

Индикационная геоботаника - 2

Список литературы

Воронов А.Г. Геоботаника. Учеб. Пособие для ун-тов и пед. ин-тов. Изд. 2-е. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.

Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.

Культиасов И.М. Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.

Аутэкология

Признаки видов, исследуемые НОР:

- Биологические: способ питания, отношения с фитофагами, репродуктивный процесс
- **Экологические: ЖФ (как комплекс морфолого-физиологических признаков, отражающих приспособленность вида к определенному набору абиотических и биотических факторов среды)**
- Стратегические: поведение видов

Понятие "жизненная форма"

- **И.Г. Серебряков(1964): жизненная форма – это своеобразная внешняя форма организмов, обусловленная биологией развития и внутренней структурой их органов, формируется в определенных поч-венно-климатических условиях, как приспособление жизни к этим условиям "**, т.е. это форма организмов, приспособившихся к своей среде обитания под длительным влиянием комплекса факторов.
- **или « Жизненная форма растения – это его габитус (внешняя форма вида), связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды ».**

Тенденции развития физиогномики

- Физиогномика (Уиттекер, 1980) – раздел НОР, который исследует морфологические особенности растений, определяющие внешний облик всего растительного сообщества, отражающий условия среды.
- Жф отражает адаптацию организма к определенному месту обитания
- ФТР (функциональные типы растений)– это ЖФ, но с акцентом на признаки, отражающие физиологию (метаболизм) растений, продуктивность, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонную ритмику, адаптацию к стрессовым нарушениям и т.д.
- Система ЖФ - первична
- ФГР (функциональные группы растений) – ЖФ+типы стратегий+экологические группы, именно это понятие в наст. время используется для характеристики растительности ландшафтов, существенно нарушенных влиянием человека

Система ЖФ до К.Раункиера

Древнегреческий ученый Теофраст более чем за три столетия до нашей эры в произведении «Исследования о растениях» систематизировал накопленные знания по морфологии растений.



- Он выделил 4 группы жизненных форм растений:
- Деревья он характеризовал как растения со стволом
- Кустарники – со множеством веток, отходящих прямо от корня
- Полукустарники – как растения, которые дают от корня много стеблей и множество веточек.
- Травы он объединял в группы по длительности жизни, характеру побегов, листьев, корневых систем, наличию луковиц и клубней.

Система ЖФ до К.Раункиера

Основоположник ботанической географии немецкий ученый Гумбольдт в результате знакомства с растительностью разных континентов в начале XIX в. выделил сначала 16, а затем 19 «основных форм», растений.



- Различал 16 типов растений
- «Основные формы» растений различаются физиономически: пальмы, бананы, мальвовые и баобабовые, вересковые, кактусовые, орхидеи, казуариновые, ароидные, лианы, алоэ, злаки, папоротники, лилейные, ивовые, миртовые, меластомовые, хвойные, мимозовые, лотосовые.

