

ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

состав
фитоценозо
в

функциональная
структура
фитоценозов

пространственная
структура фитоценозов
(их строение)

Пространственная структура фитоценозов

МОРФОЭЛЕМЕНТЫ

- "...однородные по выбранным признакам части фитоценоза" (Ипатов, Кирикова, 1999)

морфоэлементы

```
graph TD; A[морфоэлементы] --> B[ярусы]; A --> C[микроруппировки]; B --- D[характеризуют вертикальное расчленение растительных сообществ]; C --- E[характеризуют горизонтальное расчленение растительных сообществ];
```

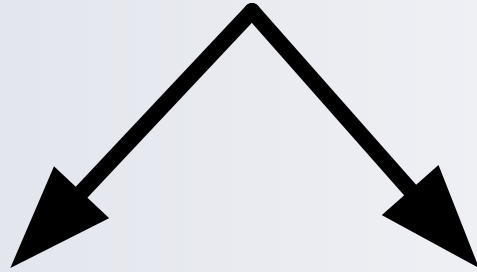
ярусы

*характеризуют
вертикальное
расчленение
растительных
сообществ*

микроруппировки

*характеризуют
горизонтальное
расчленение
растительных
сообществ*

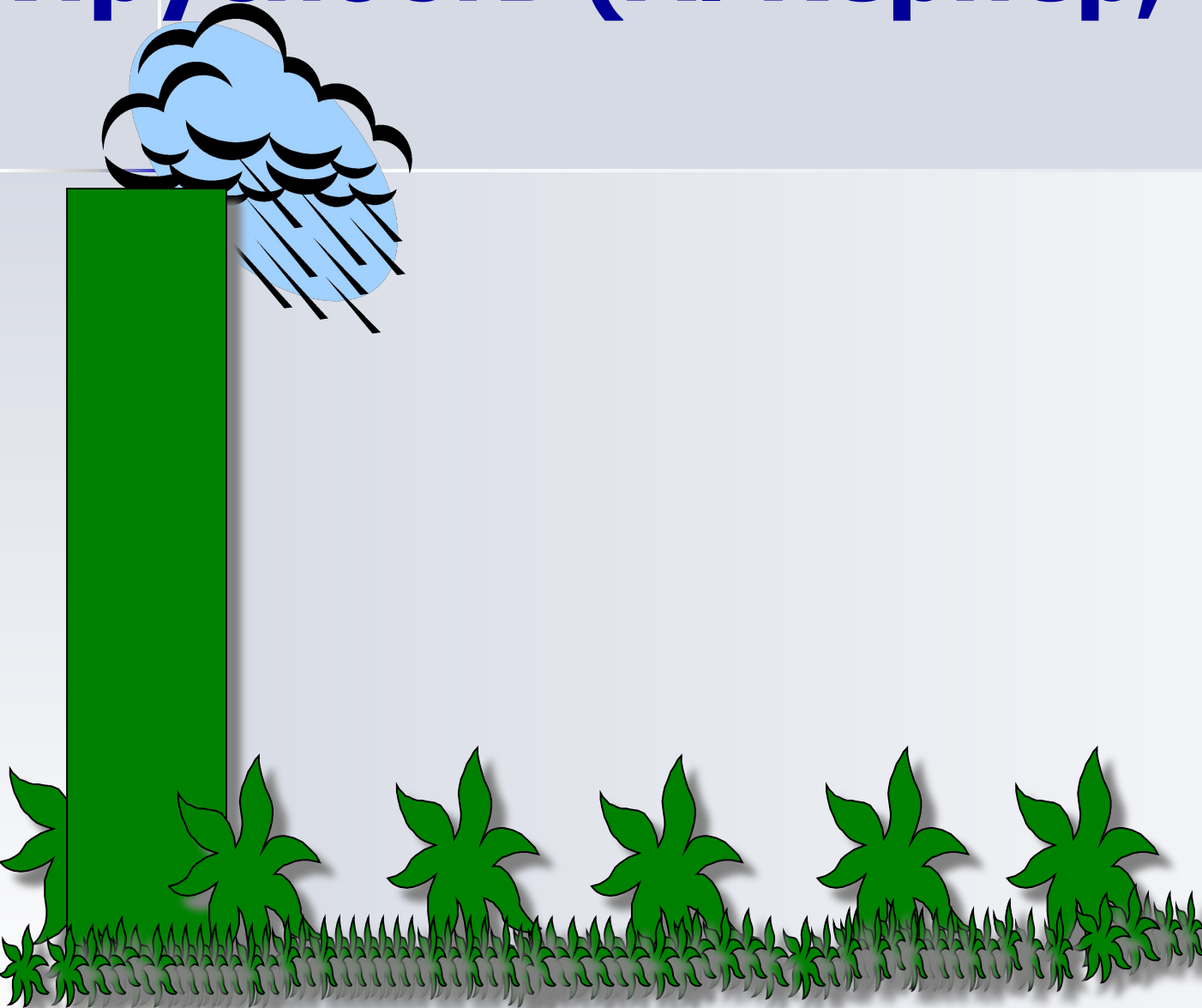
Вертикальная структура фитоценоза



ярусность

вертикаль
ный
континуум

Ярусность (А. Кернер, 1863 г.)



**древесный
ярус**

**папоротни-
ковый ярус**

**моховой
ярус**

Выделение ярусов

**биологический
подход**

к ярусу относятся только те виды, которые присутствуют в нем во взрослом состоянии

**биологический
подход**

**морфологически
й
подход**

каждое растение, независимо от возраста и жизненной формы, относят к тому ярусу, в котором оно зафиксировано в момент наблюдения

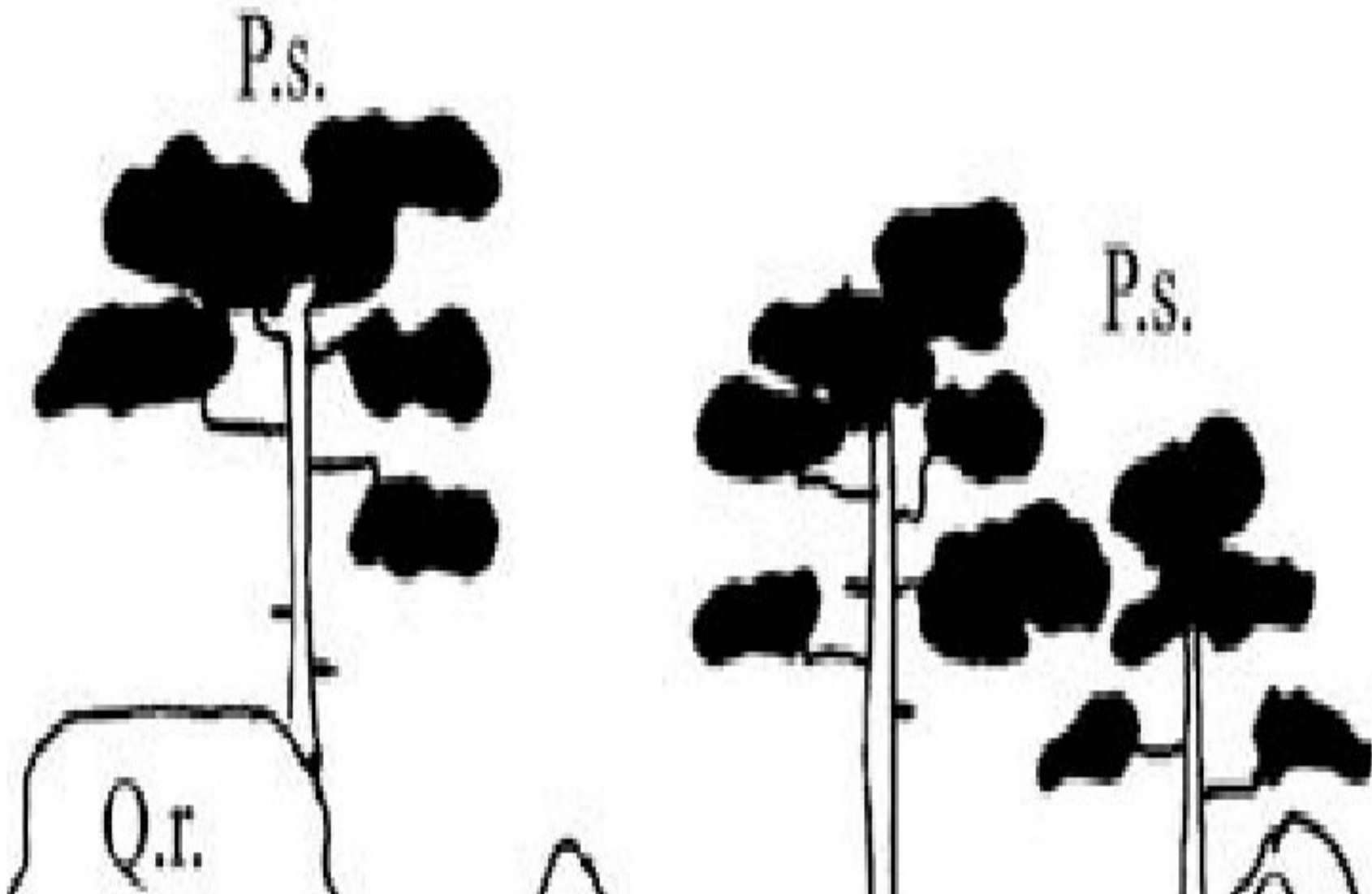
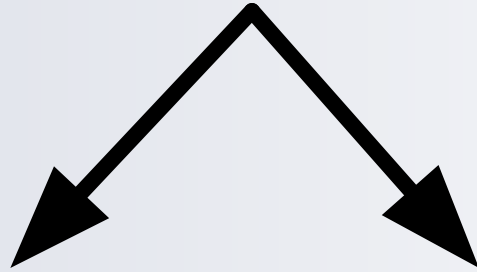


