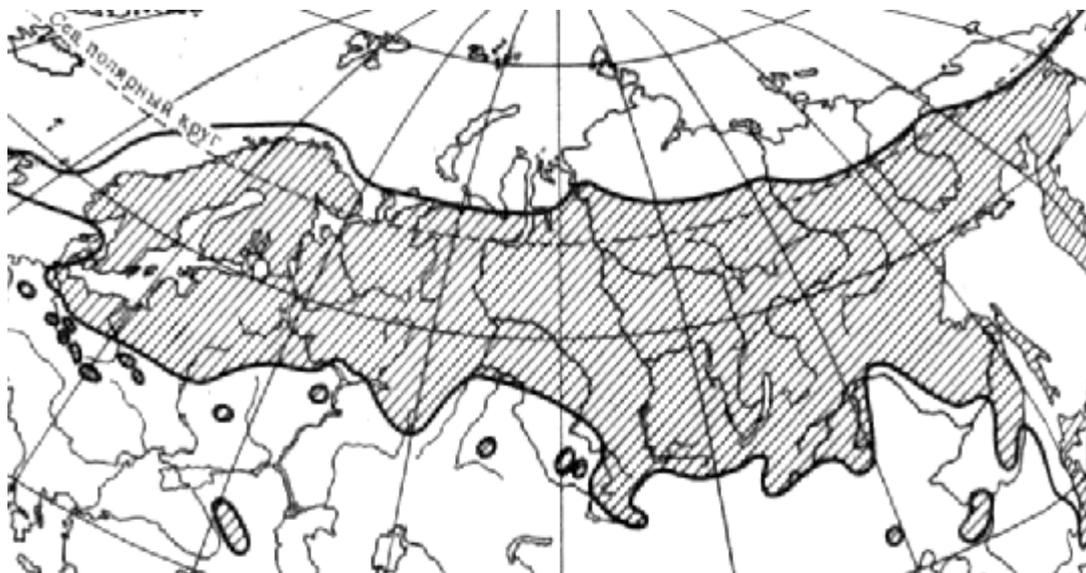


Рис. 15. Ареал линнеи северной
(*Linnaea borealis*)

При анализе флоры более ограниченных территорий в пределах РФ выделяют иные географические элементы. Принципы их выделения и наименования очень различаются, в этом отношении нет единообразия. Так, говорят о сибирских, кавказских и различных других элементах. Выделением географических элементов флоры занимались такие видные отечественные ботаники, как А.А. Гроссгейм, М.Г. Попов и др.

Большой вклад в классификацию географических элементов флоры внесла группа ботаников из ГДР, возглавляемая профессором Г. Мейзелем.

В состав флоры того или иного района могут входить растения, различные по своему происхождению. Некоторые виды флоры являются местными, автохтонными. Их происхождение и распространение связано с территорией, занимаемой данной флорой. Другие виды, напротив, возникли в других районах и впоследствии переселились отсюда. Это виды *аллохтонные*. Группы видов, имеющих одинаковое происхождение, получили название *генетических элементов флоры*.

Процесс формирования флор сложен, причем в разных случаях он проходит по-разному. Если климат какой-либо территории резко изменяется, одна флора сменяет другую. Часть видов прежней флоры погибает, часть переселяется в другие районы, некоторые приспособляются к новым условиям и остаются. Вместе с тем появляется много растений из других областей, хорошо приспособленных к изменившейся природной обстановке. Они составляют основу новой флоры. В некоторых случаях флора формируется заново на территории, где растительный покров был полностью уничтожен (например, ледником). При этом формирование флоры происходит исключительно за счет переселения растений с соседних территорий.

4.3. Эндемы и реликты в составе флоры

Одна из важных особенностей любой флоры – присутствие *эндемичных и реликтовых растений*. Эти растения имеют очень большое значение при анализе флоры. Они позволяют судить о ее возрасте, происхождении, генетических связях с другими флорами и т.д.

Когда говорят об *эндемичных* растениях, чаще всего имеют в виду *палеоэндемы*. Их присутствие, особенно в значительном количестве, указывает на древность флоры. Это – свидетельство того, что данная флора длительное время развивалась изолированно от остального растительного мира. Во флоре некоторых древних островов есть не только эндемичные виды, но также роды и даже семейства. Так, на острове Мадагаскар имеется несколько эндемичных семейств.

Обратимся теперь к реликтам. *Реликтами* называют древние растения, сохранившиеся в местах их первоначального произрастания с более или менее отдаленных геологических эпох. Присутствие реликтов в какой-либо флоре указывает на ее древность. Вместе с тем это – свидетельство того, что климат соответствующей территории сравнительно мало изменялся на протяжении всего периода существования реликтовых растений. Если и происходили некоторые изменения, то растения к ним приспособлялись и не погибали. О том, что то или иное растение относится к реликтам, судят, прежде всего, по палеоботаническим данным. Находки растений в ископаемом состоянии в определенных геологических слоях позволяют установить его возраст и в то же время указывают на его прежнее распространение по земному шару.

Различают реликты разного возраста, сохранившиеся с тех или иных периодов геологической истории. Древнейшие реликты во флоре земного шара датируются мезозойской эрой. К таким реликтам относится, например, гинкго (*Ginkgo biloba*) – одно из самых древних голосеменных растений, а также мамонтово дерево. Во флоре РФ мезозойских реликтов нет.

Более многочисленны реликты третичного периода, возраст которых значительно меньше. В третичное время, отличавшееся теплым климатом, эти растения были широко распространены по территории земного шара (в особенности в Евразии и Северной Америке). Позднее, при наступлении ледника и общем похолодании климата, теплолюбивые представители третичной флоры во многих районах погибли. Уцелели они только в отдельных убежищах (рефугиумах), где климат изменился сравнительно мало.

Главнейшие рефугиумы третичной флоры северного полушария находятся на юго-востоке Северной Америки, в Японии и Китае. На территории Северной Америки сохранились такие третичные реликты, как тюльпанное дерево, болотный кипарис, некоторые магнолии и многие

другие растения. Очень богат третичными реликтами японо-китайский рефугиум (различные виды дуба, бука, каштана, магнолий и т.д.).

Во флоре России имеется довольно много третичных реликтов. Они сосредоточены в нескольких рефугиумах. Один из них – Западное Закавказье. Здесь сохранились в качестве реликтов настоящий каштан (*Castanea sativa*), лапина (*Pterocarya pterocarpa*), понтийский рододендрон (*Rhododendron ponticum*), самшит (*Buxus colchica*) и ряд других растений.

В рефугиуме, расположенном на крайнем юге западного побережья Каспийского моря (Талыш), встречаются в качестве реликтов железное дерево (*Parrotia persica*), гледичия каспийская (*Gleditschia caspia*), ленкоранская акация (*Albizzia julibrissin*) и др.

Довольно много третичных реликтов и в рефугиуме на нашем Дальнем Востоке (Приморье). Среди них можно назвать амурский бархат, женьшень (*Panax ginseng*), водное растение бразению (*Brasenia schreberi*) и др.

Третичные реликты есть также во флоре Южного берега Крыма, в горах Средней Азии и др.

Еще меньший возраст имеют реликты ледникового периода. Эти сравнительно холодостойкие растения пережили оледенение на территориях, которые не были покрыты ледником, но располагались неподалеку от него. После отступления ледника они остались на своем прежнем месте. В качестве примера таких реликтов в России можно назвать багульник (*Ledum palustre*), клюкву, бруснику (*Vacciniurn vitis – idaea*), которые кое-где растут сейчас на болотах Среднерусской возвышенности. Следует подчеркнуть, что перечисленные растения имеют очень широкое географическое распространение, но ледниковыми реликтами они являются только на Среднерусской возвышенности.

Наконец, самыми «молодыми» являются послеледниковые реликты, или реликты ксеротермического периода. В этот теплый и сухой период послеледниковья на территории европейской части страны южные растения, в особенности степные, проникали далеко на север. Когда же вновь наступило похолодание климата, растения стали в массе отступать к югу. Однако кое-где они все же сохранились до настоящего времени даже далеко на севере. Именно их и считают ксеротермическими реликтами. Таковы, например, некоторые степные растения, встречающиеся на территории Прибалтики, под Санкт-Петербургом, в ряде северных областей европейской части России и в других районах. Богата ксеротермическими реликтами, в частности, Кунгурская лесостепь, расположенная в Западном Предуралье (Пермская область). Здесь встречается около 30 видов реликтовых растений, в том числе ковыль перистый (*Stipa pennata*), степная вишня, остролодочник (*Oxytropis pilosa*) и др. Ксеротермические реликты сохранились только в немногих местах, в совершенно особых почвенных условиях – на очень сухих песчаных

участках, на выходах известняков и гипсов и т.д. На этих специфических местообитаниях их не смогла вытеснить влаголюбивая местная флора.

4.4. Конкретные флоры, влияние человека на флору

При флористических исследованиях объектом изучения нередко служат так называемые *конкретные или элементарные флоры*. *Конкретной флорой* называют совокупность растений небольшой территории (на равнинах – порядка 100-500 км²), которая сравнительно однородна в природном отношении. Здесь при общем однообразии климата отдельные виды растений распределяются только в зависимости от эдафических условий и особенностей рельефа. В сходных условиях на одних и тех же местообитаниях повторяется почти полностью определенная совокупность видов. Набор местообитаний должен охватывать все их разнообразие, присущее данному природному району. На территории конкретной флоры при тщательном исследовании выявляются практически все присутствующие здесь виды.

Конкретные флоры в пределах разных природных зон России существенно различаются по общему числу видов. Так, в тундровых районах это обычно всего 100-350 видов, в лесных значительно больше – 500-700. Изучение и сравнение между собой конкретных флор проводится как дополнение к другим приемам исследования флор. Этот метод особенно полезен при сравнении общего флористического богатства различных территорий.

Рассмотрим теперь влияние человека на флору в современную эпоху. Это воздействие очень сильно, и его масштабы постоянно увеличиваются. Год от года размеры территории, где уничтожен естественный растительный покров, все возрастают. Вследствие сокращения площадей, занятых естественной растительностью, резко уменьшаются возможности произрастания многих дикорастущих видов растений, сужается круг пригодных для их жизни местообитаний. Огромное влияние на состав флоры оказывают проводимые на больших площадях распахивание земель, вырубка лесов, выпас скота и др. Сильно воздействуют на флору также рекреации, массовый туризм, сбор цветов, лекарственных растений и т.д. Все эти формы деятельности человека приводят к уменьшению численности отдельных видов вплоть до их полного исчезновения из флоры небольшой территории. Некоторые растения оказались на грани полного уничтожения на всей площади их ареала в пределах России и занесены в «Красную книгу».

Вместе с тем деятельность человека вызывает появление в составе флоры новых растений, совершенно несвойственных прежде той или иной местности. Это заносные, или адвентивные, виды. Они широко распространяются вдоль шоссе и особенно железных дорог, по

окраинам полей, в населенных пунктах и на других нарушенных местообитаниях, связанных с деятельностью человека. Семена подобных растений заносятся случайно и подчас издалека, даже с других континентов. Так произошло, например, с известной многим ромашкой пахучей (*Matricaria matricarioid. es*), попавшей в свое время в нашу страну из Северной Америки. Это растение у нас сейчас очень широко распространилось, но встречается почти исключительно на нарушенных местообитаниях. В последние десятилетия сильно обогащается адвентивными растениями флора городов, особенно более крупных.

Местная флора пополняется также благодаря тому, что человек специально культивирует полезные растения из других, нередко очень отдаленных районов земного шара (пищевые, кормовые, декоративные и т.д.). Большинство этих растений может существовать только в культуре, лишь немногие из них дичают.

Таким образом, деятельность человека в современную эпоху приводит к существенным изменениям флоры. С одной стороны, из состава дикой флоры исчезает ряд присущих ей растений. С другой стороны, флора пополняется значительным количеством новых растений – заносных и специально культивируемых.

4.5. Флористические области земного шара

Растительность земного шара характеризуется еще большим разнообразием, чем растительность России. Учеными-географами неоднократно делались попытки объединить существующее разнообразие растений мира в крупные таксономические единицы – типы. Таких систем было создано много, но до сих пор нет еще вполне законченной, общепризнанной классификации типов растительности земного шара и их географии.

Наши отечественные ученые (Н. Кузнецов, В. Алехин, А. Ильинский и многие другие) неоднократно предлагали свои системы подразделения территории земного шара на растительные области, зоны.

Академик А.Л. Тахтаджян подразделяет все разнообразие растительного мира на 6 флористических царств: 1) Голарктическое; 2) Палеотропическое; 3) Неотропическое; 4) Капское; б) Австралийское; 6) Голантарктическое (рис. 16). Некоторые флористические царства подразделяются из-за их громоздкости на подцарства, которые объединяют более мелкие единицы – флористические области (всего их 34).



Рис. 16. Флористические царства земного шара
 I – голарктическое; II – палеотропическое; III – неотропическое; IV – капское;
 V – австралийское; VI – голантарктическое

Каждое флористическое царство характеризуется определенным географическим положением и наличием свойственных ему естественноисторических условий: климата, почвы, рельефа и других экологических факторов, следовательно, каждое флористическое царство отличается характерной для него флорой, т.е. определенным составом видов, родов и семейств растений, среди которых встречается много эндемиков.

1. Голарктическое флористическое царство занимает большую часть северного полушария, от Арктики до субтропиков, т.е. всю Европу, почти всю Азию, Северную Африку, Северную Америку и Гренландию. Это самое крупное флористическое царство нашей планеты, оно занимает $\frac{1}{2}$ территории суши.

Некоторые семейства растений приурочены почти исключительно к этой области: сосновые (*Pinaceae*), березовые (*Betulaceae*), кленовые (*Acegaseae*) и др. Только в некоторых случаях представители этих семейств входят в другие флористические области. Территория РФ целиком находится в пределах голарктической области. Голарктическое флористическое царство делится на 3 подцарства: бореальное (северное), древнесредиземноморское, мандреанское (сонорское).

2. Палеотропическое флористическое царство охватывает тропические страны восточного и западного полушарий: южные оконечности Африки, юго-запад Аравийского полуострова, полуострова Индостан, Индокитай, юг Китая, Филиппины, острова Новая Гвинея,

Новая Зеландия.

Исключительно благоприятные природные условия – сочетание большого количества осадков (от 2000 до 14000 мм в год) с постоянно высокой температурой (+25+27⁰С) – способствуют произрастанию в этой области колоссального разнообразия не только видов и родов, но и семейств растений. Для этой области характерно наличие тропической флоры: пальмы (*Palmae*), ароидные (*Agaceae*), непентовые (*Nepenthaceae*), пандановые (*Pandanaceae*), мимозовые (*Mimosoideae*), аноновые (*Anonaceae*), стеркулиевые (*Sterculiaceae*), саговники (*Cycadaceae*), орхидные (*Orchidaceae*), миртовые (*Myrtaceae*) и др.