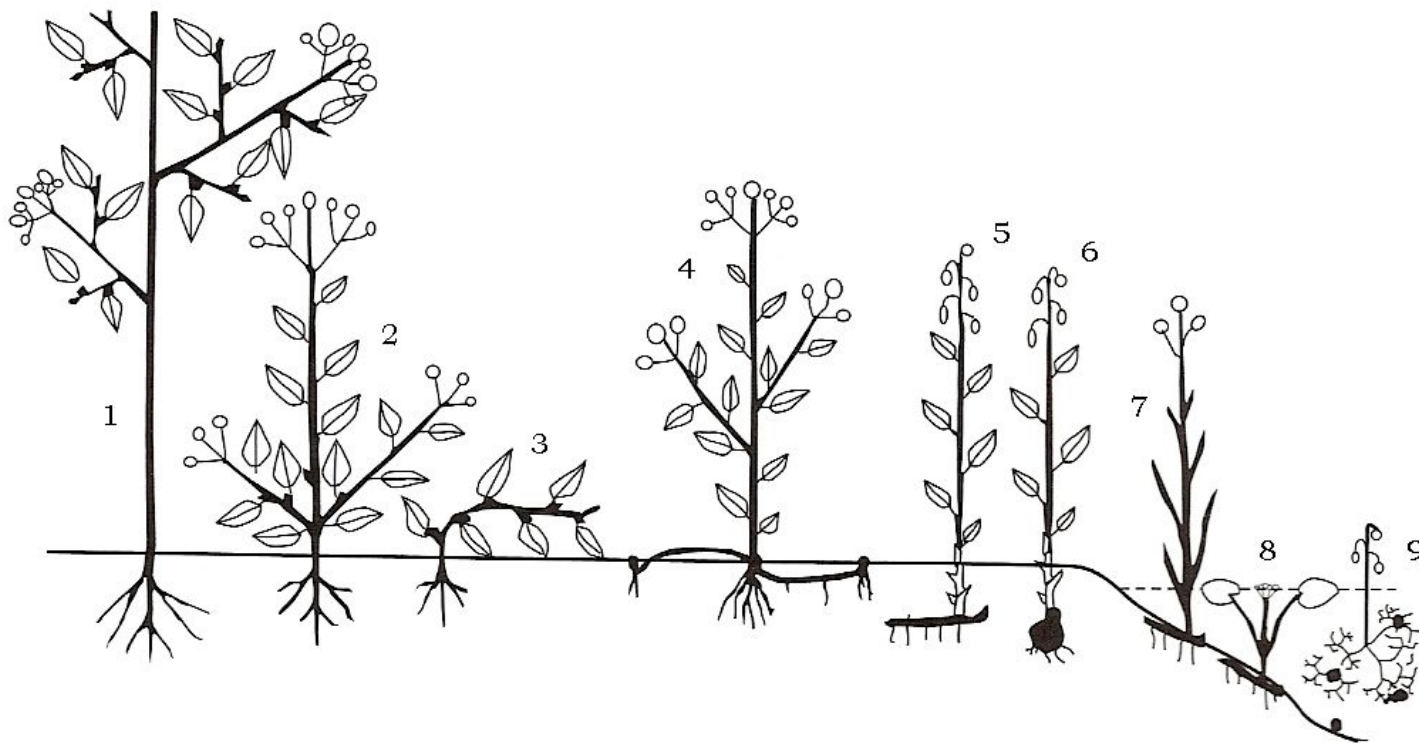
Система ЖФ до К.Раункиера



Йоханес (Евгений) Варминг
(дат. *Johannes Eugenius Bülow Warming*; 1841-1924) –

датский ботаник, эколог, микробиолог.
Ввел в науку понятие «жизненная форма».

Система ЖФ К.Раункиера



- Жизненные формы растений по Раункиеру (терофиты, аэрофиты и эпифиты не показаны): 1. Фанерофиты 2—3. Хамефиты 4. Гемикриптофиты 5—9. Криптофиты 5, 6. Геофиты 7. Гелофиты 8, 9. Гидрофиты

Система ЖФ К.Раункиера

- Фанерофиты (Ph) – почки возобновления, открытые или закрытые, расположены на вертикально растущих побегах высоко над землей (выше 30 см). Деревья, кустарники, лианы, стеб-левые суккуленты и стеблевые травы. Эта жизненная форма подразделена на 15 подтипов.
 - 1. Травянистые фанерофиты растут в условиях постоянно влажного тропического климата. Они напоминают высокие травы умеренного пояса, но их побеги живут несколько лет, не деревенея, а стебли, как правило, слабее, чем у деревянистых растений. К ним относятся бегония и многие виды семейств крапивных, бальзаминовых, молочайных, перечных, ароидных, коммелиновых и др.
 - 2. Вечнозеленые мегафанерофиты – растения более 30 м высоты с незащищенными почками.
 - 3. Вечнозеленые мезофанерофиты – растения высотой 8-30 м с незащищенными почками.
 - 4. Вечнозеленые микрофанерофиты – растения высотой 2-8 м с незащищенными почками.
 - 5. Вечнозеленые нанофанерофиты – растения ниже 2 м с незащищенными почками.
- 2-5-я группы объединяют деревянистые растения влажных тропических лесов.

- 6. Эпифитные фанерофиты – цветковые и папоротникообразные эпифиты тропических и субтропических лесов.
- 7. Вечнозеленые мегафанерофиты с защищенными почками.
- 8. Вечнозеленые мезофанерофиты с защищенными почками.
- 9. Вечнозеленые микрофанерофиты с защищенными почками.
- 10. Вечнозеленые нанофанерофиты с защищенными почками.
- 7-10-я группы объединяют деревянистые растения субтропических лавровых и жестколистных лесов, а также хвойные деревья и кустарники. К 10-й группе относят также вечнозеленые кустарнички умеренных и холодных широт (брусника, толокнянка и др.).
- 11. Стеблесуккулентные фанерофиты – кактусы, кактусовидные молочаи и др.
- 12. Мегафанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками.
- 13. Мезофанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками.
- 14. Микрофанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками.
- К 12-14-й группам автор относит деревья и кустарники лесов с опадающей на сухое или на холодное время года листвой, а также деревянистые растения саванн.
- 15. Нанофанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками. Кустарнички умеренных и холодных широт с опадающей на зиму листвой (карликовая березка и др.).

- Хамефиты (Ch) – почки возобновления близко к поверхности, не выше 20-30 см. В умеренных широтах побеги этих растений зимуют под снегом и не отмирают. Травянистые растения, кустарнички (черника, линнея северная, брусника, багульник простертый, морошка, дерен канадский).
- Эту жизненную форму автор подразделяет на четыре подтипа:

- 1. Полукустарниковые хамефиты, верхние части побегов которых отмирают к концу вегетационного периода, так что только нижние их части переносят неблагоприятный период. Виды этого подтипа произошли частично от травянистых фанерофитов, частично – от нанофанерофитов. Особенно характерны они для средиземноморского климата.