Схема ярусной структуры сосняка
(пойма реки Воронеж, 2000 г.)

Вертикальная структура фитоценоза

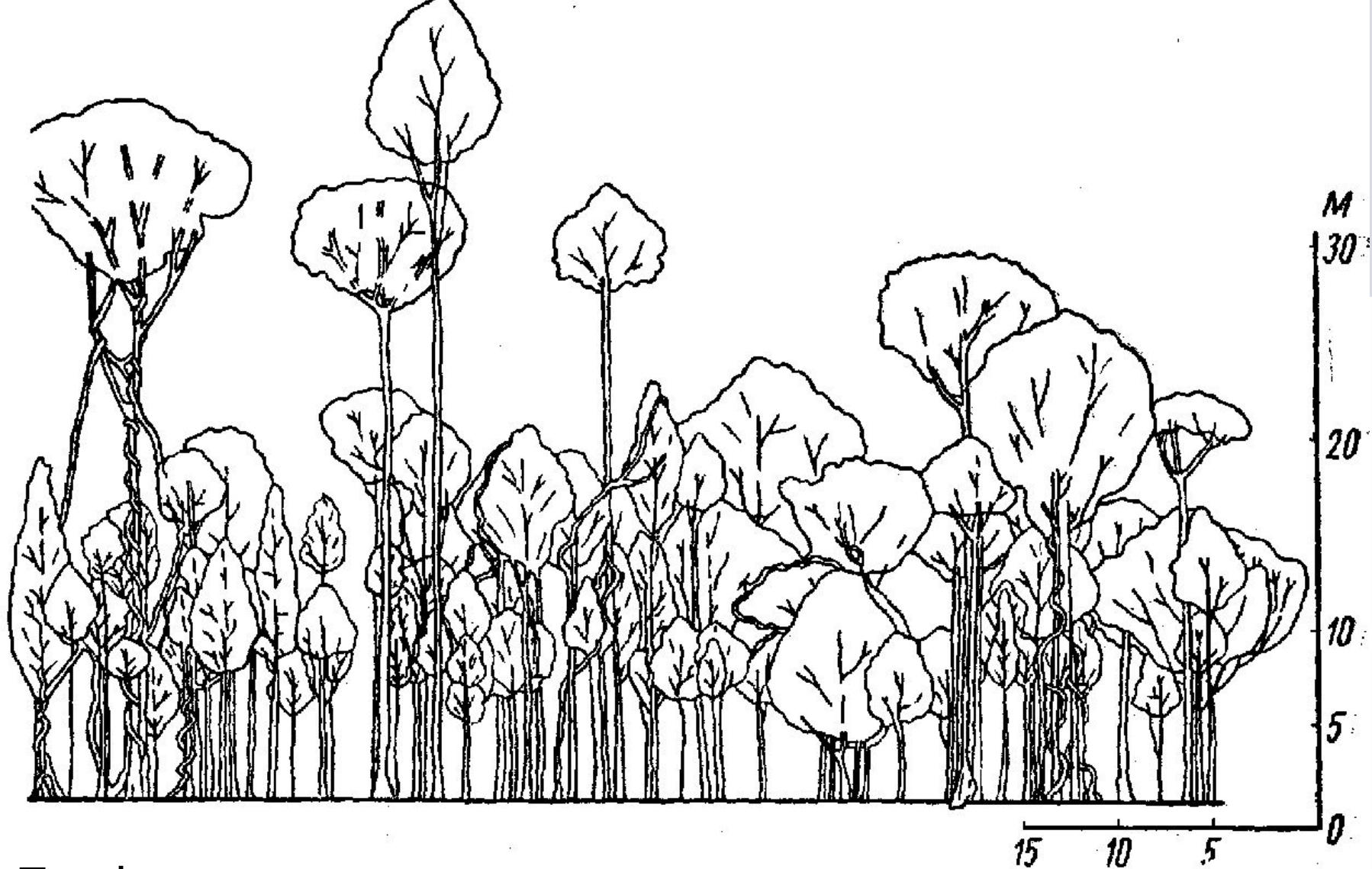


ярусность

вертикаль
ный
континуум

Вертикальный континуум

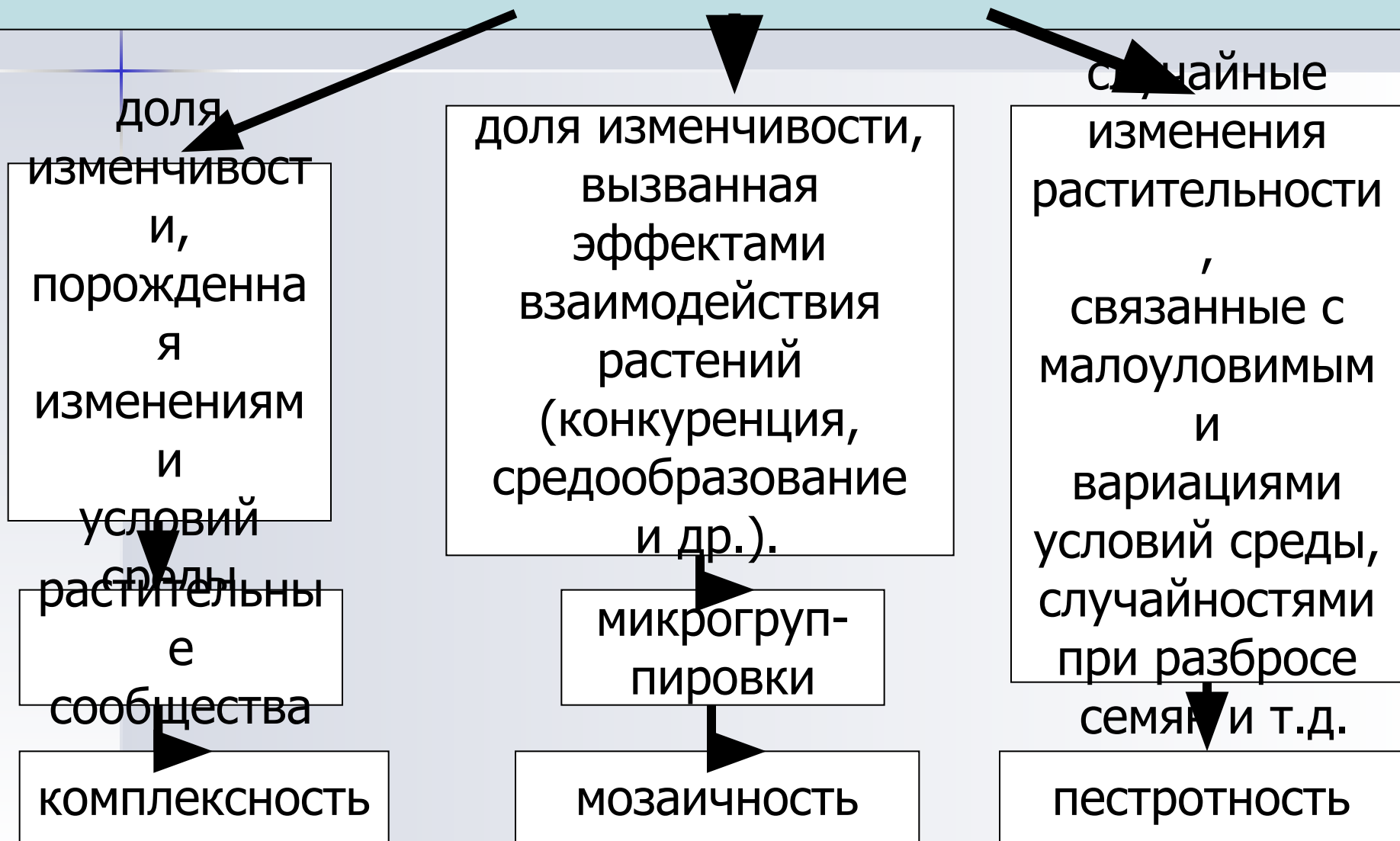
- - абсолютное отсутствие или очень слабая выраженность ярусности.