Палеотропическое флористическое царство является по величине вторым после Голарктического. Это флористическое царство делится на 3 подцарства: индо-африканское, малезийское, новозеландское.

3. *Неотропическое флористическое царство* занимает тропики Нового Света: Центральную и Южную тропическую Америку, Антильские, Галапагосские острова. Здесь представлено большое разнообразие эндемичных, т.е. встречающихся только в этом флористическом царстве семейств: кактусовые (*Cactaceae*) – около 1,5 тыс. видов, бромелиевые (*Bromeliaceae*), канновые (*Cannaceae*), настурциевые (*Tropeaeolaceae*) и др.

Видовой состав растений здесь очень богат. Флора Бразилии, например, насчитывает 45 тыс. видов, из них около $\frac{1}{4}$ – эндемичные для Бразилии.

Неотропическое флористическое царство подразделяется на 3 подцарства: центральноамериканское, тропическое и андийское.

4. *Капское флористическое царство* занимает очень небольшую территорию – юг Африки – и характеризуется своеобразной, так называемой, капской флорой. Здесь произрастает около 12 тыс. видов, многие из них являются эндемиками (3 тыс. видов). Господствуют травянистые многолетние виды, жестколистные вечнозеленые кустарники. Здесь произрастают древовидные папоротники (*Todea barbata*).

Южные африканские пустыни препятствуют смешению флоры Капского флористического царства с палеотропической флорой Африки. Капское флористическое царство бедно пищевыми растениями, но богато декоративной флорой; здесь – родина около 1000 видов садовых и комнатных декоративных растений семейства лилейные (*Liliaceae*), гераниевые (*Geraniaceae*), маковые (*Papaveraceae*) и др.

5. *Австралийское флористическое царство* охватывает Австралию и Тасманию. Здесь растет свыше 12 тыс. своеобразных видов растений, из которых больше 9 тыс. эндемиков. По количеству эндемиков это флористическое царство занимает первое место. Такие эндемичные растения, как эвкалипты (*Eucalyptus*, 600 видов), казуарины (*Casuarina*), акации (*Acacia*, свыше 500 видов), так называемые травяные деревья

(*Xanthorrhoea*), цикадовые (*Cycadaceae*) и др., не встречаются за пределами Австралии.

6. *Голантарктическое царство* занимает южную оконечность Южной Америки, Огненную Землю, Фолклендские острова, Антарктиду и примыкающие к ней острова. Флора этой области включает 1600 видов, из них 75% эндемичные, например виды древовидных папоротников (*Blechnum*), трава туюсок (*Poa flabellata*), виды южного бука (*Nothofagus*) и др. Господствующими семействами являются астровые и злаки.

4.6. Растительность, ее зональность

Растительность РФ, так же как и флора, очень разнообразна. Распределение ее по территории страны является следствием не только влияния на нее современных климатических и почвенных факторов, но и исторических причин, т.е. прежних климатических и почвенных условий. Велико влияние на растительность и хозяйственной деятельности человека.

Вся земная поверхность подразделяется на отдельные зоны растительности, каждая из которых характеризуется определенными природными условиями, своеобразной флорой и постепенным переходом в другую зону.

На территории России, так же как и на всем земном шаре, существует два типа зон растительности: *широтные (горизонтальные)* и *высотные (вертикальные)*.

4.7. Широтные зоны растительности

Эти зоны тянутся в виде широких полос с запада на восток, и чередование их особенно хорошо выражено при продвижении с севера на юг.

Возникновение широтных зон растительности на земном шаре обусловлено шарообразной формой Земли и ее вращением вокруг оси. О явлениях зонального распределения растительности было известно давно, но создателем современного учения о географических зонах растительности является русский ученый проф. В.В. Докучаев, который в 1900 г. описал 7 зон растительности с подзонами.

Каждой зоне соответствует не только особая растительность, но и характерные для нее климатические условия, особая почва, особый животный мир и своеобразная история. Комплекс этих условий создает в различных зонах земной поверхности определенные, характерные географические зоны растительности, или географические ландшафты, которые иногда называют природными зонами.

На территории России имеется 4 хорошо выраженные широтные растительные зоны: 1) *зона тундры*; 2) *лесная*; 3) *степная*; 4) *пустынная*. Резких границ между этими зонами нет. Каждая зона переходит в последующую постепенно. Поэтому, помимо указанных основных растительных зон, имеются переходные зоны – подзоны: лесотундра, которая расположена между тундрой и лесной зоной; лесостепь, которая проходит между лесной и степной зонами; полупустыня, которая расположена между степной и пустынной зонами.

Зона тундры. Эта зона занимает огромную территорию Крайнего Севера. К ней относится довольно широкая полоса материковой части РФ, примыкающей к Ледовитому океану, и все острова этого океана – Новая Земля, Земля Франца-Иосифа и др. Отличается своеобразием природных условий. Для нее характерны суровая продолжительная зима, короткое прохладное лето с длинным полярным днем, отсутствие лесов и преобладание в растительности мхов и лишайников. Древесные растения представлены кустарниками и полукустарниками.

Тундра – это страна холода. Лето здесь короткое (2-3 месяца) и холодное. Средняя годовая температура ниже 0⁰С. В некоторых районах почва за лето успевает оттаять на небольшую глубину (30-50 см), ниже которой отмечается многолетняя мерзлота. Осадков в среднем за год выпадает лишь 200-300 мм. Часто дуют сильные ветры.

По общему рельефу тундра представляет собой безлесную равнину, которая довольно разнообразна в отдельных своих частях. В зависимости от рельефа, характера почвы и растительности тундра делится на торфянистую, каменистую, глинистую, равнинную, гористую и бугристую. Почвы малоплодородны. В южной части тундры вдоль крупных рек имеются большие площади заливных лугов. В связи с суровыми климатическими условиями растительный мир тундры однообразен.

Из жизненных форм семенных растений преобладают здесь травянистые многолетники и полукустарники. Вечнозеленые кустарники часто встречаются в виде приземистых подушек, что способствует лучшей их перезимовке.

Настоящие высокорослые древесные растения отсутствуют. Древесные растения представлены карликовыми формами березы, ивы полярной, можжевельника. Многие кустарники и кустарнички являются зимнезелеными – стланниковый кедр, рододендрон (роза альпийская), багульник, брусника, толокнянка и др. Большинство этих кустарничков и кустарников растет на тундровых болотах, имеет кожистые, толстые, мелкие листья.

Однолетние растения в тундре не растут или встречаются очень редко, так как они не успевают образовать семена. Травянистые растения в более южной части тундры низкорослые, и многие из них имеют крупные, яркоокрашенные цветки (незабудка, синяк, мытник, купальница и др.).

В обычных лесах средней полосы России мхи и лишайники образуют наземный покров под пологом деревьев, где они находятся в явной зависимости от древесных растений. В тундре же наблюдается противоположное явление. Здесь мхи и лишайники, наоборот, обычно служат некоторой защитой семенным растениям от неблагоприятных погодных условий, так как нередко у кустарников корневища, корни, стебли с почками возобновления скрыты в массе мохового и лишайникового покрова.

Недостаток тепла, высокая влажность воздуха, короткий вегетационный период, низкая температура почвы, которая за короткое лето не успевает достаточно прогреться, – весь этот комплекс неблагоприятных климатических условий не способствует произрастанию в тундре большого разнообразия видов растений.

В различных районах тундры произрастает всего 30-450 видов. Из травянистых растений обитают купальница, маки, лютики, мытники и др. Но основной фон растительности в тундре составляют лишайники и мхи. Из лишайников чаще всего встречается «олений мох», ягель, охотно поедаемый оленями. Лишайник «олений мох» в условиях тундры составляет основу кормовой базы оленей.

Благодаря суровым условиям тундры растения ее отличаются, как уже указывалось, низкорослостью и ничтожным накоплением органической массы за лето. Полярные ивы, можжевельник и другие растения дают в среднем прирост в 1-5 см в год. Большинство растений тундры отличается высокой холодостойкостью. Корневая система у них развита слабо, она формируется, главным образом, в верхних слоях почвы, которые лучше прогреваются летом.

По характеру растительности выделяется несколько типов тундры: кустарниковая, мохово-лишайниковая, лесотундра и др.

На юге зона тундры переходит в подзону лесотундры, которая представляет собой переходную подзону между тундрой и лесной зоной. Здесь лето более продолжительное, поэтому и растительность богаче, появляются отдельные участки леса. Для лесотундры характерно наличие кустарников, редколесья и болот. Редколесья приурочены к долинам рек, древесные виды растений здесь часто сильно угнетены.

Лесная зона. Эта зона по занимаемой ею площади самая большая в РФ. Она расположена широкой полосой по всей европейской и азиатской территории РФ, от западных границ до берегов Тихого океана. На огромном протяжении лесной зоны с севера на юг и с запада на восток наблюдается большое разнообразие в природных условиях, которые в значительной степени обуславливают и разнообразие растительности.

Лесной зоне свойствен умеренно холодный климат с суровыми многоснежными зимами. Осадков выпадает 450-700 мм в год. Лето сравнительно теплое. Во многих районах лесной зоны Сибири отмечается

наличие многолетней мерзлоты. Преобладающие почвы дерново-подзолистые, серые лесные и болотные. В южных районах зоны почвы иногда засолены. Рельеф разнообразный. Само название зоны указывает на то, что в ней широко представлена древесная растительность. Для зоны характерно наличие хвойных и лиственных (с опадающими на зиму листьями) лесов, значительное развитие многолетней травянистой растительности, большое количество сфагновых болот. Из древесных хвойных растений здесь растут ель, сосна, лиственница, пихта сибирская, кедровая сосна, или сибирский кедр; из лиственных – дуб, липа, осина, ясень, вяз, граб, береза и др.

Большие пространства заняты лугами и болотами, луг представляет собой сложный биогеоценоз, покрытый травянистой мезофильной растительностью, произрастающей в условиях среднего увлажнения. Поэтому эту зону часто называют лесолуговой.

Луга здесь довольно разнообразны, они широко используются как сенокосы и пастбища. Многие из них сосредоточены вдоль рек – заливные, или пойменные луга, которые представлены чаще хорошими в кормовом отношении травами, главным образом многолетними злаками и бобовыми. Эти луга являются здесь основной кормовой базой для животноводства.

Большое количество осадков и сравнительно благоприятные температурные условия летом обеспечивают хороший рост трав и высокий урожай сена на сенокосах и в лиственных лесах. Но качество сена лесных сенокосов не очень высоко, так как на лесных лугах обычно преобладают малоценные в кормовом отношении травы – щучка, душистый колосок, белоус, васильки и др. Бобовые травы (клевера, вики, чины и др.) встречаются редко и в небольшом количестве. Часто на этих лугах встречаются ядовитые растения. На возвышенных местах сосредоточены суходольные луга.

На болотах растут такие малоценные кормовые травы, как многие виды осок, пушица, белокрыльник и др. Часто болота зарастают сфагновым мхом и мхом кукушкин лен. По территории лесной зоны протекают крупные реки и имеется большое количество озер. Все это создает благоприятные условия для произрастания разнообразной травянистой растительности.

Древесная растительность в лесной зоне также отличается большим разнообразием. По характеру древесной растительности зону можно разделить на 4 подзоны: подзону хвойных лесов, или тайгу; (подзону смешанных лесов, где хвойные леса чередуются с лиственными; подзону широколиственных лесов, в которой доминируют лиственные древесные растения; подзону лесостепей.

Подзона хвойных лесов, или тайга, тянется сплошной полосой по всей Европе и Азии, от Атлантического до Тихого океана. Само название подзоны показывает, что для тайги характерно наличие огромных

площадей, занятых хвойными лесами. Здесь различают леса еловые, сосновые, кедровые, лиственные и др.

Господствующими растениями в хвойных лесах являются ель, пихта, кедровая сосна, лиственница. В северной части тайги на границе с лесотундрой хвойные леса сильно изрежены, здесь наблюдается примесь мелколиственных древесных (береза) и кустарничковых растений (голубика, багульник), а также лишайников.

В этой подзоне наряду с лесными массивами большие площади занимают болота и луга.

Подзона смешанных лесов не образует сплошной полосы, подобно тайге, а занимает отдельные районы; в Сибири подзона смешанных лесов отсутствует, но в европейской части лесной зоны выражена ясно. В состав смешанных лесов входят хвойные, а иногда и в большом количестве широколиственные деревья – дуб, клен, липа, а на западе – ясень, граб. В качестве подлеска в подзоне смешанных лесов растут лещина, бересклет, жимолость и др. На востоке подзоны встречаются большие заросли дубовых и кедрово-широколиственных лесов.

Подзона широколиственных лесов известна только в западной части зоны, она занимает западную территорию России и всю Среднюю Европу. Широколиственные леса представлены преимущественно дубом, буком, ясенем, грабом, липой, реже встречается сосна, а в горах – ель и пихта. Дубовые леса известны под названием дубрав. В этой подзоне много болот и лугов. По своим природным условиям подзоны смешанных и широколиственных лесов благоприятны для ведения сельского хозяйства, поэтому в этих подзонах древесная растительность в значительной степени изрежена, так как леса уничтожены и на их месте созданы полевые угодья.

По мере продвижения к югу среди лесных массивов все чаще начинают встречаться площади, лишенные деревьев и занятые многолетней травянистой растительностью. Одновременно наблюдается изменение климата и почвы. Лесная зона сменяется здесь лесостепной подзоной, а затем степной зоной.

Степная зона. Эта зона в своих границах совпадает с зоной черноземных и каштановых почв, в образовании которых принимала участие в прошлом степная травянистая растительность. В европейской части РФ граница этой зоны проходит на севере через Курскую, Тульскую, Тамбовскую области, захватывает Среднее и Нижнее Поволжье (Самарскую, Саратовскую, Волгоградскую области), а на юге доходит до берегов Черного и Азовского морей. Степная зона охватывает большую часть территории Украины, продолжается в Средней Азии, занимает большую территорию в Казахстане. Большие площади заняты степями в горах Тянь-Шаня.

Климат степной зоны резко континентальный, засушливый, с жарким летом (средняя температура июля $+21+23^{\circ}\text{C}$) и суровой, холодной, местами малоснежной зимой с сильными ветрами, переходящими часто в бураны. Осадки выпадают в недостаточном количестве (в среднем за год 200-450 мм) и очень неравномерно, большее количество их в этой зоне выпадает зимой. Весной обычно снег быстро тает, и большая часть воды уносится в реки. Длительное отсутствие осадков в летний период времени часто вызывает засуху. Нередки здесь суховеи – теплые, очень сухие ветры, вредно влияющие на растения. Местами (в северо-западной части) сильные ветры выдувают массу мелкозема, создают степные черные (пыльные) бури, которые приносят огромный вред посевам.

Рельеф степей выровненный, здесь не встречаются высокие возвышенности, но в связи с бурным таянием снега весной и безлесьем в степях образуются мощные овраги и балки. В низменностях часто встречаются степные западины – блюдца.

Почвенный покров представлен обычно высокоплодородными черноземами и каштановыми почвами с высоким содержанием гумуса. При близком залегании грунтовых вод часто наблюдается засоление почв.