Профильная диаграмма тропического леса на острове Калимантан (Борнео). Изображена полоса леса длиной около 60 м и шириной около 8 м. Показаны деревья высотой более 7 м.

Горизонтальная структура фитоценоза

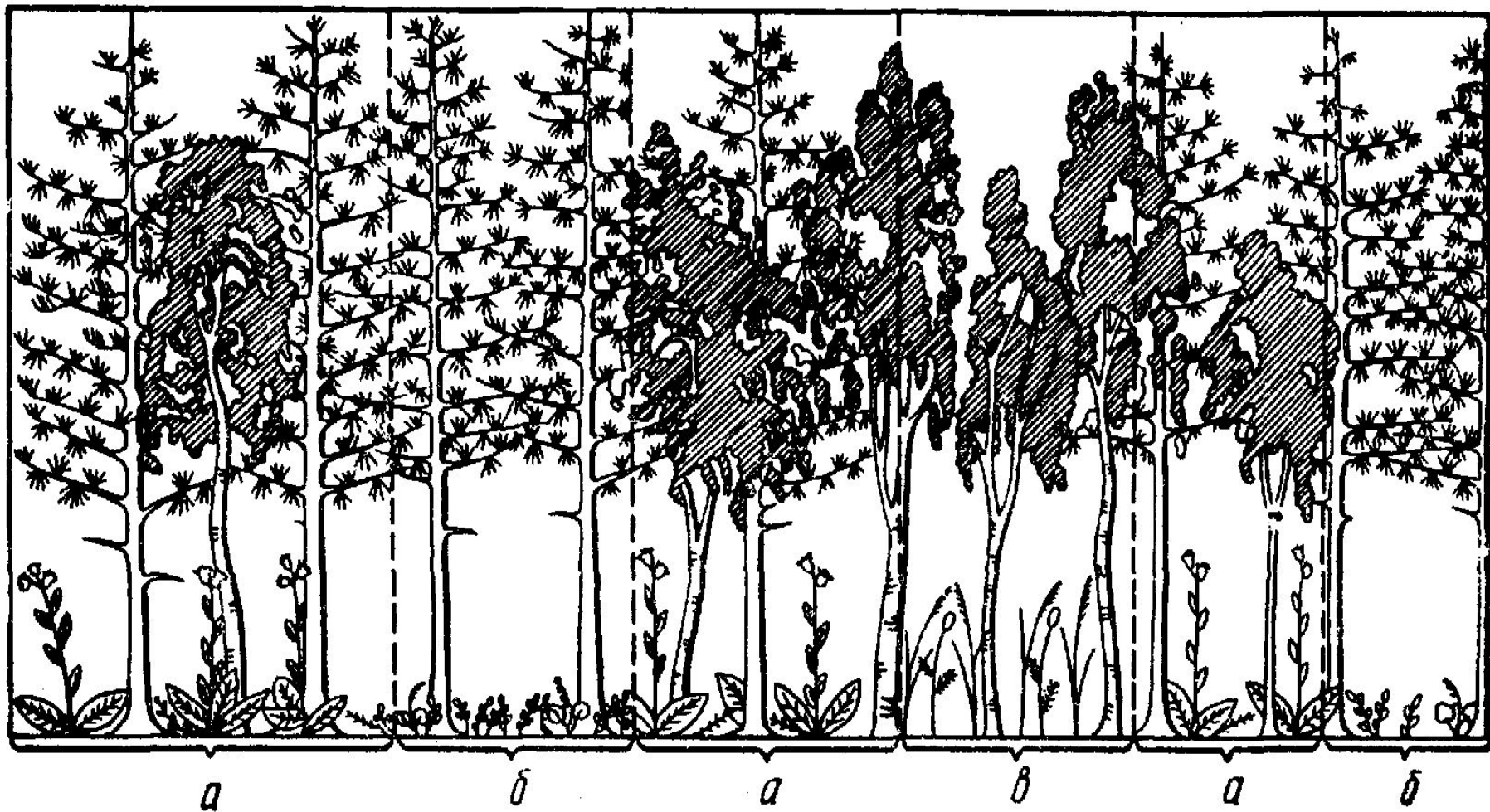
пространственная изменчивость растительного покрова



Пестротность фитоценозов

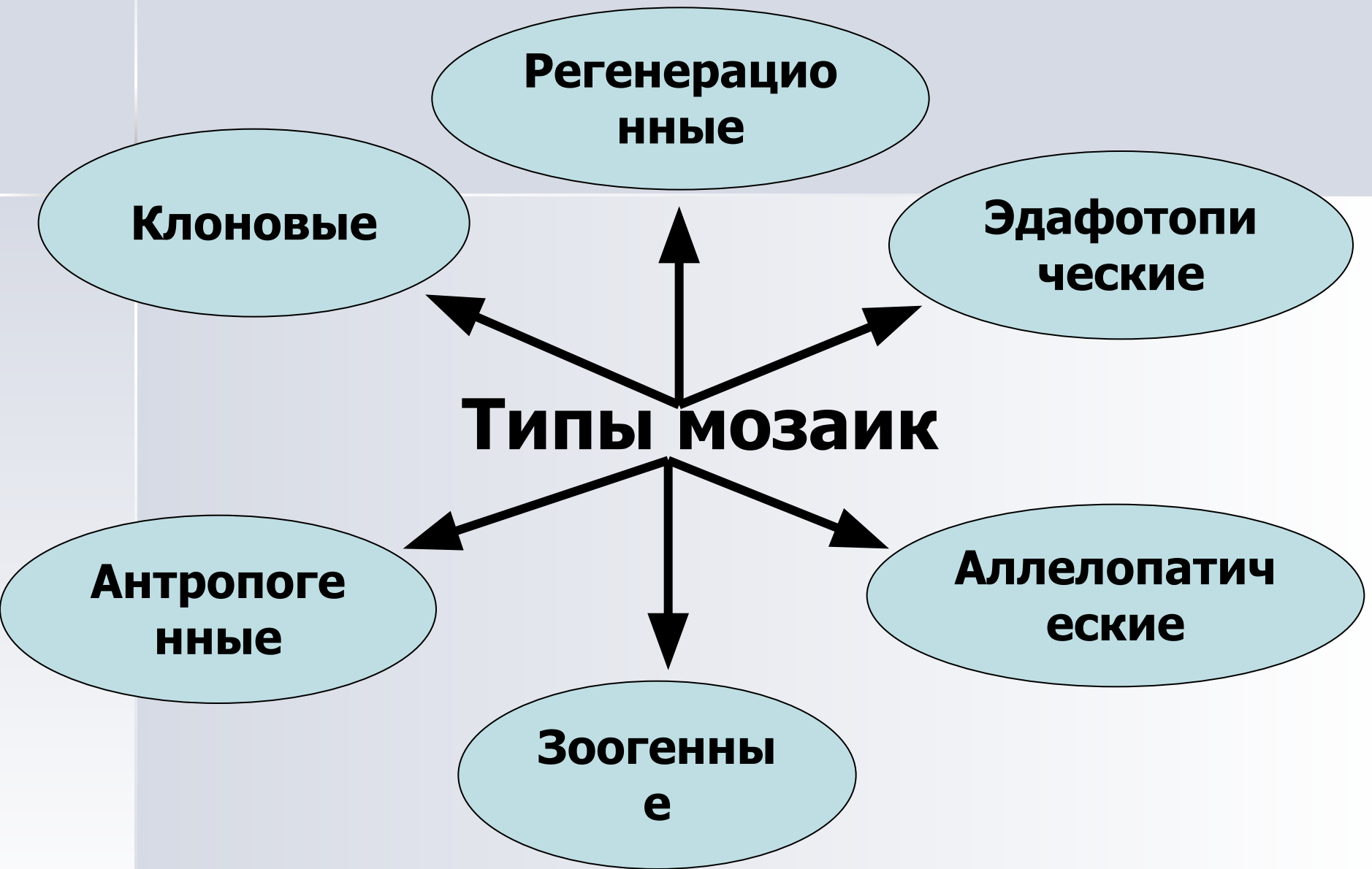
- – случай, когда микрогруппировки не выражены и неоднородность носит случайный характер.

Мозаичность фитоценозов



Мозаичность фитоценозов

- Мозаичность может быть **плавной**, с нерезкими границами между микрогруппировками, и **контурной**, с относительно резкими границами. В настоящее время различают несколько типов мозаичности по ее происхождению.



Нарушения

```
graph TD; A[Нарушения] --> B[Эндогенные]; A --> C[Экзогенные]; B --> D[нарушения локальны и формируют мозаики микроместообитаний]; C --> E[мозаики крупных размеров природная гетерогенность исчезает];
```

Эндогенные

результат жизни и смерти особей или групп особей видов-эдификаторов

нарушения локальны и формируют мозаики микроместообитаний

Экзогенные

результат воздействия природных катастроф или сильного антропогенного воздействия

мозаики крупных размеров природная гетерогенность исчезает

Комплексность фитоценозов

- это неоднородность растительного покрова на *надфитоценоотическом* уровне. Она проявляется в закономерном чередовании в пределах одного ландшафта отдельных фитоценозов.

основные факторы, приводящие
к континууму растительности

```
graph TD; A[основные факторы, приводящие к континууму растительности] --> B[экологическая специфичность видов]; A --> C["растекание" видов в пространстве]; A --> D[постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве];
```

экологическая
специфичность
в
видах

"растекание"
видов в
пространстве

постепенность изменения среды
и тесная зависимость от нее
распределения видов в пространстве

основные факторы, приводящие
к дискретности растительности

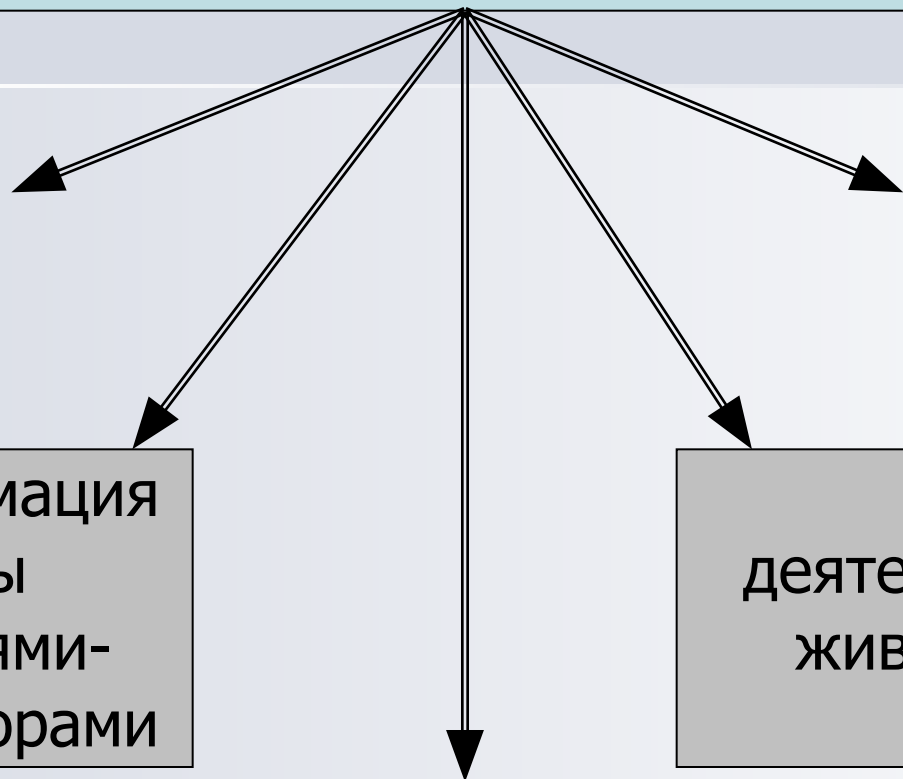
дифференц
и-
рованность
экотопов

деятельност
ь
человека

трансформация
среды
растениями-
эдификаторами

деятельность
животных

катастрофическое воздействие
на среду и растительный покров
природных факторов
(например, пожары)



**ИЗМЕНЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ
ВО ВРЕМЕНИ
(СИНДИНАМИКА).**

Типы изменений фитоценозов во времени:

- без перехода в другой фитоценоз – **изменчивость фитоценозов** (суточная, сезонная, многогодичная и возрастная);
- переход одного фитоценоза в другой – **сукцессии**.

Сезонная изменчивость фитоценозов

- связана с изменением в течение года условий произрастания растений и с присутствием в составе фитоценозов видов растений, различающихся по ритму сезонной вегетации.
- Изменения **регулярно** повторяются из года в год, и поэтому их с определенной долей уверенности можно **предсказать заранее**.

**Изменение условий
может быть
обусловлено**

```
graph TD; A([Изменение условий может быть обусловлено]) --> B[особенностям и климата]; A --> C[воздействием человека и животных]; A --> D[особенностям и фитоклимата]; A --> E[особенностям и гидрологического режима];
```

особенностям
и
климата

воздействием
человека и
животных

особенностям
и
фитоклимата

особенностям
и
гидрологичес-
кого режима

В течение года в фитоценозах может изменяться

- **структура** (особенно сильно заметно в сообществах, образованных травянистыми растениями);
- **состав** (флористический и экобиоморфный состав обычно не меняется, но численность особей и состав ценопопуляций различных видов при этом подвержены существенным колебаниям);
- **количественные соотношения** между разными видами (различные виды способны активно расти, накапливать большую биомассу, цвести и плодоносить в разное время, сменяя друг друга вплоть до того, что может происходить смена видов-доминантов).

**Флуктуации
(разногодичная изменчивость)
фитоценозов**

Флуктуации

- (от лат. fluctuatio – колебания) – **ненаправленные различно ориентированные** или **циклические** (с циклом, как правило, не более 6-10 лет) **разногодичные обратимые** изменения растительного покрова, то есть такие изменения, которые завершаются возвратом сообщества к близкому к исходному состоянию.
- Термин "флуктуация" впервые применил в 1939 г. Х. Глизон.