Для степной зоны характерно безлесье. Леса в степной зоне занимают ничтожную площадь, чаще всего они встречаются в понижениях: в долинах и поймах рек, по склонам балок и западин. Основной причиной безлесья степей является сухой климат – недостаток осадков, высокая температура и интенсивное испарение.

Господствующий тип растительности – многолетние травянистые злаки и разнотравье, которые представлены главным образом ксерофитами, обладающими различными приспособлениями, позволяющими им хорошо переносить недостаток влаги. Частые засухи в степи лишают растительность возможности хорошо сохраняться до конца лета. Обычно к концу лета степи представляют массивы с выгоревшей травянистой растительностью. Осенью по степи переносятся в большом количестве сухие растения в виде шаров, известные под названием «перекати-поле». К таким растениям относятся представители различных семейств: серпуха, катран, солянки, кермек и др.

Весной, когда в почве имеется еще достаточное количество влаги, в степи появляются ранние весенние растения – эфемеры и эфемероиды с яркоокрашенными цветками – тюльпаны, различные виды лука, горичвет и др. Многие весенние травянистые степные растения имеют луковицы или корневища, которые позволяют им начинать рано вегетировать и быстро образовывать цветки, плоды и семена.

Распространены многолетние засухоустойчивые злаковые травы, способные образовывать дерновины: ковыль, типчак, тонконог, мятлик и др.

В некоторых районах степей встречаются густые заросли кустарников: вишня степная, терн, спирея, бобовник и др.

В настоящее время степи в значительной степени перепаханы и используются как пахотные угодья. На территории степной зоны возделываются лучшие сорта пшеницы, подсолнечника, свеклы, проса, кукурузы и другие ценные сельскохозяйственные культуры. Это зона развитого животноводства.

Степную зону обычно делят на 3 большие подзоны: подзону северных, луговых степей, или лесостепь; подзону ковыльных, или сухих степей; подзону пустынных степей или полупустынь.

Подзона луговых степей, или лесостепь, расположена на севере степной зоны и граничит с лесной зоной. В этой подзоне часто на возвышенных водоразделах встречаются массивы лесов и степных кустарников. На выщелоченных черноземах преобладают луга, на которых растут мезофильные злаки и разнотравье: мятлик, вейники, полевицы, лютики, таволга и др.

Подзона ковыльных степей расположена в основном на тучных черноземах. Для ковыльных степей характерно преобладание ксерофильных степных злаков – ковылей, типчака, тонконога, овсеца пустынного и др. Ковыльные степи в РФ сохранились в настоящее время только в некоторых заповедниках.

Подзона полупустынь характеризуется континентальным климатом, высокой температурой летом, малым количеством осадков, резким преобладанием испарения над поступлением воды, широким распространением засоленных почв. Растительный покров очень разрежен, преобладают травянистые ксерофиты: полынь, ковыль, типчак и др.

В России подзона полупустынь расположена в северной части Прикаспийской низменности, в приаральских Каракумах, в районе Прибалхашья и др. На юге полупустыни переходят в зону пустынь.

Зона пустынь. Пустыни – это крайне засушливые области земного шара. Особенно большие площади пустыни занимают в Африке и Азии. В России пустыни расположены южнее полупустынь в Средней Азии – в районах Аральского моря, озера Балхаш, в предгорьях Памира, Копетдага.

Для всех пустынь характерно чрезвычайно малое количество осадков – 100-250 мм в год, а местами 60-80 мм и очень высокие летние температуры, в среднем +27+32⁰С которые сохраняются в течение длительного отрезка времени (4-6 месяцев). Основными естественными водными ресурсами в пустынях являются грунтовые воды, которые залегают на большой глубине. За последние годы в России в зоне пустынь проведены большие работы по созданию искусственных каналов и водоемов для организации поливов ценных сельскохозяйственных культур.

Для рельефа пустынь характерно наличие впадин, не имеющих стока, сухих русел, обнаженных склонов, на которые сильное влияние оказывает выветривание.

Малое количество органической массы и отсутствие достаточного количества воды обуславливают слабое развитие почвообразовательного процесса и малое содержание гумуса в почве. Почвы, преобладающие в северных районах пустынь РФ, относятся к светло-бурым сероземам. В южных районах имеются разновидности сероземов, богатых карбонатами. В пустынях широко распространены такыры – плоские глинистые равнины среди песков. Обычно такыры лишены растительности, часто они сильно засолены.

Растения пустынь приспособились к поглощению воды из глубоких слоев почвы и меньшему ее испарению. Многие растения этой зоны имеют длинные корни, у верблюжьей колючки они достигают 6-15 м и больше. У большинства растений листья превратились в колючки, или они очень мелкие. Эти растения имеют ряд особенностей и в анатомическом строении. Деревья здесь почти отсутствуют, редко встречается саксаул. В большом количестве растут эфемеры и эфемероиды, которые развиваются быстро весной. В период короткого весеннего сезона (в течение нескольких недель), когда в почве имеется запас воды, они заканчивают свое развитие, образуют семена, а к наступлению засухи выгорают. К эфемерам относятся мятлик живородящий, бурачок, клоповник, крупка, вайда, осока пустынная и др.; в основном это маленькие, слабооблиственные травянистые растения. Вообще в пустынях преобладают однолетние травы и полукустарники. Из полукустарников распространены полыни, солянки, биюргун, сарсазан и др. Все эти растения растут обычно одиночно и не образуют сплошных, густых травостоев.

Пустыни бывают песчаные, каменистые, щебневатые, глинистые, солончаковые. Все они характеризуются бедностью растительного покрова. При искусственном орошении растительность пустынь неузнаваемо изменяется. В оазисах и долинах рек здесь возделывают высокоценные сельскохозяйственные растения – хлопчатник, рис, сою, пшеницу, люцерну, виноград и др., площади которых в связи с созданием искусственных каналов и водоемов ежегодно значительно возрастают.

Характерным примером положительного воздействия человека на «бросовые» земли может служить Голодная степь. Голодная степь представляет собой огромную территорию (свыше 10 тыс. км²), расположенную в Казахстане и Узбекистане. В недалеком прошлом Голодная степь представляла собой пустынную равнину с минимальным количеством осадков, высокой температурой и большими площадями засоленных не пригодных для сельского хозяйства почв. В настоящее время большие пространства Голодной степи искусственно орошены,

здесь созданы хозяйства, которые выращивают ценные южные культуры – хлопок, виноград и др. Голодная степь превращена в цветущий край.

4.8. Вертикальные зоны растительности

В горных районах рельеф, климат, почвы изменяются в зависимости от высоты положения над уровнем моря. Известно, что при поднятии в горы температура снижается в среднем на $0,6-0,7^{\circ}\text{C}$ на каждые 100 м, при продвижении же от экватора на север почти такое же падение температуры (на $0,5-0,6^{\circ}\text{C}$) наблюдается только через каждые 111 км. Следовательно, в горах падение температуры происходит в 1000 раз быстрее, чем при широтной зональности. С изменением температуры, влажности почвы изменяется в горах и растительность.

В горных районах наблюдается почти такая же смена зон растительности по вертикали от подножия гор к вершинам, какая наблюдается при смене зон растительности по мере продвижения с юга на север, т.е. при широтной зональности. Однако между широтной и вертикальной зональной растительностью нет полного тождества, а наблюдается только общее сходство. В отличие от широтных зон растительности, которые занимают огромные пространства (расположены широкими полосами), высотные зоны представлены обычно узкими поясами на склонах гор. Причем высота расположения отдельных вертикальных поясов на различных горах неодинакова. Положения и размеры отдельных поясов горной растительности зависят, от многих местных естественных условий, в первую очередь климатических условий.

У подножия гор расположены обычно (например, на Кавказе) степи с их характерной растительностью. По мере продвижения в горы, т.е. выше по вертикали, степная растительность постепенно начинает сменяться древесной (рис. 17). Степи сменяются лесостепью, а затем поясом леса. Сначала идут лиственные леса, выше которых на высоте 1200-2000 м над уровнем моря растут хвойные леса, за поясом лесов следует полоса субальпийских и альпийских лугов, за ними расположены вечные снега, которые соответствуют тундре.

По ботаническому составу леса горных районов далеко неодинаковы. Хвойные леса, представлены чаще елью, пихтой, сосной. Особенно разнообразны по ботаническому составу лиственные леса, которые образуют различные ассоциации. В различных районах Кавказа, например, встречаются лесные массивы с преобладанием дуба, граба, бука, каштана. Часто в лесах в большом количестве произрастает подлесок в виде вечнозеленых кустарников – рододендрона, лавровишни. В более низких зонах широко распространены терн, лох, облепиха. В горных лесах Кавказа в большом количестве растут лианы: ломоносы, плющ и др.



Рис. 17. Схема широтных и вертикальных зон растительности (по К. Вилли):
 1 – тропическая; 2 – лиственных лесов; 3 – хвойных лесов;
 4 – альпийских лугов, мхов и лишайников; 5 – полярная (зона снегов)

В лесах Кавказа часто встречаются в виде зарослей и дикорастущие плодовые – яблоня кавказская, алыча, кизил, мушмула. Лиственные леса горных районов Средней Азии бывают часто представлены большими массивами грецкого ореха, яблони, фисташки. Из хвойных деревьев здесь широко распространена мощная тьянь-шаньская ель.

Лесная горная зона часто сменяется кустарниками, за которыми следует травянистая растительность, – зона высокогорных или альпийских лугов. Эти луга поднимаются до зоны вечных снегов. Такие горные луга встречаются в горных областях Кавказа, Крыма, Алтая, Тянь-Шаня, Памира, Урала, Карпат и др.

Высокогорные луга различных горных массивов расположены не на одинаковой высоте. Это объясняется многими причинами: направлением склона, климатическими условиями, географическим положением гор и др. Так, например, на Кавказе горные луга расположены на высоте 2300-2600 м над уровнем моря, на Алтае они начинаются с высоты 2600 м и выше. Наиболее высоко альпийские луга у нас залегают на Восточном Памире, где большие равнины лежат на высоте 3500-4200 м. В то же время в горах Прибалхашья альпийская растительность начинается уже на высоте 1100-1200 м, а в горах Восточной Сибири – еще ниже.

Высокогорные луга обычно делят на *субальпийские* и *альпийские*. *Субальпийские* луга занимают нижнюю зону высокогорных лугов и примыкают к лесной зоне, тогда как *альпийские* луга располагаются выше

и примыкают к снежному поясу. Горная луговая растительность развивается под влиянием комплекса своеобразных экологических условий. По мере продвижения вверх в горах уменьшается давление воздуха, но увеличивается солнечная радиация, изменяется качество света за счет увеличения ультрафиолетовых (химически активных) и инфракрасных (тепловых) лучей. Чем выше в горы, тем короче становится лето; в среднем оно продолжается всего 1,5-2 мес. На высоте 2800-3200 м лета, по существу, нет, здесь весенние растения очень быстро сменяются осенними, поздноцветущими. Быстрый рост и развитие – характерные признаки травянистой растительности гор. В зоне альпийских лугов наблюдается резкая смена температуры днем и ночью. Высокая холодостойкость и зимостойкость растений в данном случае объясняются повышенным содержанием сахаров у высокогорных растений, особенно в их корнях.

Горные луга разнообразны и по видовому составу, причем ботанический состав субальпийских и альпийских лугов значительно отличается. Для субальпийских лугов характерен высокорослый травостой с различным сочетанием злаков и двудольных; некоторые виды имеют высоту 2-2,5 м и мощную корневую систему. Из злаков, например, в горах Кавказа встречаются в разных ярусах костер пестрый, душистый колосок, ежа сборная, овсяница лесная, вейник, полевица, трясунка, мятлик и др. Из бобовых трав произрастают главным образом клевер горный, клевер луговой, клевер альпийский, клевер седой и др. В большом количестве растут также борщевик, девясил, борец, крестовник, герань, астра, колокольчик, василек, валериана, чемерица, щавель, коровяк и др.

В отличие от субальпийских лугов растительность альпийских лугов низкорослая, часто бывает представлена злако-осоковыми травами. Альпийские луга обычно используются как пастбище. Из осоковых здесь встречается кобрезия, которая иногда создает основу травостоя. Это низкорослые, слабо облиственные растения с многочисленными корнями, образующими сплошную дернину. Часто встречается овсяница овечья, овсяница пестрая, овсяница красная, реже щучка, мятлик, зубровка, тонконог.

Представители двудольных растений разнообразны и обильны. Чаше других растут лютики, ветреницы, примулы, горечавки, астра альпийская, маки, васильки, незабудки, колокольчики, ромашка, куропаточья трава, тмин и др. Из бобовых трав встречаются некоторые виды клевера, люцерна желтая и др.

Высокогорные пастбища имеют огромное значение в разрешении кормовой проблемы. На естественных горных пастбищах ежегодно пасутся десятки тысяч голов овец, коз и крупного рогатого скота.

В горных районах особенно сильное влияние на состав растительности оказывает рельеф, в том числе положение склонов. Южные

склоны освещаются более длительно и имеют более высокую температуру, в связи с чем весной часто южные склоны уже зеленеют, а северные находятся еще под снегом. Степная и лесная растительность на южных склонах поднимается в горы выше, чем на северных. Ботанический состав растений разных склонов также различен.

4.9. Субтропическая растительность

Субтропиками называются те области суши, которые примыкают к зоне тропиков. В субтропиках мягкие, теплые зимы, поэтому растения здесь могут вегетировать круглый год. Субтропики в РФ расположены на крайней северной границе зоны субтропиков. К ним относятся западное Закавказье, часть Восточного Закавказья, Черноморское побережье Кавказа, Южный берег Крыма и др.

Различают *влажные и сухие субтропики*. *Влажные субтропики* в России занимают узкую прибрежную полосу Черноморского побережья Кавказа – от Туапсе до Батуми. Для районов влажных субтропиков характерно наличие высокой температуры и большого количества осадков. Средняя температура января здесь колеблется от +4 до +7⁰С, июля – от +22 до +24⁰С, годовое количество осадков в Батуми равняется в среднем 2500 мм, в Сочи – 1400 мм. Здесь длинное лето и вегетационный период (240-245 дней).

Растительность представлена большим разнообразием вечнозеленых кустарников – лавровишни, рододендрона, падуба, произрастает самшит. Из древесных растений достигают мощного развития бук, граб, дуб. Характерно наличие большого количества лиан (плющ, ломонос и др.), которые обвивают деревья.

Во влажных субтропиках растут некоторые теплолюбивые южные культуры – мандарины, лимоны, кизил, магнолия, рододендроны, лавр, пальмы, туя, тис, эвкалипты, маслины, бананы, кипарисы, чайный куст и многие декоративные растения (рис. 18). Участки субтропиков, лежащие внутри материков, вдали от морей, с незначительным количеством осадков, называются *сухими субтропиками*. В Сухих субтропиках температура высокая, но осадков выпадает немного (200-500 мм в год).