Флуктуац ии

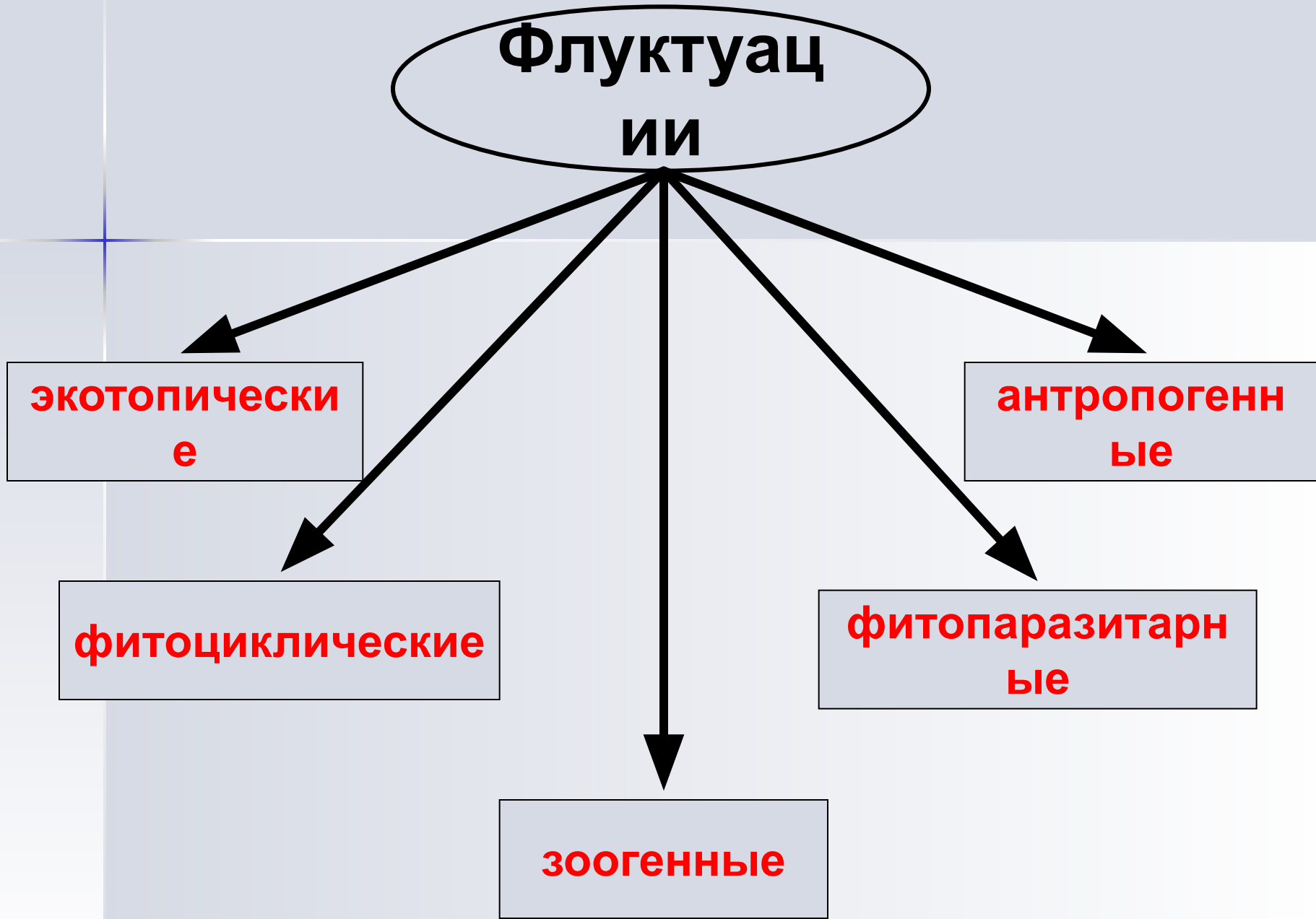
экологически
е

антропогенн
ые

фитоциклические

фитопаразитарн
ые

зоогенные



механизм флуктуаций

- При формировании фитоценозов в их состав в первую очередь входят те виды, которые способны достаточно длительное время сосуществовать при колебаниях условий произрастания, а также при изменениях силы и формы воздействия консортов.
- Если экотоп константен, то в состав фитоценозов будут входить виды, имеющие сходные экологические амплитуды.

механизм флуктуаций

- Если же условия сильно изменяются по годам, в состав фитоценозов будут способны войти виды с сильно различающимися экологическими нишами, что будет определять стабильность фитоценозов при изменении условий обитания по годам или периодам лет.
- В неблагоприятные для некоторых видов годы их особи могут переходить в покоящееся или угнетенное состояние, и в результате этого будет создаваться впечатление, что они исчезли. В благоприятные же годы покоящиеся особи становятся активными, а угнетенные развивают мощные надземные побеги.

Сукцессии

Сукцессии

- различные варианты **постепенных направленных**, как правило **необратимых** изменений растительности, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними причинами, и при которых изменяется видовой состав или количественное соотношение видов, то есть структура фитоценозов.
- Именно направленность и масштаб изменений – основное, что отличает сукцессии от флуктуаций.

Сукцессии можно классифицировать:

по происхождению

- **первичные**, то есть те, которые начинаются на субстратах, где никогда не было растительности,
- **вторичные**, происходящие на месте уже сформировавшихся фитоценозов после их нарушения или уничтожения;

Сукцессии можно классифицировать:

по причинам

- **автогенные** – изменения фитоценозов вызываются внутренними по отношению к фитоценозу причинами (взаимоотношения растений, отношения растений к условиям среды, и т.д.)
- **аллогенные** – изменения фитоценозов вызываются внешними по отношению к фитоценозу причинами.
- Кроме этого, по предложению В. Н. Сукачева различают по два типа автогенных и аллогенных сукцессий.

Автогенные сукцессии



сингенез

изменения
происходят
под влиянием
взаимоотношений
между
растениями

эндоэкогенез

в результате
жизнедеятельности
растений
изменяются
условия среды

Оба типа сукцессий очень тесно связаны

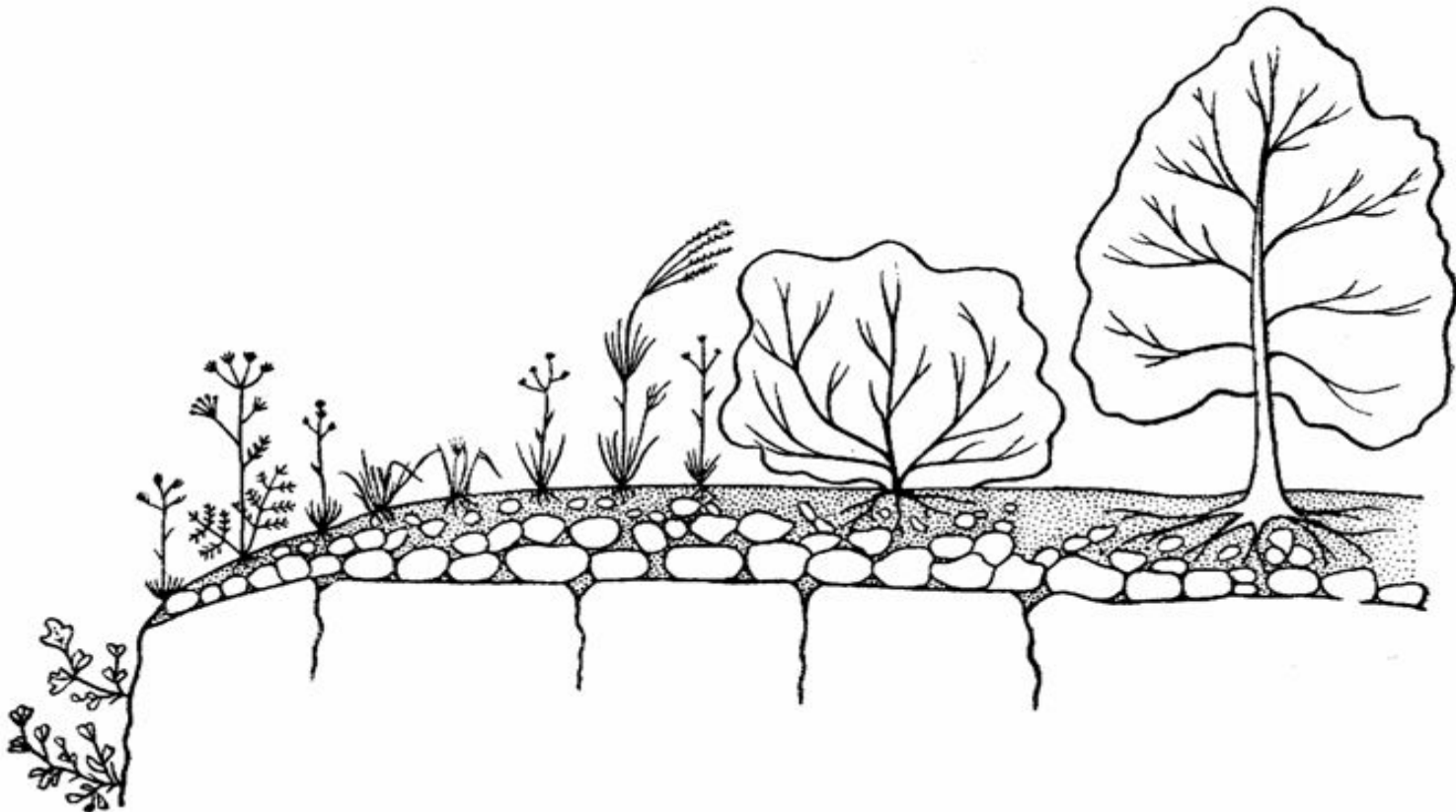
- При сингенезе также происходит изменение условий среды, но роль этих изменений по сравнению с ролью взаимоотношений растений незначительна, так как почва не успевает существенно и, тем более, необратимо измениться.
- При эндоэкогенезе взаимоотношения между растениями также определенным образом влияют на изменения в фитоценозе, но гораздо слабее, чем преобразование фитоценозом собственной среды обитания.