К *сухим субтропикам* относятся некоторые районы в Азербайджане, Грузии, Туркмении, Таджикистане и Дагестане. Из субтропических культур здесь растут инжир, гранат, маслина, в некоторых районах Грузии – чайный куст и мандарины. По направлению к югу, за зоной субтропиков, расположена зона тропиков, для которой характерны очень высокая температура и обычно большое количество осадков, хотя существуют и сухие тропики. Здесь зимы совершенно не бывает. В России тропиков нет. В тропиках произрастает тропическая растительность с преобладанием вечнозеленых растений.



Рис. 18. Банан фруктовый



Рис. 19. «Куст» гигантского древовидного бамбука

На территории нашей страны такие тропические растения, как кофе, какао, хинное дерево, гевея, бамбук, кокосовая пальма, хлебное дерево, дерево путешественников, дынное дерево, в природных условиях не произрастают (рис. 19). Даже в самых южных районах России им не хватает тепла и влаги. В нашей стране они выращиваются в теплицах. Типичная тропическая растительность сосредоточена в районе тропиков – на юге Индии, на Малайском архипелаге, в Южной Америке, в тропической Африке.

4.10. Интразональная растительность

Внутрizonальная (*интразональная*) растительность никогда не образует самостоятельных зон; эта растительность встречается внутри различных географических растительных зон. Примером интразональной растительности могут служить растительные ассоциации болот, растительные группировки засоленных почв и др.

Болотом называется избыточно увлажненный участок земной поверхности. В зависимости от способов образования существует большое разнообразие болот. В России болота находятся внутри почти всех рассмотренных растительных зон – в тундре, лесной, степной, субтропической и других зонах. В зависимости от происхождения и географического положения болота характеризуются различной флорой и растительностью. На болотах растут различные виды мхов, пушица, осоки, багульник, вереск, клюква, древесные растения – сосна, береза, ива и другие растения, которые обычно находятся здесь в угнетенном состоянии.

Интразональная растительность засоленных почв встречается также в разнообразных географических зонах (Казахстан, Украина, Поволжье, Северный Кавказ, Западная и Восточная Сибирь и др.) и характеризуется различным видовым составом. Обычно на засоленных почвах произрастают различные галофиты, т.е. солеустойчивые растения – различные солянки, кермек, тамариксы, солерос, полыни и др.

Иногда интразональная растительность занимает в той или иной зоне очень большие площади; например, в Западной Сибири сфагновые болота, а, следовательно, и их растительность занимают площадь большую, чем леса этой зоны. Зональная смена растительности тесно связана с зональным распределением на земной поверхности климата, почв и животных, которые также имеют определенные широтные (горизонтальные) и высотные (вертикальные) зоны географического расположения.

Географическое расположение растительных, климатических, почвенных и животных зон в значительной степени совпадают, они как бы накладываются друг на друга. Такая закономерность географического расположения упомянутых зон указывает на то, что в природе существует строгая взаимосвязь и взаимозависимость всех факторов природы, обеспечивающих жизнь на Земле.

ОСНОВНЫЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ

АВТОЛИЗ (от греч. *autos* – сам + *lysis* – разложение, распад) – процесс саморазрушения клетки или ткани, происходящий под действием собственных литических ферментов, высвобождаемых из лизосом. Автолиз часто имеет место в процессе дифференцировки, освобождая организм от отмирающих клеток. Кроме того, он может являться результатом патологии и механического повреждения.

АВТОТРОФЫ (от греч. *autos* – сам + *trophe* – пища, питание) – организмы, обладающие способностью синтезировать органические вещества из неорганических, используя для этого световую энергию солнца или энергию химических связей. В зависимости от источника энергии различают две группы автотрофов – фотоавтотрофы и хемоавтотрофы.

АГРОБИОЦЕНОЗ (от греч. *agios* – поле + *bios* – жизнь + *koinos* – общий, сообщество) – искусственно созданное человеком сообщество растений, животных, микроорганизмов и грибов, предназначенное для получения сельскохозяйственной продукции. Основными доминантами агробиоценоза являются культивируемые растения, при этом чаще растительный покров образован одним видом и одним сортом культурных растений (принцип монокультуры). Кроме того, в состав растительного компонента (фитоценоза) входят также виды полевых (сеgetальных) сорняков – в основном однолетних трав. Вся совокупность растений в отдельном агробиоценозе составляет агрофитоценоз, а совокупность агрофитоценозов – агрорастительность той или иной территории и планеты в целом. Животный компонент агробиоценоза обеднен и представлен в основном насекомыми – вредителями, с которыми ведут борьбу. Основными отличиями агробиоценоза от естественных биоценозов являются:

- 1) неустойчивость, слабая экологическая пластичность;
- 2) отсутствие способности к самовосстановлению и саморегуляции;
- 3) высокий уровень продуктивности фитомассы с единицы площади;
- 4) стабильность агробиоценоза поддерживается посредством агротехнических мероприятий (внесением удобрений, севооборотом, орошением, обработкой земель, борьбой с сорняками и вредителями и др.);
- 5) существование агробиоценоза возможно только при непосредственном участии человека, то есть это не самодостаточная система;
- 6) основную роль играет искусственный отбор.

Важнейшими мероприятиями по поддержанию стабильности агробиоценоза являются агротехнические мероприятия – вся совокупность приемов возделывания культурных растений от подготовки семян и посева (или посадки) до сбора урожая и последующей обработки земли.

АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ (от лат. *adventus* – пришествие) – пришлые, ранее не встречавшиеся на данной территории виды (главным образом растения), занесенные человеком, ветром, водой и другими агентами. В ряде случаев могут достигать полной натурализации, то есть входить в состав природных сообществ.

АККУМУЛЯЦИЯ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ ОРГАНИЗМАМИ – накопление в живых организмах химических веществ, содержащихся в среде обитания.

Степень аккумуляции на более высоких уровнях цепей питания закономерно увеличивается.

АКТИНОМОРФНОСТЬ (от греч. *actinos* – луч + *morphe* – форма) – то же, что лучевая симметрия. Тип симметрии, при котором возможно выделить несколько взаимопересекающихся осей симметрии. Лучевая симметрия свойственна многим цветам, актиниям, морским звездам и лилиям, некоторым простейшим (лучевики) и т.д.

АЛЛОГЕНЕЗ (от греч. *alios* – другой + *genesis* – развитие) – путь эволюционного развития, связанный с появлением частных приспособительных признаков к определенным условиям среды обитания. Возникающие при этом адаптационные изменения (идиоадаптации, или алломорфозы) не изменяют общего уровня организации организмов. Так, возникновение цветка как органа размножения, является ароморфозом, а количество лепестков и их окраска – примеры идиоадаптации.

АЛЛОМОРФОЗ (от греч. *alios* – другой + *morphosis* – форма, вид) – то же, что и идиоадаптация. См. аллогенез.

АНЕМОФИЛИЯ (от греч. *anemos* – ветер + *philia* – любовь) – перекрестное опыление растений с помощью ветра. Анемофильные цветки обычно невзрачны, с более или менее редуцированными околоцветниками, без запаха, не имеют нектара, с развитыми (часто перистыми или разветвленными) рыльцами пестиков, крупными пыльниками на длинных тычиночных нитях и легкой сухой пылью. Анемофильные растения, как правило, произрастают на открытых пространствах (например, в степях, на лугах и т.д.), а если это лесные деревья, то в умеренной зоне их цветение происходит обычно ранней весной, когда еще не полностью распустились листья. Примеры анемофильных растений – буковые, ореховые, крапивные, злаковые, осоковые, рогозовые и т.д. По сравнению с зоофилией анемофилия возникла гораздо позже и является производным от нее способом опыления.

АНЕМОХОРИЯ (от греч. *anemos* – ветер + *cogeo* – передвигаюсь) – способ распространения семян, плодов и соплодий растений с помощью ветра. Обычно, плоды и семена анемохорных растений имеют специальные приспособления – развитые летучки, парашютики, крылышки и т.д. – самого различного происхождения (видоизмененные околоплодники, чашечки, плодоножки, выросты семенной кожуры и т.д.). Примерами являются плоды (семянки) одуванчиков и козлобородников с парашютиками, плоды вязов, ясеней, кленов, семена сосны и т.д.

АНТАГОНИЗМ (от греч. *antagonisma* – борьба) – взаимоотношения, характеризующиеся противоречиями, острой борьбой, в ряде случаев – истреблением или взаимным уничтожением.

АССОЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНАЯ (от лат. *associacio* – соединение) – наименьший ранг, принятый в классификации растительности. Аналогичен виду в систематике растений. Ассоциация – это группа фитоценозов, объединяемых на основе сходства флористического состава, экологических условий и физиономии растительности (последняя определяется сходством видового состава и доминирующих видов). Название ассоциациям даются на латинском языке по одному или двум доминирующим видам. При этом название рода

должно оканчиваться на – *etum*: *Juncetum gerardi* – ситниковые луга (доминирует ситник *Жерара* – *Juncus gerardi*). Несколько ассоциаций объединяются в формацию растительную.

АУТЭКОЛОГИЯ (от греч. *autos* – сам, самостоятельно) – раздел экологии, изучающий весь комплекс взаимоотношений отдельных особей между собой и с окружающей средой.

БАЗАЛЬНАЯ МЕМБРАНА – специализированная часть внеклеточного матрикса, располагающаяся между эпителием и подлежащей соединительной тканью. В ее состав входят коллагеновые волокна, придающие прочность. Помимо опорной функции базальная мембрана участвует в регуляции транспорта веществ (например, в почечных клубочках, располагаясь между эпителием капилляров и эпителиальными клетками) и играет важную роль в процессах роста, развития и дифференцировки клеток.

БАКТЕРИОФАГИ (фаги) (от *бактерии* + греч. *phagos* – пожиратель) – вирусы бактерий. Бактериофаги имеют типичное для вирусов строение. Поражая бактериальную клетку одни фаги вызывают ее гибель (литические фаги), другие лишь частично подавляют процессы ее жизнедеятельности (умеренные фаги). Существует огромное число бактериофагов, причем все они видоспецифичны. Умеренные фаги широко применяются в генной инженерии в качестве векторов, переносящих генетическую информацию между бактериями (трандукция). Литические фаги используются для борьбы с бактериальными заболеваниями.

БИОЛОГИЯ (от греч. *bios* – жизнь + *logos* – учение, знание, слово) – наука, занимающаяся изучением жизни во всех ее проявлениях, а также свойств живого вообще. Однако многообразие живой природы так велико, что правильнее говорить о биологии как о комплексе наук, значительно отличающихся одна от другой. При этом все они непосредственно связаны с изучением живого, поэтому и объединяются в единую систему биологических наук. В рамках этой системы группы дисциплин можно разделить по различным направлениям исследований, а именно по изучению:

- систематических групп;
- различных уровней организации живой материи;
- структуры, свойств и проявлений индивидуальной жизни;
- структуры, свойств и проявлений коллективной жизни и сообществ живых организмов;
- практического использования биологического знания;
- по методам исследований и связям с другими науками (по Реймерсу, 1988).

Биологией систематических групп занимаются: вирусология, микробиология, микология, ботаника, зоология, антропология. При этом каждая из этих дисциплин делится на ряд более узких направлений, в зависимости от объекта исследований. Например, зоология объединяет такие науки, как: протозоология – наука о простейших (одноклеточных) животных, малакология – наука о моллюсках, энтомология – наука о насекомых, териология – наука о млекопитающих и др. В ботанике выделяются: альгология – наука о водорослях, лишнеология – наука о лишайниках, бриология – наука о мхах и др. Кроме того, в зоологии и ботанике выделяются науки, изучающие отдельные стороны жизни

животных и растений – их строение (морфология, анатомия, гистология и др.), развитие (эмбриология, эволюция и филогения; и др.), жизнедеятельность (физиология и биохимия животных и растений), распространение (зоогеография и фитогеография) и т.д. Разные уровни организации живого изучают: *молекулярная биология, цитология, гистология* и т.д. По структуре, свойствам и проявлениям жизни отдельных организмов следует различать: анатомию, морфологию, физиологию, генетику. Отдельно можно выделить науки о развитии живой материи. Сюда обычно относят биологию индивидуального развития организмов, включающую эмбриологию (наука о предзародышевом развитии, оплодотворении, зародышевом и личиночном развитии организмов), а также теорию эволюции или эволюционное учение (комплекс знаний об историческом развитии живой природы). Изучением коллективной жизни и сообществ живых организмов занимаются: *этология, экология*. Как разделы экологии рассматривают *биоценологию, популяционную биологию* и др. *Биогеография* занимается изучением общих вопросов географического распространения живых организмов. Фактор времени при рассмотрении живого учитывают *палеонтология* – наука о развитии жизни в прошлые геологические времена и *неонтология* – наука о развитии жизни в настоящее время. По методам исследований обычно выделяют биохимию, изучающую входящие в состав организмов химические вещества, их структуру, распределение, превращения и функции; биофизику – науку о физических и физико-химических явлениях в живых организмах. Из биофизики в последнее время выделились как самостоятельные науки *биоакустика, биометеорология, биомеханика, биоэнергетика, радиобиология* и др. Планированием количественных биологических экспериментов и обработкой результатов методами математической статистики занимается *биометрия*, являющаяся также одним из важнейших разделов биологии. В зависимости от того, в какой именно области человеческой деятельности используются биологические знания, выделяют такие дисциплины, как *биотехнология* – совокупность промышленных методов, использующих живые организмы и отдельные их свойства для производства ценных для человека продуктов (аминокислот, белков, витаминов, ферментов, антибиотиков, гормонов и проч.); *агробиология* – комплекс знаний о возделывании сельскохозяйственных культур. В этой связи следует назвать также животноводство, ветеринарию, фитопатологию, медицинскую биологию, биологию охраны природы и др. Естественно, такая классификация биологических наук в значительной степени условна и не дает представления о всем многообразии биологических дисциплин. Биологические науки теснейшим образом связаны с физикой, химией, математикой, геологией, географией и принадлежат к единому комплексу естественных наук, то есть наук о природе. Все их объединяет не только предмет изучения – природа, но и методы, которыми пользуются исследователи для выяснения тех или иных закономерностей. Наиболее общим и важным для биологических исследований является исторический метод, позволяющий проанализировать весь ход развития и становления изучаемого объекта. Другим важным и очень распространенным методом в биологии является наблюдение. Каждый исследователь, и особенно если он натуралист, должен обладать известным трудолюбием в наблюдении и

сборе фактов. Но простое наблюдение без анализа не предоставляет нам нужного количества полезной информации. Метод эксперимента позволяет в контролируемых и управляемых условиях изучать явления природы и в этом смысле является очень удобным, а поэтому чрезвычайно распространенным. Исследование каких-либо явлений, процессов или систем объектов путем построения и изучения моделей их функционирования также широко используется в биологии. По существу, на идее моделирования базируется любой метод, однако неизбежным следствием при этом является упрощение рассматриваемого явления или объекта.

БИОГЕОЦЕНОЗ (определение автора термина В.Н. Сукачева) – эволюционно сложившаяся, относительно пространственно ограниченная, внутренне однородная природная система функционально взаимосвязанных живых организмов и окружающей их абиотической среды. Синоним, но не во всех случаях, термина «экосистема».

БИОМ (англ. *biom* от греч. *bios* – жизнь + *-omat, oma* – окончание, обозначающее совокупность) – тип наземных биоценозов, самый высокий уровень организации сообществ, определяемый зональным положением. Объединяет все классы биоценологических формаций, характерных для данной природной климатической зоны. По Ю. Одуму, различают 10 биомов: тундра, тайга, широколиственные листопадные леса умеренной зоны, степи умеренной зоны, тропические степи и саванны, жестколистные леса средиземноморского типа, пустыни, сезонные тропические леса, дождевые тропические леса, тропическое колючее редколесье. Характер биома всегда определяется характером растительного покрова (в наземных экосистемах).

БИОМАССА (от греч. *bios* – жизнь + лат. *niassa* – кусок) – совокупность тел живых существ, выраженная в единицах массы. Иными словами, это совокупная масса всех живых организмов, обитающих на определенной площади или в определенном объеме.

БИОСФЕРА (от греч. *bios* – жизнь + *sphera* – оболочка, шар) – активная оболочка Земли, экосистема высшего (планетарного) порядка, представляет собой часть пространства, состав, структуру, свойства, энергетика которой в той или иной степени определяется настоящей или прошлой деятельностью живых организмов. Это та совокупная часть оболочек Земли, которая не только заселена живыми существами, но также и активно ими преобразуется. Пространственно и функционально она теснейшим образом связана как с литосферой, так и с атмосферой и гидросферой. Биосфера занимает нижнюю часть атмосферы, верхние слои земной коры, поверхность суши и всю гидросферу. Общая толщина слоя биосферы составляет около 17 км. В глубь литосферы живые организмы проникают до 6,5-7,0 км; в гидросфере они заселяют всю ее толщу, то есть до дна Мирового океана (в некоторых местах проникают на глубину свыше 11 км). В атмосфере живые организмы встречаются в нижней ее части, называемой тропосферой. Более широкое распространение живых организмов ограничивает ряд сдерживающих (лимитирующих) факторов. Так, проникновению живых организмов в глубь литосферы препятствует высокая температура земных недр, а дальнейшему рас-

пространению в атмосфере, выше озонового экрана, – губительное для всего живого ультрафиолетовое излучение. Биосфера – это сплошная многокомпонентная система, состоящая из ряда отдельных структур. По В.И. Вернадскому, в состав вещества биосферы входят:

- *Живое вещество* – совокупность всех живых организмов, населяющих нашу планету. Это главнейший компонент биосферы. Общая масса всех живых организмов, обитающих на нашей планете, равна около $2,4-3,6 \times 10^{12}$ тонн, что составляет всего 0,01-0,02% от массы неживой материи. Важнейшим свойством живого вещества является способность к воспроизводству и распространению по планете. При чем все вещества и энергию, необходимые для обмена веществ, организмы получают из окружающего их мира. Деятельность живых организмов обуславливает осуществление круговорота веществ.

- *Косное вещество* – совокупность всех неживых тел, которые образуются в результате процессов, не связанных с деятельностью живых организмов (например, образование горных пород магматического происхождения, извержение вулканов и т.д.).

- *Биогенное вещество* – совокупность тел, образовавшихся в результате жизнедеятельности живых организмов (например, породы осадочного происхождения: известняки, ракушечник, мел и др., а также нефть, газ, каменный уголь, кислород атмосферы и др.).

- *Биокосное вещество* – особое природное тело – почва, представляющее собой результат совместной деятельности живых организмов, а также физико-химических и геологических процессов, протекающих в неживой природе.

- *Радиоактивное вещество*, рассеянные атомы и вещество космического происхождения.

Биосфера подразделяется на четыре крупные градации: моря, лиманы, пресные водоемы, суша. Элементарной единицей биосферы являются биогеоценозы. При изучении биосферы особое внимание уделяется следующим основным аспектам: энергетическому, биогеохимическому, информационному, пространственно временному. Термин биосфера был предложен впервые австрийским геологом и экологом Э. Зюссом в 1875 году, а учение о биосфере было создано В.И. Вернадским в 20-30-х годах прошлого столетия. В его основу было положено представление о планетарной биогеохимической функции живого вещества и о сложной организованности биосферы, которая является продуктом превращений материальных, энергетических и информационных потоков за время геологической истории планеты.

БИОТА (от греч. *bios* – жизнь) – совокупность видов растений, животных, микроорганизмов и грибов, встречающихся на определенной территории, при этом в отличие от биоценоза эти виды могут не иметь экологических связей.

БИОТЕХНОЛОГИЯ – отрасль промышленной деятельности, в которой некоторые организмы (в основном бактерии и грибы) используются для производства различных соединений. Таким образом в промышленных масштабах получают: белковые вещества (например, инсулин), гормоны различной природы, пенициллин, гормоны роста растений (гиббереллин), иммуностимуляторы (например, циклоспорин), вакцины и другие ценные биологически активные соединения. В биотехнологии активно используются

достижения генной инженерии, молекулярной биологии, биохимии, микробиологии и т.д.

БИОТИП – недолговечная группа особей, объединенная более тесным генетическим родством, т.е. группа особей, отличающаяся от других подобных групп хотя бы одной мутацией. Биотип является низшей внутривидовой единицей.

БИОТОП – часть (блок) экосистемы, представляющая среду обитания для организмов (биоценоза), может быть представлен абиотическими и биотическими факторами.

БИОЦЕНОЗ (от греч. *bios* – жизнь + *koinos* – общий, сообщество) – многокомпонентная система, объединяющая населяющие определенную территорию суши или объем водного пространства растения, животных, грибы, микроорганизмы и характеризующаяся сложившейся системой отношений между входящими в ее состав организмами. Растительный компонент биоценоза называется *фитоценозом*, животный – *зооценозом*, грибной – *мицоценозом*, а микробный – *микробоценозом*. Примерами являются биоценоз смешанного леса, луга, озера и т.д.

ВЕЩЕСТВО БИОГЕННОЕ – химические соединения, возникшие в результате жизнедеятельности организмов.

ВЕЩЕСТВО ЖИВОЕ – совокупность тел живых организмов (вне зависимости от систематической принадлежности), выраженная в единицах объема, массы или энергии. Общий вес живого вещества биосферы оценивается в 2,4-3,6 трлн. т (сухой вес).

ВЕЩЕСТВО КОСНОЕ – вещество, «образуемое процессами, в которых живое вещество не участвует» (В.И. Вернадский).

ВНЕКЛЕТОЧНЫЙ МАТРИКС – пространство между клетками, заполненное синтезированными в окружающих клетках макромолекулами, главным образом полисахаридами и фибриллярными белками. Коллаген, входящий в состав внеклеточного матрикса, позволяет ему выполнять опорную функцию и выступать в качестве механической защиты. Помимо этого, он, по всей видимости, играет важную роль в регуляции развития и функционирования клеток (см. базальная мембрана). Особенно развитым внеклеточным матриксом обладает соединительная ткань.

ГЕТЕРОТРОФЫ (от греч. *heteros* – другой + *trophe* – пища, питание) – организмы, нуждающиеся в готовых, синтезированных автотрофами органических соединениях и получающие их в качестве пищи. К гетеротрофам относят животных, грибы, слизевиков, а также хемоорганогетеротрофных бактерий. Основным источником энергии для этой группы организмов является энергия, выделяющаяся при расщеплении химических связей органических веществ. Таким образом, гетеротрофы всецело зависят от автотрофов.

ГЕТЕРОХРОМАТИН – конденсированная форма хроматина при рассматривании в световом микроскопе выглядит в виде глыбок, расположенных по периферии ядра (см. также хроматин и эухроматин). Гетерохроматин содержит транскрипционно неактивную ДНК.

ГИСТОЛОГИЯ (от греч. *histos* – ткань + *logos* – знание, слово, наука) – наука о строении, развитии и функционировании тканей и органов. В отличие от

анатомии гистология изучает микроскопическое строение организма. Гистология зародилась задолго до изобретения микроскопа. Первые описания тканей встречаются в работах Аристотеля (IV век до н.э.), Галена, Авиценны, Везалия. Р. Гук в 1665 г. ввел понятие клетки и наблюдал в микроскоп клеточное строение некоторых тканей. Гистологические исследования проводили М. Мальпиги, А. Левенгук, Сваммердам, Грю и др. Новый этап развития науки связан с именами К.Ф. Вольфа, К.М. Бэра – основоположников эмбриологии. С усовершенствованием микроскопа (на рубеже XVIII-XIX веков) началось бурное развитие описательной гистологии. А.М. Шумлянский в 1782 г. изучает строение почки и нефрона, спустя 60 лет Боумен повторяет эти исследования. Л. Пуркинье и Броун открыли ядро в животных и растительных клетках. В середине XIX в. Келликер, Лейдинг и др. создали основы современного учения о тканях. Р. Вирхов положил начало развитию клеточной и тканевой патологии. Открытия в цитологии и создание клеточной теории стимулировали развитие гистологии. Большое влияние на развитие науки оказали труды И.И. Мечникова и Л. Пастера, сформулировавших основные представления об иммунной системе. Рамон-и-Кахаль описал строение нервной системы и создал нейронную теорию. В XIX-XX веках продолжалось совершенствование методологии, что привело к формированию гистологии в ее нынешнем виде. Современная гистология тесно связана с цитологией, эмбриологией, медициной и другими науками. Гистология разрабатывает такие вопросы, как закономерности развития и дифференцировки клеток и тканей, адаптации на клеточном и тканевом уровнях, проблемы регенерации тканей и органов и др. Достижения патологической гистологии широко используются в медицине, позволяя понять механизм развития болезней и предложить способы их лечения.

ГЛИКОГЕН – полисахарид, представляет собой длинный, сильноветвленный полимер, состоящий из остатков молекул глюкозы. В организме животных выполняет функцию основного запасного вещества, за что получил название «животный крахмал». Откладывается главным образом в клетках печени.

ГЛИКОЛИЗ (от греч. *glycys* – сладкий и *lysis* – распад) – иначе путь Эмбдена – Мейергофа – начальная стадия клеточного (тканевого) дыхания, в ходе которой молекулы глюкозы расщепляются до молекул пировиноградной кислоты (ПВК). Процесс протекает в цитоплазме клеток. Гликолиз состоит из 11 последовательных реакций и осуществляется 10 ферментами. Одна молекула глюкозы, расщепляясь, дает две молекулы ПВК, при этом затрачивается 2 и образуется 4 молекулы АТФ, а также восстанавливается 2 молекулы НАД. Суммарное уравнение реакции можно представить в виде:



(где P_i – неорганический фосфат). В отличие от всех остальных стадий клеточного дыхания гликолиз не требует присутствия кислорода. Образовавшиеся молекулы пировиноградной кислоты в зависимости от наличия в окружающей среде кислорода могут использоваться как в процессах получения энергии (окисляясь, например, до молочной кислоты), так и в процессах аэробного дыхания (расщепляясь до углекислого газа и воды).

ГОМЕОСТАЗ (ИС) – совокупность механизмов, направленных на устранение или максимальное ограничение действия факторов, нарушающих внутреннее динамическое равновесие системы. Применим к различным системам – от космических до организма и атома.

«ДЫРА» ОЗОНОВАЯ – значительное пространство в озоновом слое с заметно пониженным (до 50%) содержанием озона. Наиболее значительна над Антарктикой.

ЗАГРЯЗНЕНИЕ – привнесение в среду не характерных для нее химических, физических или биологических агентов или превышение естественного уровня свойственных для среды агентов.

ЗАГРЯЗНЕНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ – нежелательное комплексное воздействие на окружающую среду, сопровождающееся нарушением стабильности экосистем, биосферных круговоротов веществ, изменением климата, и т.д. Загрязнение окружающей среды может быть обусловлено привнесением или образованием новых не характерных химических веществ, увеличением численности живых организмов (в результате их чрезмерного размножения), изменением уровня тех или иных физических факторов (радиоактивного, светового, теплового излучений и т.д.). Источники загрязнения могут быть естественными и искусственными. Естественные источники бывают земного происхождения (извержения вулканов, пыльные бури) и неземного (космическое излучение, космическая пыль, астероиды). Искусственные источники подразделяются на хозяйственные (промышленные, транспортные и сельскохозяйственные), военные и бытовые. Загрязнения могут различаться по видам, например:

- химическое (органические и неорганические загрязнители);
- физическое (потоки энергии различного вида, излучения, инфра- и ультразвуковые колебания);
- биологическое (чрезмерное размножение и распространение патогенных организмов, вспышки численности вредителей и новых вселенных человеком видов, не имеющих на новых территориях естественных врагов);
- комплексное (объединяет свойства загрязнений различных типов).

Загрязнители в зависимости от их природы могут различными путями проникать и распространяться в экосистемах. Миграция загрязнителей осуществляется 4 путями: атмосферным, гидросферным, биологическим (циркулирование загрязняющих веществ по цепям питания) и антропогенным (внесение человеком твердых и жидких промышленных отходов, ядохимикатов, удобрений и т.д.). Любое загрязнение сопровождается изменением физических, химических и биологических характеристик воздуха, воды и почвы, что может оказать (в настоящее время или в будущем) неблагоприятное влияние на жизнь человека, растений и животных, на производственные процессы, условия жизни и культурное состояние общества. С экономической стороны загрязнение имеет цену, которая складывается из 3 компонентов:

- 1) цена здоровья людей и расходы на здравоохранение;
- 2) потеря ресурсов, что связано с их выработкой, количеством неиспользованных материалов;
- 3) стоимость ликвидации загрязнения и контроля за состоянием

окружающей среды.

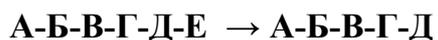
Оценка ущерба от загрязнения атмосферы (как фактора ухудшения здоровья людей) в промышленно развитых странах составляет около 5% ВВП (валового национального продукта), что соответствует нескольким десяткам миллионов долларов США. При современных тенденциях ухудшения состояния окружающей среды установлено, что на природоохранные мероприятия необходимо выделять не менее 2% ВВП, что дает возможность замедлить темпы ухудшения состояния среды; 6% ВВП позволяют полностью остановить процессы деградации, а 8-10% ВВП обеспечивают восстановление ранее нарушенных природных систем.

ЗАКАЗНИК – территория или акватория, на которой запрещены некоторые формы хозяйственной деятельности человека с целью обеспечения охраны отдельных видов живых организмов, биоценозов, ландшафтов и т.д. Различают фаунистические, флористические, геологические и другие формы организации заказников. В зависимости от поставленных целей заказники создаются для восстановления или увеличения численности промысловых животных (охотничьи заказники), для обеспечения гнездования и линьки птиц, охраны особо ценных лесных массивов, участков ландшафта и др.