Модели сукцессий

- Все разнообразие автогенных сукцессионных процессов сводится к четырем принципиальным моделям сукцессии, которые были предложены Дж. Коннелом (J. Connell), П. Слэйтером (P. Slatyer) и Д. Боткиным (D. Botkin).
 - **Модель благоприятствования**
 - **Модель толерантности**
 - **Модель ингибирования**
 - **Модель нейтральности**

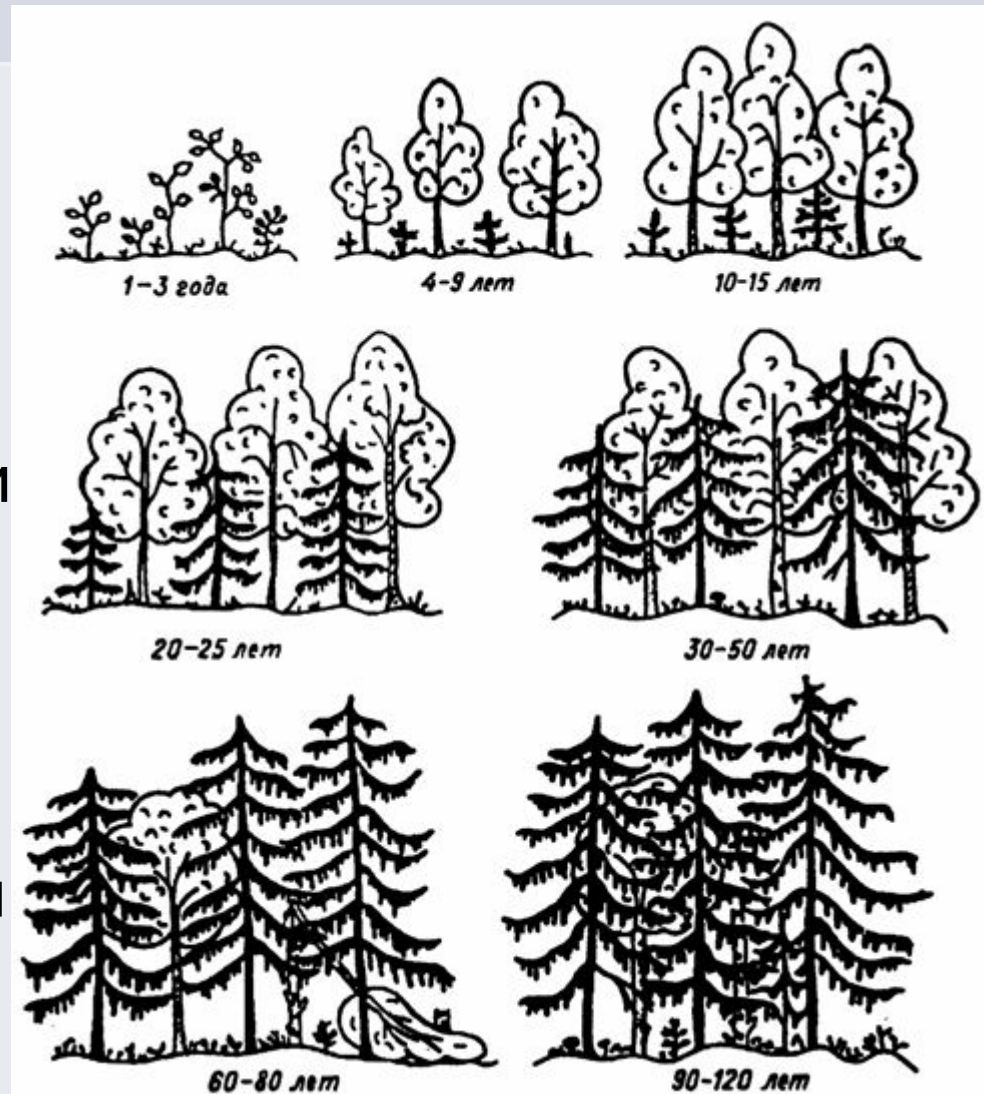
Модель благоприятствования

- смена видов связана с постепенным улучшением условий среды, и поэтому сукцессия протекает как прогрессивная.



Модель толерантности

- Растения, заселяя местообитания с исходно благоприятными условиями среды, постепенно расходуют ресурсы. Как правило, при этом усиливается конкуренция. В результате этого видовой состав меняется в направлении усиления роли видов с выраженным свойством патиентности.



Модель ингибирования

- соответствует регрессивным сукцессиям, когда процесс приостанавливается в результате появления в фитоценозе видов, создающих условия, неприемлемые для вселения в фитоценоз новых видов.

Модель нейтральности

- изменения фитоценозов протекают как популяционный процесс, при котором происходит смена популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценоотическими типами стратегий. Роль взаимодействия популяций при данном типе сукцессий незначительна и предшественники практически не влияют на внедрение новых видов.
- Такие сукцессии крайне редки и чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов благоприятствования, ингибирования или толерантности.

Смены моделей

- В большинстве случаев разные периоды сукцессии протекают в соответствии с разными моделями.
- Чаще всего процесс начинается с модели благоприятствования (за счет улучшения условий среды, эффекта группы и других форм мутуализма или комменсализма) или нейтральности и заканчивается моделью толерантности.
- Дело в том, что на самых ранних стадиях автогенных сукцессий конкуренция между растениями чаще всего ослаблена, в дальнейшем же даже в случае сильной биотической трансформации местообитания в направлении улучшения условий и развития сукцессии по типу прогрессивной конкуренция обостряется.

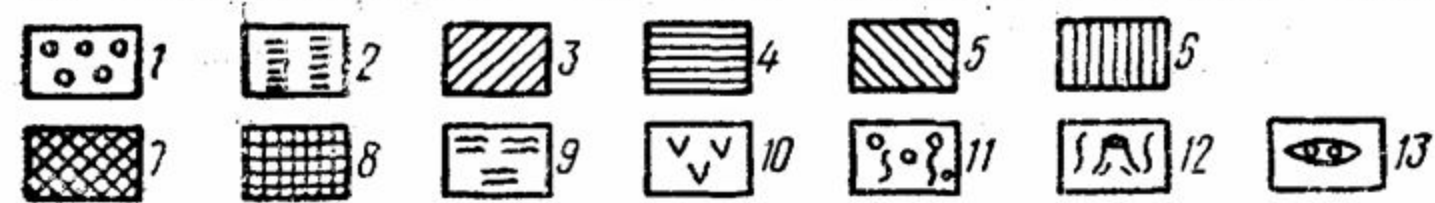
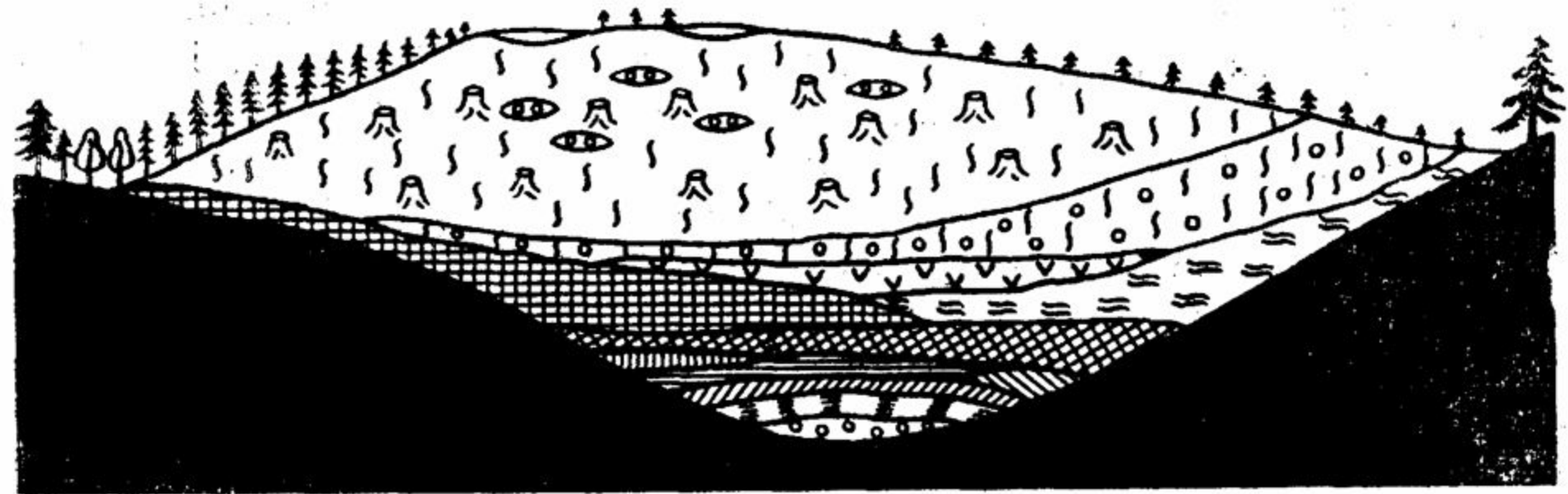


Схема строения болота, образовавшегося зарастанием озера (по Сукачеву):