ЗАПОВЕДНИК – особо охраняемая территория, полностью изъята на вечные времена из хозяйственного использования человеком в целях сохранения естественных природных комплексов, редких видов животных и растений, а также ограниченного проведения научных наблюдений. Охота, рыбная ловля, сбор лекарственных растений, вырубка леса и т.д. на территории заповедников категорически запрещены. Запрещено также посещение заповедников, прохождение по их территории без специальных разрешений, разведение огня. За нарушение заповедного охранного режима в нашей стране предусмотрены административная и уголовная ответственность. Особой формой заповедников являются биосферные заповедники – уникальные участки девственной природы, никогда ранее не вовлекавшиеся в систему хозяйственной деятельности человека.

ЗАПОВЕДНИК БИОСФЕРНЫЙ – заповедник, выделяемый в соответствии с международной программой, в пределах которого производится постоянное слежение (мониторинг) за природными экосистемами и изменением их под влиянием антропогенных факторов.

ИНВЕРСИЯ (от лат. *inversio* – перестановка) см. хромосомные мутации.
ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ – тип мутаций, при которых происходят структурные изменения хромосом. Не следует путать эти мутации с кроссинговером, при котором гомологичные хромосомы обмениваются участками. К хромосомным мутациям относят делеции, дупликации, инверсии, транслокации, транспозиции. Делеция – это утрата хромосомой некоторого участка, который затем обычно уничтожается:



В гомозиготном состоянии делеции обычно летальны, поскольку утрачивается довольно большой объем генетической информации. Дупликация – удвоение участка хромосомы:

инстинкты).

ИНСУЛИН – гормон, выделяемый β -клетками островков Лангерганса поджелудочной железы. В противоположность глюкагону снижает уровень глюкозы в крови благодаря следующим моментам: усилению ее внутриклеточного обмена; увеличению проницаемости для глюкозы мембран клеток жировой ткани, миокарда и скелетных мышц; стимуляции образования гликогена из глюкозы в печени; снижению синтеза глюкозы из аминокислот. Недостаток инсулина в организме приводит к сахарному диабету.

КЛОНИРОВАНИЕ (от греч. *klon* – отпрыск) – искусственный способ размножения, не встречающийся в естественных условиях. Он получил распространение только в последние 20-30 лет и все чаще используется в хозяйственных целях. Существует ряд специальных методик, позволяющих клонировать (создавать клоны) некоторые растения и животных. В особых искусственных условиях, применяя специальные питательные среды и используя определенные гормоны и другие биологически активные вещества, удается культивировать кусочки тканей (порой, даже высокоспециализированных) или отдельные клетки и получать из них целые, нормально развитые организмы. При этом, внося в определенных количествах и в определенной последовательности те или иные вещества, а также помещая культуру клеток в различные условия, человек может регулировать процессы индивидуального развития организмов (например, клеточное деление, процессы дифференциации тканей, органогенез и др.), что имеет большое теоретическое и практическое значение. Особенно широко эксперименты по клонированию проводятся на растениях, что связано с их высокой способностью к регенерации. Использование метода клонирования позволяет получать различные гибридные формы. Так, с помощью ферментов или ультразвука удаляют клеточные стенки растительных клеток, после чего полученные «голые» протопласты могут сливаться. В результате возникают гибридные клетки (например, томатно-картофельный или табачно-петуниевый гибриды). После этого клеточные стенки восстанавливаются, образуется каллус, а затем и целое гибридное растение. В случае животных используется такой метод: ядро яйцеклетки удаляется или разрушается, а на его место помещается ядро какой-либо соматической клетки (например, клетки эпителия). В дальнейшем из такой яйцеклетки может быть получен организм, идентичный по признакам животному – донору ядра. Таким способом можно получать и гибридные формы. Разработка методик клонирования входит в задачи особой отрасли биологии – биотехнологии.

КЛУБЕНЬКИ – расширенные участки на корнях некоторых растений, возникают в результате деятельности симбиотических азотфиксирующих бактерий (например, *Rhizobium*). Клубеньки представляют собой опухолеподобное разрастание тканей корня и состоят из увеличенных клеток, содержащих бактерии. Образуются на корнях большинства бобовых (люцерна, горох, клевер, чина, люпин и т.д.), ольхи, ивы и многих других растений.

КОЛЮЧКА – видоизмененный побег, имеющий заостренную игловидную форму. Колючки возникают в пазухах листьев. Их основные функции – защита растения от поедания животными и уменьшение поверхности побега в жарких сухих местообитаниях (признак ксерофитизации). Колючки

встречаются, например, у боярышника.

КОНСУМЕНТ (ОН ЖЕ ГЕТЕРОТРОФ) – организм, питающийся органическим веществом (эта категория включает все организмы, кроме растений, которые относятся к продуцентам, они же автотрофы).

КСЕНОБИОТИК – любое чуждое для организмов или их сообществ вещество.

КУСТАРНИК – жизненная форма многолетних растений с одревесневающими побегами и корнями и несколькими стволами, которые сменяют друг друга в течение жизни. У кустарников обычно нет одного главного ствола и они имеют по сравнению с деревьями гораздо меньшие размеры, а также меньшую продолжительность жизни. Жизненная форма кустарников в процессе эволюции произошла от деревьев и особенно распространена среди покрытосеменных. Для кустарников характерны следующие особенности:

- 1) наличие нескольких стволов, которые связаны единой подземной системой побегов и корней;
- 2) недолговечность отдельных стволов (до 5 лет) и их смена;
- 3) особый способ ветвления – кущение;
- 4) легкое возобновление при повреждениях (основная функция подземной части побегов – возобновление);
- 5) наличие камбия и феллогена.

Первоначально кустарники появились в лесной зоне, а также на границе леса и открытых пространств. В настоящее время встречаются как во влажных лесах (например, муссонные дальневосточные леса), так и в сухих местообитаниях (африканский буш, средиземноморский маквис). Как и у деревьев, выделяют три группы кустарников:

- 1) кронеобразующие – отдельные стволы формируют крону, образованную ветвями (например, терновник, крыжовник, калина);
- 2) суккулентные (различные кактусы и молочаи);
- 3) розеточные – стволы оканчиваются розеткой листьев (например, некоторые пальмы).

ЛИГНИН – полисахарид, которым пропитаны клеточные стенки клеток древесины, склеренхимы, колленхимы и других растительных тканей. Лигнин придает клеткам жесткость, прочность на разрыв, упругость.

ЛИЗОСОМЫ (от греч. *lysis* – разложение + *soma* – тело) – клеточные органоиды, представляющие собой мембранные пузырьки, содержащие литические ферменты (гидролазы) – протеазы, липазы, фосфотазы. Лизосомы могут переваривать как поступившие в клетку путем эндоцитоза продукты, так и отдельные составные части клетки (а иногда ее целиком – см. автолиз). Отшнуровавшиеся от аппарата Гольджи, куда поступают ферменты, синтезированные в эндоплазматическом ретикулуме лизосомы называются первичными. Сливаясь с пузырьками эндоцитоза или мембранами, окружающими «ненужную» структуру, они образуют вторичные лизосомы, в которых происходит процесс переваривания и лизис содержащихся продуктов.

ЛИСТОПАД – явление сбрасывания листьев растением с наступлением периода покоя. Листопад носит сезонный характер в жизни растения. В

зависимости от времени года и причин, вызвавших листопад, различают летнезеленые (листопад начинается осенью, зимой листья полностью сбрасываются, а с наступлением весны распускаются молодые листочки) и зимнезеленые (листопад начинается в начале лета, а осенью и зимой листья распускаются вновь) растения. К первой группе принадлежат большинство деревьев и кустарников умеренной зоны, например, тополя, клены, дубы, буки, лиственницы. Основная причина листопада у этих растений – низкие температуры зимой и наличие устойчивого снегового покрова. Ко второй группе принадлежат обитатели тропической зоны с выраженным летним сухим периодом и зимним периодом дождей, например, некоторые виды фикусов, акаций, баобабов. У этих растений листопад вызван недостаточным количеством воды, высокими температурами и повышенной сухостью воздуха. К началу периода листопада в листьях многих растений скапливаются различные шлаки, соли, токсичные и неусвояемые вещества. Таким образом, осуществляется освобождение организма от вредных веществ, так как растения лишены специализированных органов выделения.

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ (или трубочки) – органы выделения ряда членистоногих (паукообразные, насекомые), представляют собой трубочки, одним концом открывающиеся в пищеварительный тракт, а другим, слепо заканчивающимся, расположенные в теле животного. Продукты обмена из гемолимфы, омывающей мальпигиевы сосуды, попадают в их просвет и благодаря сокращению мышечных волокон, входящих в состав их стенок, выделяются в кишечник и выводятся из организма. Мальпигиевы сосуды открываются в пищеварительную трубку на границе средней и задней кишки.

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СОЮЗ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ И ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ (МСОП) – международная организация, созданная в 1948 г. по инициативе ЮНЕСКО, основными задачами которой являются: проведение научных исследований в области охраны природы и пропагандирование среди широких слоев населения необходимости охраны живой природы и рационального использования природных ресурсов. Организацией МСОП создана международная «Красная книга», куда внесены редкие и исчезающие виды мировой фауны и флоры.

МЕЖКЛЕТОЧНОЕ ВЕЩЕСТВО – см. внеклеточный матрикс.

МИКОРИЗА (от греч. *mykes* – гриб + *rhiza* – корень) – особый тип симбиотических отношений между грибом и корнями растений. Гифы гриба внедряются в ткани корня, не вызывая при этом патологических изменений. Различают:

- 1) эктомикоризу – гифы проникают и разрастаются по межклетникам;
- 2) эндомикоризу – гифы проникают внутрь клеток.

Основная функция гриба заключается в разрушении органических остатков, их минерализации и снабжении растения необходимыми минеральными веществами и водой. Функция растения – обеспечение гриба продуктами ассимиляции: сахарами, аминокислотами, факторами роста и т.д. Микориза – специфический тип отношений, каждое растение имеет свой гриб микоризообразователь. Особенно широко микориза распространена в тропических лесах с очень бедными в отношении питательных веществ почвами

(красноземами). Практически все отечественные растения также образуют микоризу с грибами. Это относится в равной мере как к древесным лесным видам (например, дуб, бук, осина, береза, ель, пихта, рододендрон, каштан), так и к степным и луговым травам (например, ковыль, овсяница, осоки, луговые орхидеи). Среди грибов важными микоризообразователями являются: белый гриб, подберезовик, подосиновик, мухоморы, бледная поганка, грузди, сыроежки, лисички и мн. др.

МИКРОЭЛЕМЕНТЫ – химические элементы, содержание которых в живых организмах составляет менее 0,01%. К ним относятся Mn, Co, Ni, Ag, Cd, F, Mo, Zn, Cu, I и др.

МНОГОДОМНЫЕ РАСТЕНИЯ – растения, у которых образуются три типа цветков – мужские (тычиночные), женские (пестичные) и обоеполые (несут тычинки и пестики), при этом возникают различные их комбинации на разных особях. Например, встречаются как чисто мужские или чисто женские особи, так и комбинированные – несущие женские и обоеполые, мужские и обоеполые, женские и мужские, женские, мужские и обоеполые цветки. Примеры многодомных растений – некоторые зонтичные, губоцветные, тутовые (тропические) и др.

МОНИТОРИНГ – слежение за какими-либо объектами, явлениями, средами жизни или биосферой в целом.

НИША ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ – место вида в природе, включающее не только его положение в пространстве, но и весь жизненный статус (вид ниши и способ питания, отношение к факторам среды, места размножения и укрытий и т.п.); чем большим сходством характеризуются экологические ниши организмов (видов), тем острее между ними конкурентные отношения.

НООСФЕРА – «мыслящая оболочка» (В.И. Вернадский), сфера разума – естественная стадия развития биосферы, когда разумная деятельность человека становится важным фактором биосферных процессов.

ОЗОНОВЫЙ ЭКРАН – слой атмосферы в пределах стратосферы, лежащий на высотах 20-45 км (у полюсов ниже) и отличающийся повышенной концентрацией озона (примерно в 10 раз выше, чем у поверхности Земли), поглощающий губительные для организмов ультрафиолетовые лучи (см. «Дыра» озоновая).

ПАРЕНХИМА (от греч. *parenchyma* + налитое рядом) – основная ткань растений, представленная относительно мало дифференцированными клетками, которые составляют основную часть тела растения. В зависимости от выполняемой функции различают разные виды паренхимы:

- хлоренхима осуществляет фотосинтез. Ее клетки содержат много хлоропластов.
- запасающая паренхима служит для накопления продуктов метаболизма.
- аэренхима, встречающаяся у некоторых видов болотных растений, имеет значительно развитые межклетники, в которых содержатся запасы воздуха, необходимые для обеспечения растения кислородом.

Кроме того, клетки паренхимы играют важную роль в транспорте веществ по растению, а у трав выполняют функцию опоры. Термин «паренхима» используется и применительно к тканям животных. В этом случае он обозначает

ткань, заполняющую пространство между органами у некоторых животных (например, плоских червей). Она образуется из мезенхимы и является филогенетическим предшественником настоящей ткани у высших животных. Иногда словом «паренхима» обозначают основную ткань того или иного органа животного (паренхима печени, селезенки).

ПАРК НАЦИОНАЛЬНЫЙ – территория, включающая особо охраняемые природные ландшафты с целью их сохранения, а также для экологического образования и воспитания. Обычно включает зоны заповедную, рекреационную и хозяйственную.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ (греч. *parthenos* – девственница + *genesis* – развитие) – нерегулярный тип полового размножения, при котором развитие зародыша происходит из неоплодотворенной яйцеклетки. Это явление характерно для многих общественных насекомых (муравьи, пчелы, термиты), а также для коловодников, дафний и даже некоторых рептилий.

ПАРТЕНОКАРПИЯ (от греч. *parthenos* – девственница + *karpos* – плод) – образование плодов растений без оплодотворения. Такие плоды обычно лишены семян. Например, бессемянные сорта винограда, цитрусовых, хурмы, банана и др.

ПЕКТИНЫ (от греч. *pektos* – свернувшийся, замерзший) – разветвленные полисахариды, мономерами которых являются остатки галактозы и галактуроновой кислоты. Присутствуют у многих растений. Соединяют клеточные стенки соседних клеток, образуя срединную пластинку. Кроме того, входят в состав самой клеточной стенки.

ПЕСТИЦИД – химическое соединение, используемое для борьбы с нежелательными для человека организмами с целью защиты естественных экосистем, посевов, изделий и т.п.

ПЛАЗМОДЕСМЫ (от греч. *plasma* – оформленное + *desmos* – связь) – тип межклеточных контактов, встречающихся в растительных клетках – тонкие тяжи цитоплазмы, тянущиеся через поры в клеточных стенках от одной клетки к другой. Плазмодесмы объединяют клетки растительных тканей, образуя симпласты. Играют важную роль в транспорте веществ между клетками, а также в передаче различных сигналов.