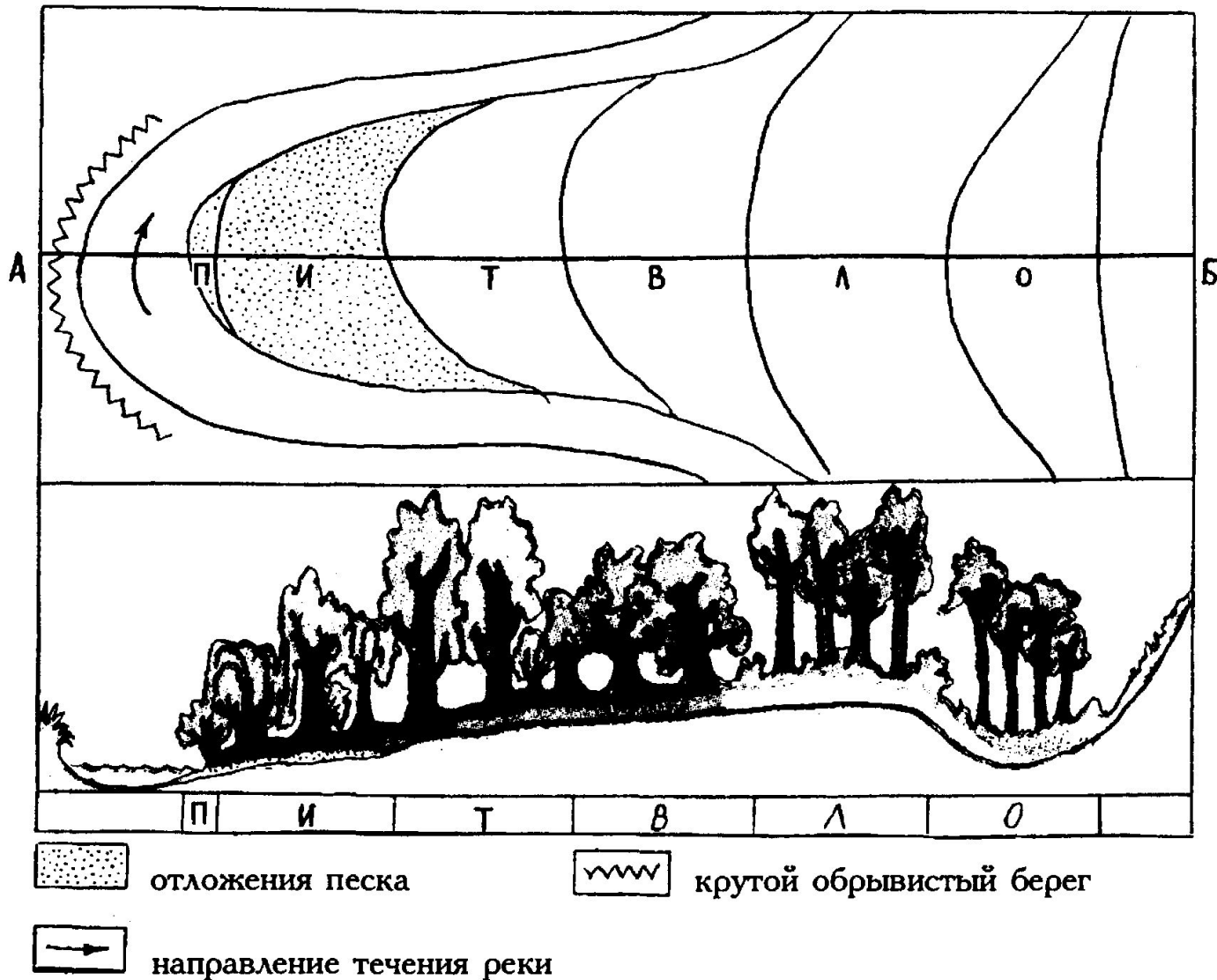
1 – пресноводный мергель, 2 – сапропелит, 3 – сапропелевый торф, 4 – тростниковый торф, 5 – камышовый торф, 6 – хвощевый торф, 7 – осоковый торф, 8 – осоково-ивовый торф, 9 – лесной торф, 10 – гипновый торф, 11 – шейхцериево-сфагновый торф, 12 – сфагновый торф с пнями сосны, 13 – отложения мочажин на сфагновом торфе.

Аллогенные сукцессии

- обусловлены влиянием **внешнего фактора**, который действует на фитоценоз. В его отсутствие аллогенная сукцессия сменяется автогенной восстановительной.
- Они разделяются на
 - **гологенез**— сукцессии, являющиеся следствием процессов развития ландшафтов, обусловленных как природными, так и антропогенными причинами
 - **гейтогенез**— сукцессии, обусловленные внешними факторами, которые не связаны с общими тенденциями развития ландшафта и имеют, главным образом, антропогенную природу.

Гологенез

- При **гологенезе** меняется растительность целого ландшафта или его существенной части.
- Такие сукцессии могут быть природными и антропогенными.



Зоны речной поймы средней полосы европейской части России:

П – пионерных сообществ, И – ивы, Т – тополя, В – вяза, Л – липы, О – черной ольхи; А-Б - поперечный профиль

Антропогенный гологенез

- Например, изменения растительности, происходящие в результате постройки крупных гидротехнических сооружений, например водохранилищ.

Основная особенность гологенеза:

- под влиянием внешних факторов согласованно и закономерно изменяется совокупность фитоценозов на обширных территориях.

Гейтогенез

- – это изменения фитоценозов под влиянием действия внешних факторов, которые не связаны с общими тенденциями развития ландшафта.
- Основной фактор - человек.
- В результате его деятельности происходят, главным образом, регрессивные сукцессии, называемые **дигрессиями**.
- Если в фитоценозе сохранилась хотя бы половина видов, то после прекращения действия фактора возможно самовосстановление фитоценоза в результате **восстановительной сукцессии**, или **демутации**.

**КЛАССИФИКАЦИЯ
РАСТИТЕЛЬНОСТИ
(СИНТАКСОНОМИЯ)**

Типы сообществ, которые
выделяются в процессе
классификации
(синтаксоны) –

это абстрактные классы, в каждом из
которых сгруппировано определенное
количество сообществ на основе
присущих им свойств.

подходы к классификации
растительности

```
graph TD; A[подходы к классификации растительности] --> B[доминантный (морфолого-флористический)]; A --> C[эколого-флористический (Браун-Бланке)];
```

доминантный
(морфолого-
флористический)

эколого-
флористический
(Браун-Бланке)

Растительная ассоциация

- "Ассоциация есть растительное сообщество определенного флористического состава с особыми условиями местообитания, особой физиономией".
- Ассоциация – это основная единица растительного покрова. Это типологическая единица, тип фитоценоза.

Растительная ассоциация

- Если каждый фитоценоз конкретен, то ассоциация в одно и то же время, как указывает П. Д. Ярошенко (1962), "в некоторой мере абстрактна как тип фитоценозов и в то же время конкретна как их совокупность".
- Каждый фитоценоз, относящийся к той или иной ассоциации, наряду с общими, свойственными всем сходным фитоценозам признакам, может обладать и некоторыми случайными, индивидуальными, которые при характеристике ассоциации отбрасываются.

Доминантная классификация растительности.

- Данная система классификации растительности основана на эколого-физиогномическом принципе, причем более всего применяется схема, основывающаяся при выделении единиц всех рангов на жизненной форме доминантных видов господствующей синузии.

- Доминантная классификация растительности возникла при систематизации сообществ лесов умеренного климата с выраженными доминантами.
- Основными единицами этой классификации являются **форма́ция** – совокупность сообществ с одним доминантом (реже с группой доминирующих видов одной жизненной формы), и **ассоциация**, которая выделяется по 2-3 доминантам.

Иерархия

- **Тип растительности** выделяется по эколого-морфологическому принципу. Так, для Беларуси основными типами растительности будут лесная, луговая, болотная, водная, сегетальная и др.

Иерархия

- **Класс формаций** выделяется по близости жизненных форм эдификаторов. Так, в Беларуси в лесном типе растительности выделяются хвойные и лиственные леса.

Иерархия

- **Группа формаций** выделяются по сходству экологических особенностей эдификаторов. Если мы возьмем хвойные леса, то они будут разделяться на светлохвойные (сосняки, листвяги) и темнохвойные (ельники, пихтачи) леса.

Иерархия

- **Формация** – основная синтаксономическая единица "среднего" ранга. К одной формации относят все сообщества, характеризующиеся общим эдификатором (или общими эдификаторами). Так, различают формации сосны обыкновенной, ели европейской, ели сибирской, дуба черешчатого и др.