ПОПУЛЯЦИЯ – часть особей одного вида, населяющих пространство в течение длительного времени, отделенная от других аналогичных частей определенной степенью изоляции. Внутри популяций скрещивания более часты, чем между особями смежных популяций вида. Особи разных популяций, как правило, имеют различия по внешнему виду, поведению и другим признакам.

ПРОДУКТИВНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКАЯ – органическое вещество, образующееся в экосистеме или ее частях на единице площади (объема) за единицу времени. Различают продуктивность первичную (растений) и вторичную (животных).

ПЫЛЬЦЕВАЯ ТРУБКА – мужской гаметофит у семенных растений. Образуется при прорастании пыльцевого зерна и представлена клеткой трубки. По пыльцевой трубке осуществляется передвижение спермиев через ткань столбика в завязь к семязачаткам. Пыльцевая трубка проникает через микропиле

и внедряется в одну из клеток зародышевого мешка (синергиду), из которой спермии перемещаются к яйцеклетке и центральной клетке (у покрытосеменных), таким образом, осуществляется оплодотворение.

ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО – микроспора, внутри которой образуется крайне редуцированный мужской гаметофит (у покрытосеменных – двухклеточный). Пыльцевое зерно покрыто пыльцевой оболочкой, состоящей из очень прочного вещества – спорополленина. В пыльцевой оболочке имеется участок с более тонким слоем последнего – апертура, через который происходит прорастание пыльцевой трубки. Поверхность пыльцевого зерна может иметь различный рельеф, или так называемую скульптуру (шиповатые, гладкие пыльцевые зерна), а у насекомоопыляемых растений может быть покрыта клейким веществом. Иногда пыльцевые зерна слипаются друг с другом и образуют так называемый поллиний (у орхидей). Пыльцевое зерно специфически (иммунологически) взаимодействует с рыльцевой тканью (пелликулой) по принципу антиген – антитело. Пыльцевые зерна образуются в гнездах пыльников у покрытосеменных.

РЕДУЦЕНТЫ – организмы, главным образом бактерии и грибы, превращающие в результате жизнедеятельности органические остатки в неорганические вещества и, таким образом, замыкающие кругооборот в экосистемах.

САМООПЫЛЕНИЕ – см. автогамия. **АВТОГАМИЯ** (от греч. *autos* – сам + *gamos* – брак) – 1) Самооплодотворение у низших одноклеточных организмов. Автогамия осуществляется при слиянии двух гаплоидных ядер с образованием одного диплоидного в одной клетке. Автогамия наблюдается, например, у многих простейших, одноклеточных водорослей, некоторых грибов. 2) Самоопыление у цветковых растений – процесс переноса пыльцы в пределах одного и того же цветка или особи. Если самоопыление осуществляется в закрытом бутоне, то этот процесс называется клейстогамией (например, многие бальзамины, фиалки), а если между различными цветками одной и той же особи, то – гейтоногамией (например, у представителей семейства вересковых). Автогамия особенно характерна для растений, произрастающих в экстремальных местообитаниях, когда перекрестное опыление по тем или иным причинам невозможно (из-за отсутствия агентов опыления или других особей того же вида и т.д.), например, в тундрах, на альпийских лугах, океанических островах. Некоторые виды являются облигатными автогамами (например, некоторые фиалки).

СУКЦЕССИЯ (от лат. *successio* – преемственность) – последовательная смена биогеоценозов (экосистем), постепенный, необратимый (или циклический) процесс, приводящий к изменению флористического и фаунистического состава, а также самой структуры сообщества. Причины изменения характера и структуры биогеоценоза могут быть как внешними (например, изменение климата), в этом случае имеют место аллогенные сукцессии, так и внутренними (например, при изменении плотности популяции), в этом случае сукцессии называются автогенными. Если сукцессия происходит естественным образом и причины, ее вызвавшие, не связаны с тем или иным видом деятельности человека, то она называется природной сукцессией. Если же

изменения в биогеоценозе обусловлены деятельностью человека, то в этом случае говорят об антропогенной сукцессии. Сукцессионные изменения происходят обычно до тех пор, пока не сформируется стабильная экосистема, производящая максимальную биомассу на единицу энергетического потока. Такое самовозобновляющееся, устойчивое и находящееся в равновесии со средой сообщество называется климаксным. В случае циклических (вековых) сукцессии после установления некоторого устойчивого состояния происходит возврат к исходному состоянию сообщества, и все повторяется заново. Продолжительность таких циклов может составлять от нескольких десятков до нескольких сотен лет (отсюда и название – вековые). Примером сукцессии может служить процесс изменения характера и структуры биогеоценоза при опустынивании степей, саванн, а также процесс зарастания озера и образования болота, а затем и леса на его месте.

ТРАНСПИРАЦИОННЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ – количество воды, которое испаряется растением при накоплении им 1 г сухого вещества. Коэффициент транспирации колеблется в широких пределах, в зависимости от условий среды (температуры, влажности воздуха и почвы и др.).

ТРАНСПИРАЦИЯ (от франц. *transpirer* – потеть) – явление испарения воды через устьица или с поверхности тела растения. Чем выше влажность воздуха, тем с меньшей интенсивностью осуществляется транспирация и наоборот. Значение транспирации состоит в обеспечении охлаждения поверхности тела растения в условиях высоких температур при перегреве (отсутствие специализированных терморегуляторных механизмов у растений делает транспирацию основным механизмом теплообмена), тока воды, минеральных веществ и частично растворимых органических веществ, синтезированных в растении (механизм поступления в клетку минеральных веществ и воды различен). Благодаря транспирации осуществляется непрерывный ток воды и растворенных в ней минеральных веществ от корней через стебель к листьям и апексам (так называемый «верхний концевой двигатель», в противоположность корневому давлению – «нижнему концевому двигателю»). Основным органом транспирации является лист. Интенсивность транспирации зависит от насыщенности атмосферы парами воды, температуры, освещенности, влажности почвы, скорости ветра, соотношения площади корней и побегов и т.д.

УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОСИСТЕМЫ – способность оставаться относительно неизменной в течение определенного периода времени вопреки внешним воздействиям.

ФЕНОТИП (от греч. *phaino* – являю, обнаруживаю + тип) – совокупность всех проявлений свойств и признаков организма, сложившихся в процессе онтогенеза под влиянием генотипа и воздействием факторов окружающей среды. Иногда говорят, что фенотип представляет собой совокупность фенов. Понятие «фенотип» было введено датским ученым В. Йогансенем в 1909 году.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНАЯ РАДИАЦИЯ (ФАР) – поглощаемое и используемое в процессе фотосинтеза излучение, соответствует видимой части спектра. Физиологически активная радиация занимает диапазон с длиной волны от 0,38 до 0,71 мкм. Однако особенно важны оранжево-красные (длина волны

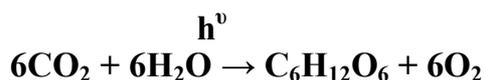
0,65-0,68 мкм) и сине-фиолетовые лучи (длина волны 0,40-0,50 мкм).

ФИТОЦЕНОЗ – сообщество взаимосвязанных растительных организмов (растительное сообщество); неотделим от экосистемы (биогеоценоза).

ФОТОАССИМИЛЯЦИЯ – светозависимый процесс включения атомов углерода углекислого газа в состав органических молекул. Происходит в процессе фотосинтеза.

ФОТОПЕРИОДИЗМ – зависимость физиологических процессов развития растений (цветение, плодоношение, рост) от соотношения продолжительности дня и ночи в течение суток. Фотопериодизм – приспособительная реакция растений, позволяющая им переходить в генеративное состояние только в наиболее благоприятное для этого время года. По отношению к фотопериодизму различают растения длинного и короткого дня. Длиннодневные растения зацветают при длине дня, большей некоторой критической величины (овес, клевер, пшеница, лен, свекла) – это обитатели умеренных и холодных широт; короткодневные растения зацветают при длине дня, меньшей некоторой критической величины (кукуруза, подсолнечник, рис, сахарный тростник, табак) – это обитатели теплых стран. Основным рецепторным органом растений является лист, в котором под действием света образуются гормоны, стимулирующие или тормозящие процессы цветения и плодоношения.

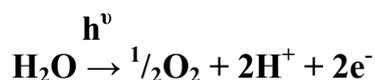
ФОТОСИНТЕЗ – процесс преобразования энергии солнечного света в энергию химических связей АТФ и последующий синтез молекул глюкозы из углекислого газа и воды. Суммарное уравнение фотосинтеза можно записать в виде:



В фотосинтезе выделяют три этапа: 1) фотофизический, 2) фотохимический, 3) ферментативный.

- Фотофизический этап заключается в поглощении квантов света молекулами пигментов, которые при этом переходят в возбужденное состояние. Главным пигментом растений является хлорофилл а. Именно на него передают свою энергию возбуждения все остальные пигменты.

- На фотохимическом этапе происходит центральное событие фотосинтеза – электромагнитная энергия преобразуется в энергию химических связей АТФ. Возбужденные молекулы хлорофилла отдают электроны, которые поступают в электрон-транспортную цепь хлоропластов (ЭТЦ). На этом же этапе происходит фотолиз воды – расщепление воды под действием света:



При этом ионы водорода поступают в ЭТЦ, электроны возвращаются молекулам хлорофилла, а атомы кислорода объединяются в молекулу O_2 и в качестве побочного продукта удаляются в атмосферу. H^+ и e^- , проходя по ЭТЦ, участвуют в синтезе АТФ, а затем передаются на НАДФ.

- На ферментативном этапе накопленные на предыдущих стадиях АТФ и

НАДФ-Н используются для восстановления углерода углекислого газа и синтеза из него глюкозы (фотоассимиляция):



Известны несколько путей синтеза глюкозы из CO_2 – цикл Кальвина, цикл Хэтча-Слэка (C_4 -путь), САМ-метаболизм (существует у растений семейства толстянковых). Наиболее распространен цикл Кальвина. Часто процесс фотосинтеза разделяют на световую и темновую стадии. К темновой относят процесс восстановления CO_2 и образования глюкозы, а к световой – все остальные, хотя наличие квантов света является необходимым лишь для фотофизического этапа и фотолиза воды. Около половины образующихся при фотосинтезе АТФ используется для ассимиляции углекислого газа и синтеза глюкозы.

ХРОМАТИН (от греч. *chroma* – цвет, краска) определенным образом организованное вещество хромосом, в состав которого входят главным образом молекулы ДНК, связанные с белками. Хроматин хорошо окрашивается красителями, применяемыми в гистологической практике, в связи с чем и получил свое название. Сам термин был выведен в 1880 году немецким ученым-гистологом В. Флемингом. Различная степень спирализации (конденсации) хроматина обусловлена различной генетической активностью расположенных в нем участков ДНК. Во время клеточного деления хроматин благодаря более интенсивной конденсации выявляется лучше. Различают эухроматин и гетерохроматин.

ХРОМОПЛАСТЫ (от греч. *chroma* – цвет + *plastos* – вылепленный) – пластиды, содержащие пигменты каротиноиды, которые придают им красную, желтую и оранжевую окраску. Могут развиваться из хлоропластов, последние при этом теряют хлорофилл и внутренние мембранные структуры и накапливают каротиноиды. Именно этим обуславливается желто-оранжевая окраска листьев осенью. В цветках яркая окраска хромoplastов может служить для привлечения насекомых.

ХРОМОСОМА (от греч. *chroma* – цвет, краска + *soma* – тело) – комплекс одной молекулы ДНК с белками. В интерфазе гены, входящие в состав хромосомы, находятся в «рабочем» состоянии – экспрессируются. Поэтому на этой стадии клеточного цикла хромосомы видны в микроскоп в виде расплывчатых пятен. В конце интерфазы каждая молекула ДНК реплицируется, но дочерние ДНК не расходятся, а остаются соединенными в районе центромеры. В дальнейшем, спирализуясь, такие пары хромосом становятся четко видны в метафазе деления. По историческим причинам возникла некоторая путаница с определением понятия «хромосома». Часто хромосомой называют структуру, наблюдаемую в метафазе. Такая метафазная хромосома, по сути, состоит из двух хромосом. Каждая же составная метафазной хромосомы носит название хроматида. В клетке различают аутосомы и гетеросомы (половые хромосомы), а также гомологичные и негомологичные хромосомы.

ЦВЕТЕНИЕ ВОДЫ – массовое развитие мелких водорослей

(фитопланктона), вызывающее изменение окраски воды. Причиной цветения является поступление в водоемы минеральных и органических веществ (см. эвтрофикация).

ЦЕПЬ ПИТАНИЯ (цепь трофическая) – ряд видов или групп организмов в экосистеме, каждое предыдущее звено, в котором служит пищей для следующего. Цепь питания состоит из нескольких (от 2-х до 5-6-ти) пищевых (трофических) уровней, под которыми понимают группы организмов со сходным типом питания (растения, травоядные животные, хищники, мертвоеды).

ЦИКЛ КАЛЬВИНА (восстановительный пентозфосфатный цикл) – основной путь синтеза глюкозы из CO_2 воздуха. Является заключительным этапом фотосинтеза. Цикл Кальвина состоит из 12 реакций, объединенных в 3 стадии:

- 1) карбоксилирование (присоединение CO_2 к первичному акцептору);
- 2) восстановление образовавшегося соединения;
- 3) регенерация акцептора (и замыкание цикла).

В реакциях цикла Кальвина молекула CO_2 воздуха присоединяется к молекуле-акцептору (рибулозо-бифосфату). Затем в результате межмолекулярных перестроек (через $\text{C}_3 - \text{C}_7$ сахара) из шести образовавшихся на второй стадии молекул образуется одна молекула глюкозы и шесть исходных молекул-акцепторов, цикл замыкается. В реакциях используются АТФ и НАДФН, образовавшиеся в начале процесса фотосинтеза. Суммарное уравнение цикла Кальвина:



ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ (ЦКТ, цикл лимонной кислоты, цикл Кребса) – одна из стадий клеточного (тканевого) дыхания, в ходе которой активированный промежуточный продукт биологического окисления – ацетилкоэнзим А окисляется до углекислого газа. В результате происходит образование одной молекулы АТФ и четырех пар атомов водорода (в дальнейшем используются в дыхательной цепи). Процесс имеет циклический характер, состоит из 10 реакций и осуществляется 8 ферментами. Протекает в митохондриях в условиях наличия кислорода. Цикл трикарбонных кислот был описан выдающимся биохимиком Гансом Кребсом.

ЦИСТА (от греч. *kystis* – пузырь) – неподвижная покоящаяся стадия некоторых простейших. В состоянии цисты организмы (например, амёбы) в течение нескольких месяцев могут сохранять жизнеспособность в неблагоприятных условиях (высушивание, низкие и высокие температуры и т.д.).

ЦИТОКИНЕЗ (от греч. *kytos* – сосуд, клетка + *kinesis* – движение) – процесс размежевания вновь образованных дочерних клеток во время клеточного деления. У большинства организмов цитокинез осуществляется в результате инвагинации меточной мембраны таким образом, что образуется непрерывная борозда, опоясывающая клетку. Эта борозда углубляется и говорят, что клетка делится «перетяжкой». У растений и некоторых водорослей клетки делятся с образованием клеточной пластинки, или перегородки, которая закладывается между двумя ядрами в цитоплазме и растет до тех пор, пока не

достигнет оболочки делящейся клетки.