Иерархия

- **Группа ассоциаций** или, для леса, **тип леса** выделяется по общности эдификаторов древесного и основного напочвенного ярусов. Примерами типов леса могут быть сосняк лишайниковый, сосняк мшистый и др.

Иерархия

- **Ассоциация** – фитоценозы с однородным видовым составом, выражающимся в общности основных доминантов и субдоминантов, одинаковой структурой, приуроченные к сходным условиям местообитания. Примерами ассоциаций будут являться сосняк вересково-лишайниковый, ракитниково-лишайниковый, можжевельниково-мшистый, березово-орляковый и др.

Эколого-флористическая классификация (Браун- Бланке)

- Основана на дедуктивно-индуктивном подходе, при котором главную роль играет процесс установления синтаксонов «снизу» путем группирования сообществ по сходству флористического состава, отражающего экологические условия и стадию сукцессии.

- Упор делается на то, что различные виды по-разному связаны с различными условиями произрастания, то есть с различными фитоценозами, формирующимися в данных условиях.
- Свойство видов быть более или менее прочно связанными с определенным типом фитоценозов Браун-Бланке называется **верностью**.

Уровни верности видов

- *Верные виды* (степень верности 5) – виды, исключительно или почти исключительно связанные с определенным типом сообществ.
- *Прочные виды* (степень верности 4) – виды, встречающиеся и в других сообществах, но более редко и в меньшем числе или с пониженной жизненностью.

Уровни верности видов

- *Благосклонные виды* (степень верности 3) – виды, которые встречаются более или менее обильно во многих фитоценозах, но оптимальное их развитие связано с одним определенным типом сообщества.
- *Неопределенные виды* (степень верности 2) – виды без явно выраженной связи с каким-либо определенным типом сообществ.
- *Чуждые виды* (степень верности 1) – редкие и большей частью случайные включения из других растительных сообществ или же реликты ранее бывших растительных сообществ.

- **Характерные виды** встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других благодаря своей экологической специализации. Характерные виды могут быть выявлены только при наличии большого количества описаний, охватывающих основные типы фитоценозов в пределах достаточно большого района. К характерным видам при этом относятся виды со степенью верности 5, 4 и 3. Как правило, это более или менее стенотопные виды.
- **Дифференцирующие виды** диагностируют границу своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов.
- **Константные виды** встречаются с высоким постоянством и часто с высоким обилием, но проходят через этот синтаксон «транзитом». Виды, константные для низших единиц классификации, могут быть дифференцирующими или характерными для более высоких единиц классификации.

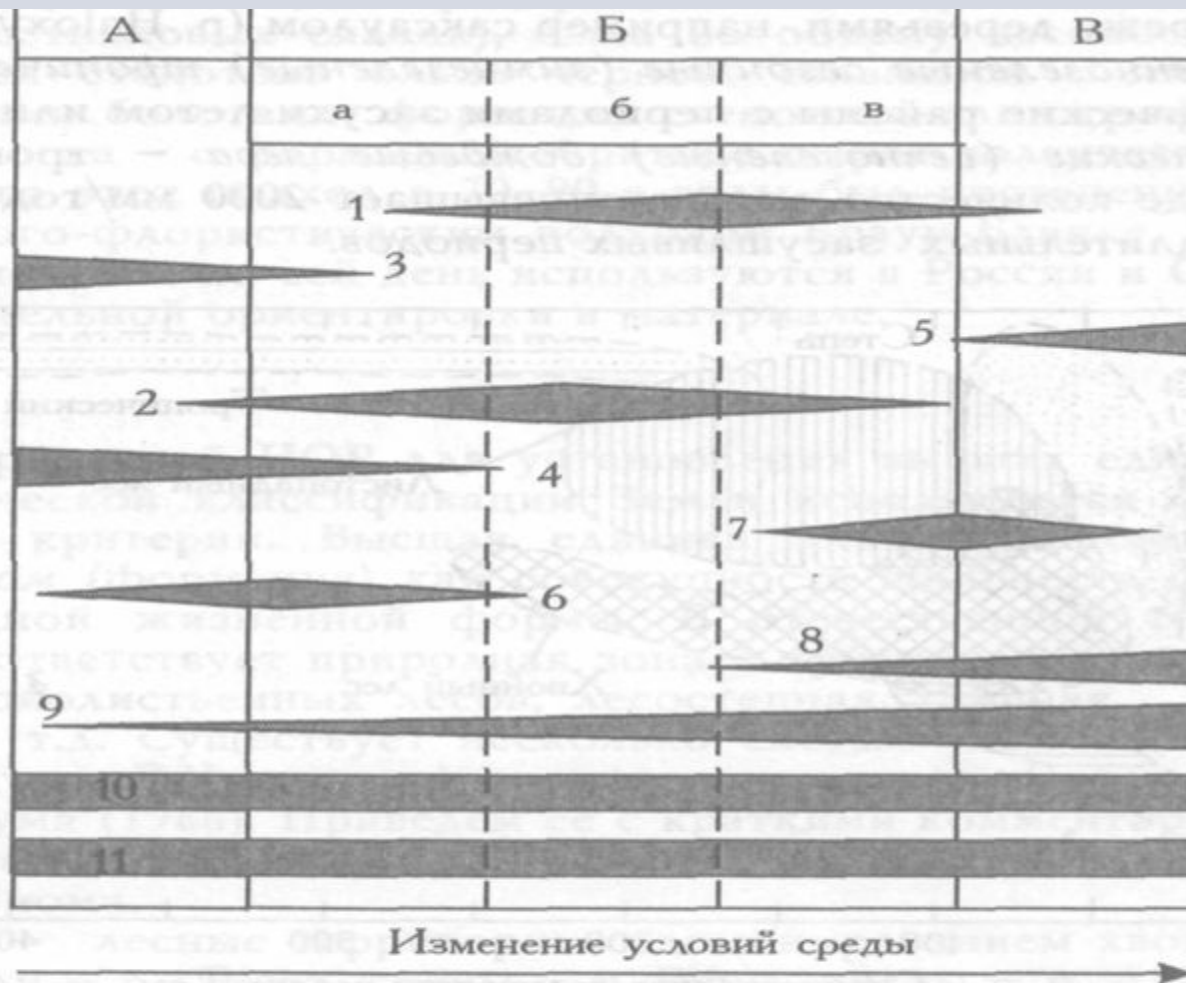


Рис. 16. Схема, показывающая основные варианты диагностических видов в системе Браун-Бланке: А, Б, В – ассоциации; а, б, в – субассоциации; 1, 2 – характерные виды ассоциации Б; 3, 4 – характерные виды ассоциации А; 5 – характерный вид ассоциации В; 4, 6 – дифференциальные виды субассоциации а; 7, 8 – дифференциальные виды субассоциации в; субассоциация б выделяется по критерию отсутствия дифференциальных видов субассоциаций а и в; 9, 10, 11 – константные виды, которые могут быть характерными для классификационных единиц более высокого ранга

- **Класс** – это единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса стоит на втором месте.
- **Порядок** – крупный вариант класса, устанавливаемый на основе флористических критериев.
- **Союз** чаще всего является географическим или экологическим вариантом порядка.
- **Ассоциация** является основной единицей растительности. Она выделяется на основании анализа всего флористического состава и отличается свойственными ей характерными видами, которые могут быть верными, прочными или же только благосклонными.
- Нижестоящие таксоны, относящиеся к субассоциациям, вариантам ассоциаций и фациям, не имеют своих характерных видов и отличаются лишь дифференциальными видами. При этом **субассоциации** и **варианты** представляют собой отклонения от основного типа ассоциации, обусловленные либо эдафически, либо климатически, либо хорологически. Более значительные отклонения дают основания для выделения субассоциаций, менее значительные – вариантов.
- **Фация** – самая мелкая единица, выделяемая в пределах вариантов по общности доминант.

Обзор фитоценологических единиц системы Браун-Бланке.

Ранг	Окончание	Примеры	
		<i>лесные сообщества</i>	<i>луговые сообщества</i>
Класс	-etea	Quercetea ilicis	Molinio-Arrhenatheretea
Порядок	-etalia	Quercetalia ilicis	Arrhenatheretalia
Союз	-ion	Quercion ilicis	Arrhenatherion
Ассоциация	-etum	Quercetum ilicis	Arrhenatheretum
Субассоциация	-etosum	Quercetum ilicis pubescentetosum	Arrhenatheretum brizetosum
Вариант	-	Quercetum ilicis pubescentetosum, Quercus coccifera-вариант	Salvia-вариант Arrhenatheretum brizetosum
Фация	-osum	-	Arrhenatheretum brizetosum bromosum erecti

The end.