ЦИТОХРОМЫ – вещества, компоненты электронтранспортной цепи (ЭТЦ), способные переносить электроны (e^-) и протоны (H^+). По своей природе являются белками, содержащими атомы металлов (Fe, Cu, Mn).

ШИП – заостренный вырост коры и эпидермы стебля некоторых растений. Шип не имеет побеговой или листовой природы. Основная функция шипа – защита растения от поедания животными. Шипы имеют такие растения, как розы, терновник и др.

ШИШКА – укороченный видоизмененный побег голосеменных. Мужские шишки состоят из оси и спирально расположенных на ней микроспорофиллов (листьев, несущих мужские спорангии). Женские шишки более сложные образования, каждая их чешуя гомологична целой мужской шишке. На семенной чешуе помещается семязачаток (открыто, поэтому название – голосеменные). Семенные чешуи (видоизмененные укороченные побеги) располагаются в пазухах видоизмененных пленчатых листьев – кроющих чешуи. Обычно после опыления женские шишки развиваются в течение длительного времени (иногда несколько лет), а затем раскрываются и рассеивают семена.

ЭВТРОФИКАЦИЯ ВОД – повышение биологической продуктивности водных экосистем в результате обогащения их питательными веществами.

ЭКОЛОГИЯ – первоначально раздел биологии (биоэкология), занимающийся изучением взаимоотношений организмов между собой и со средой их обитания. Современная экология ориентирована на изучение экосистем окружающей среды взаимоотношений с ними человека, определение масштабов и допустимых пределов воздействий человеческого общества на экосистемы и среду, поиск путей уменьшения или нейтрализации этих воздействий. В стратегическом плане – наука о выживании человечества, недопущении экологического кризиса и выходе из него. В основе всех направлений современной экологии лежат фундаментальные положения биологической экологии. Делится на общую, социальную и прикладную.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ВАЛЕНТНОСТЬ (экологическая толерантность) – способность живых организмов переносить количественные колебания действия определенного фактора среды в тех или иных пределах. В зависимости от величины зоны экологической валентности различают эвритопные и стенотопные виды. Чем шире зона толерантности, тем большей экологической пластичностью будут обладать виды. Причем большая пластичность с генетической точки зрения обусловлена широкой нормой фенотипической реакции и генетической гетерогенностью. Виды с такой широкой зоной толерантности называют эвритопными. Виды же, напротив, имеющие узкую зону толерантности, а значит, обладающие небольшой экологической пластичностью, называются стенотопными.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША – совокупность характеристик, показывающая положение популяций в экосистеме. Употребление прилагательных «занятая» или «незанятая» по отношению к экологическим нишам не совсем корректно, так как они возникают вместе с популяциями и исчезает с ними. Экологическая ниша является функциональной, а не

пространственной категорией.

ЭКОЛОГИЯ ОБЩАЯ – наука о наиболее общих закономерностях взаимоотношений организмов и их сообществ со средой. Обычно рассматривается как синоним экологии биологической или экологии классической. Включает экологию особей (аутэкологию), экологию популяций (популяционную экологию), экологию сообществ и учение об экосистемах (синэкологию), учение о биосфере (глобальную экологию).

ЭКОЛОГИЯ ПРИКЛАДНАЯ – раздел экологии, занимающийся разработкой допустимых нагрузок на среду и экосистемы, норм использования природных ресурсов, методов управления экосистемами, способов «экологизации» различных отраслей хозяйства, моделированием экосистем или экосистемных процессов и т.п.

ЭКОЛОГИЯ СОЦИАЛЬНАЯ – научная дисциплина, рассматривающая взаимоотношения в системе «общество – природа», специфическую роль человека в экосистемах различного ранга, отличие этой роли от других живых существ, пути оптимизации взаимоотношений человека со средой, основы рационального природопользования.

ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА – раздел социальной экологии, задачей которого является изучение адаптации человека или его групп (популяций) к изменяющейся среде (в ряде случаев социальной), влияния среды на здоровье людей.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ – элементы окружающей среды, оказывающие воздействие на живые организмы. Обычно выделяют четыре группы экологических факторов:

- биотические – разнообразные типы взаимоотношений живых организмов между собой (могут быть как внутривидовыми, так и межвидовыми);
- абиотические – комплекс взаимоотношений организмов и окружающего их неорганического мира (могут быть климатическими, орографическими – факторы рельефа, геологическими);
- почвенные (эдафические) – согласно В.И. Вернадскому, почва мыслится как особое «биокосное тело»;
- антропогенные – группа экологических факторов, связанных с взаимоотношениями человека и окружающего его мира, при этом учитывается не только непосредственное воздействие самого человека (как организма) на окружающую природу, но также и опосредованное – в результате его хозяйственной деятельности.

В природе экологические факторы действуют совместно, т.е. комплексно. По степени влияния на организмы различают ведущие, или лимитирующие экологические факторы, которые большей частью определяют характер сообщества (в случае избытка или недостатка действия таких факторов могут произойти значительные изменения), а также второстепенные экологические факторы, влияние которых на сообщество незначительно. Помимо этого, факторы могут быть прямодействующими (оказывают непосредственное влияние на биоценоз) и косвеннодействующими. Например, свет, температура, наличие или отсутствие воды – это прямодействующие факторы, а рельеф, ветер и др. – косвеннодействующие.

ЭКОПОЛИС – городское поселение, в котором максимально сочетаются для человека преимущества городской среды и экологические потребности.

ЭКОСИСТЕМА (от греч. *oikos* – дом + система) – см. биогеоценоз. Вместе с тем, иногда в понятие «экосистема» вкладывают более широкий смысл, чем в понятие «биогеоценоз», понимая под последним часть поверхности планеты, ограниченную фитоценозом. В этом случае экосистема есть цельная, определенная система вообще (не ограниченная одним лишь фитоценозом). Поэтому, например, нельзя говорить о биогеоценозе той или иной части океана (так как нет понятия «фитоценоз океана»), но возможно говорить об экосистеме океана, моря и т.д.

ЭКОТИП – необратимое, генетически закрепленное (в противоположность экологической модификации) изменение фенотипа. Так, например, при перенесении горных растений на равнину, их признаки сохранились и отличались от «равнинных». Впервые понятие «экотип» ввел Г. Турессон. В зависимости от фактора вызывающего изменения, различают климатипы, эдафотипы (почвенные факторы), ценотипы и др.

ЭКОТОН – переходный тип биома. Например, лесотундра, смешанные леса умеренной зоны, лесостепь, полупустыни и др.

ЭКОТОП – комплекс экологических абиотических факторов, действующих на данной территории.

ЭМЕРДЖЕНТНОСТЬ – наличие у системного целого (экосистемы) особых свойств, не присущих элементам (подсистемам, блокам) его составляющих; несводимость целого к сумме его частей.

ЭПИСТАЗ (от греч. *epistasis* – препятствие) – тип взаимодействия неаллельных генов, при котором один доминантный ген подавляет действие другого (неаллельного) доминантного гена. Например, у кур ген А ответственен за черную окраску, а ген I (супрессор) подавляет действие гена А. Тогда животные с генотипами aa_{ii} , $aaIi$, $aaII$, $AaIi$, $AAIi$, $AaII$ и $AAII$ будут иметь белую окраску, а с генотипами Aa_{ii} и AA_{ii} – черную.

ЭУКАРИОТЫ (от греч. *eu* – хорошо, полностью + *karyon* – ядро) – организмы, клетки которых в своем составе имеют четко оформленное ядро, ограниченное от остальной цитоплазмы ядерной мембраной (эукариотические клетки). В эту группу входят растения, животные и грибы. В систематическом отношении эукариотическим организмам придают ранг надцарства. Помимо наличия ядра эукариотические клетки отличаются от прокариотических рядом других особенностей, что является следствием более древнего происхождения последних.

ЭУХРОМАТИН – менее спирализованная (по сравнению с гетерохроматином) часть хроматина, в интерфазе находится в ядре в виде тонких неразличимых при световой микроскопии нитей. В состав эухроматина входит ДНК, несущая информацию о структурных, активно экспрессируемых генах. См. также хроматин.

ЯДРО – ограниченная от цитоплазмы благодаря наличию оболочки часть эукариотических клеток, выполняющая функции хранения и передачи по наследству в процессе деления генетической информации, а также осуществляющая контроль за жизнедеятельностью клетки путем определения,

набора и количества синтезируемых белков. Ядерная оболочка, ограничивающая его внутреннее содержимое – кариоплазму, состоит из двух слоев плазматической мембраны и имеет так называемые ядерные поры, через которые осуществляется транспорт веществ между кариоплазмой и цитоплазмой. Наружная мембрана оболочки переходит непосредственно в эндоплазматический ретикулум.

ЯДРЫШКО – сферическая структура, располагающаяся в клеточном ядре. Ядрышки состоят главным образом из белка и РНК. Их размеры зависят от состояния и активности клетки. В ядре может содержаться несколько ядрышек, хотя чаще всего оно бывает одно. Во время деления клетки (в профазе) ядрышко диссоциирует (распадается) и образуется вновь в конце телофазы. Функция ядрышка – синтез рибосомальной РНК (рРНК) и образование больших и малых субъединиц рибосом, которые через ядерные поры транспортируются в цитоплазму клетки, где происходит их окончательное созревание, активация и формирование функционально зрелых рибосом.

ЯРОВИЗАЦИЯ – зависимость физиологических процессов развития растений от температуры. Яровизация – приспособительная реакция растений, позволяющая им переходить в генеративное состояние только в наиболее благоприятное для этого время года. Для некоторых растений переход в фазу цветения и плодоношения осуществляется лишь после воздействия низких температур. Различают 3 группы растений по отношению к яровизации:

- 1) требуют обязательного воздействия низких температур (озимые сорта пшеницы);
- 2) растения, у которых развитие ускоряется действием низких температур, но это не является обязательным (шпинат);
- 3) воздействие низких температур не требуется и даже может привести к гибели растения (тропические виды).

Яровизация обратима и при кратковременном действии высоких температур происходит разъяровизация и растение может не зацвести.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Баландин С.А., Абрамова Л.И., Березина Н.А. Общая ботаника с основами геоботаники. – М.: Академия, 2006. – 293 с.
2. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – М.: Академкнига, 2006. – 543 с.: ил.
3. Буклет Н.А. Ботаника с основами физиологии растений и микробиологии. – М.: Колос, 1969. – 512 с.: ил.
4. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1973. – 382 с.
5. Воронков Н.А. Экология общая, социальная, прикладная: Учебник для студентов высших учебных заведений. – М.: Агар, 2008. – 424 с.
6. Демина М.И., Соловьев А.В., Чечеткина Н.В. Гербаризация растительного материала. – М.: РГАЗУ, 2009. – 52 с.
7. Демина М.И., Соловьев А.В., Чечеткина Н.В. Особенности структурообразования оболочки и мембран растительной клетки. – М.: РГАЗУ, 2009. – 24 с.
8. Демина М.И., Соловьев А.В., Чечеткина Н.В. Ботаника (цитология, гистология). – М.: РГАЗУ, 2010. – 116 с.
9. Демина М.И., Соловьев А.В., Чечеткина Н.В. Ботаника (органогрфия и размножение растений). – М.: РГАЗУ, 2011. – 139 с.
10. Демина М.И., Соловьев А.В., Чечеткина Н.В. История развития ботанических наук. – М.: РГАЗУ, 2013. – 139 с.
11. Демина М.И., Соловьев А.В., Чечеткина Н.В. Гербаризация растений (сбор, техника и методика заготовки растительного материала). – М.: Гамма, 2013. – 177 с.
12. Курнишкова Т.В., Петров В.В. География растений с основами ботаники. – М.: Просвещение, 1987. – 207 с.: ил.
13. Павлов И.Ю., Вахненко Д.В., Москвичев Д.В. Биология (словарь – справочник). – Ростов-на-Дону.: Феникс, 1997. – 576 с.
14. Родман Л.С. Ботаника с основами географии растений. – М.: Колос, 2006. – 397 с.
15. Суворов В.В., Воронова И.Н. Ботаника с основами геоботаники. – Л.: Колос, 1979. – 560 с.
16. Чечеткина Н.В., Демина М.И., Соловьев А.В. Растительная диагностика питания сельскохозяйственных растений. – М.: РГАЗУ, 2010. – 118 с.
17. Шенников А.П. Экология растений. – М.: Советская наука, 1950. – 375 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Основные понятия экологии	6
1.1. Среда и факторы среды обитания организмов	10
1.2. Адаптация организмов к среде обитания	16
1.3. Биосфера как глобальная экосистема	21
1.4. Свойства живого вещества	22
1.5. Основные свойства биосферы	27
1.6. Экологические факторы	30
1.7. Абиотические факторы	32
1.8. Биотические факторы	53
1.9. Антропогенные факторы	55
1.10. Жизненные формы растений	56
Глава 2. Геоботаника (фитоценология) растений	67
2.1. Фитоценоз как элемент биогеоценоза	67
2.2. Состав фитоценоза	70
2.3. Структура фитоценозов	72
2.4. Показатели фитоценозов	75
2.5. Динамика фитоценозов	79
2.6. Классификация фитоценозов	82
2.7. Биоценоз и агрофитоценоз	83
Глава 3. Распространение растений по земному шару	91
3.1. Факторы, способствующие распространению растений	91
3.2. Ареал, его изображение, типы ареалов	93
Глава 4. Флора и растительность	96
4.1. Учение о флоре и причины богатства флоры	96
4.2. Географические элементы флоры	97
4.3. Эндемы и реликты в составе флор	100
4.4. Конкретные флоры, влияние человека на флору	102
4.5. Флористические области земного шара	103
4.6. Растительность, ее зональность	106
4.7. Широтные зоны растительности	107
4.8. Вертикальные зоны растительности	114
4.9. Субтропическая растительность	117
4.10. Интразональная растительность	119
Основные термины и понятия	120
Библиографический список	145

Охраняется законом об авторском праве. Воспроизведение всего пособия или любой ее части, а также реализация тиража запрещается без письменного разрешения автора. Любые попытки нарушения закона будут преследоваться в судебном порядке.

**ДЕМИНА МАРИЯ ИВАНОВНА
СОЛОВЬЕВ АНДРЕЙ ВАСИЛЬЕВИЧ
ЧЕЧЕТКИНА НАТАЛЬЯ ВИКТОРОВНА**

ГЕОБОТАНИКА С ОСНОВАМИ ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Редактор *М.Ю.Молчанова*

Подписано в печать 28.02.2013

Формат 60x84 1/16

Отпечатано на ризографе

Печ. л. 9,5

Уч.-изд. л. 9,04

Тираж 300 экз.

Заказ

Издательство ФГБОУ ВПО РГАЗУ
143900, Балашиха 8 Московской области