- 2. Пассивные хамефиты, вегетативные побеги которых отрицательно геотропичны и остаются неизменными в начале неблагоприятного периода. Они слабы, у них нет достаточно развитой механической ткани и поэтому не могут стоять прямо, падают и лежат на земле. На концах они приподнимаются, так как рост концов побегов вызывает



- 3. Активные хамефиты, вегетативные побеги которых остаются неизменными в начале неблагоприятного периода. Эти побеги лежат на поверхности земли потому, что они трансверсально (поперечно) геотропичны. Поэтому в отличие от побегов пассивных хамефитов побеги этих растений на концах не приподнимаются.



- 4. Растения-подушки. Побеги их отрицательно геотропичны, как и у пассивных хамефитов, но растут они так тесно, что не дают упасть друг другу, даже если механическая ткань развита слабо. Побеги короткие. Подушковидный рост защищает от неблагоприятных условий среды.



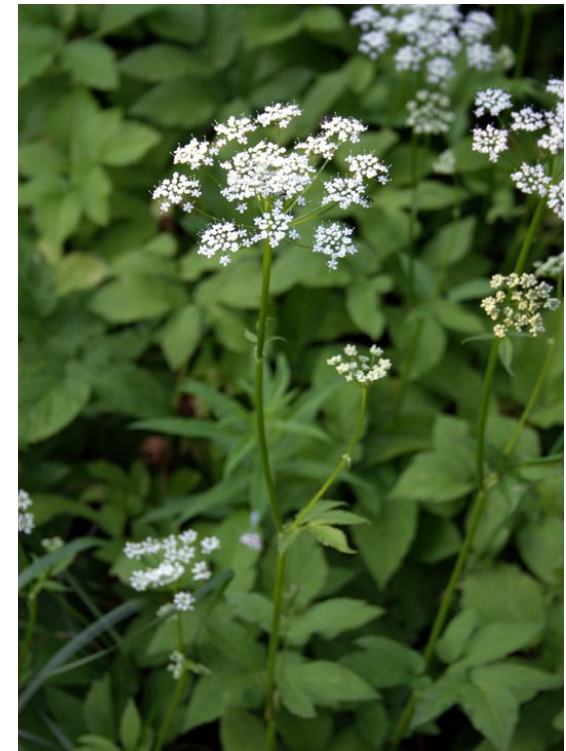
- Гемикриптофиты (Hк) – почки возобновления на поверхности почвы или в самом поверхностном слое, под подстилкой. Дернообразующие, надземные побеги к зиме отмирают. Многие луговые и лесные растения (одуванчик, злаки, осоки, лютик Франше, лапчатка земляниколистная, хохлатка бледная, пионы, башмачки, крапива).
- Эту жизненную форму автор подразделяет на три подтипа:

- 1. Протогемикриптофиты. К этому подтипу относятся гемикриптофиты, у которых воздушные побеги, несущие листья и цветки, удалены от основания. Наиболее крупные листья находятся в средней части побега, и их размеры уменьшаются книзу и кверху от средней части. Книзу листья становятся чешуйчатыми и служат для защиты почек в неблагоприятный период. Они ежегодно образуют не цветущие удлиненные воздушные побеги, которые при благоприятных условиях могут пережить зиму, и в этом случае растение ведет себя как полукустарниковый хамефит.

- Этот подтип встречается там, где неблагоприятный период вызван...



- 2. Частично розеточные гемикриптофиты. К этому подтипу автор относит гемикриптофиты, у которых воздушные побеги, несущие и листья и цветки, характеризуются тем, что самые крупные листья и обычно в наибольшем числе находятся в нижней части побега, где междоузлия более или менее укорочены, так что листья образуют род розетки. Эти растения обитают преимущественно в умеренном климате, где лето не очень сухое и где почва покрыта снегом на более или менее длительный срок.



- 3. Розеточные гемикриптофиты. К этому подтипу относятся гемикриптофиты, у которых удлиненная надземная часть побега несет только цветки, а листья сосредоточены у основания побега. В большинстве случаев эти растения в первый год развивают розетку листьев и лишь на второй год дают безлистный вертикальный надземный побег. Они обитают преимущественно в районах со снежным покровом. Многие из них имеют вечнозеленые листья. Из розеточных гемикриптофитов не образуют столонов росянка (*Drosera*), кермек (*Statice*), первоцвет (*Primula*), маргаритка (*Bellis*), одуванчик (*Taraxacum*), кульбаба (*Leontodon*) и др. Имеет столоны подбел (*Petasites*)



- Криптофиты (Cr) – почки возобновления на подземных органах (клубнях, корневищах), скрыты в почве (геофиты) или под водой (гидрофиты и гедатофиты). Лучше всего защищены от иссушения. Многолетние травы с отмирающими надземными частями (ландыш, адонис амурский, хохлатки расставленная и сомнительная, василисники, ветровочки, луки, тюльпаны, лилии, калужница, такла, белокрыльник)
- Эта жизненная форма подразделена на три подтипа:

- **1. Геофиты.** К этому подтипу отнесены растения, у которых почки и окончания побегов, приспособленные к перенесению неблагоприятного сезона, развиваются на подземных побегах на некоторой глубине. Особенно типичны они для степей, хотя встречаются и в других зонах, и там, где неблагоприятный период вызван засухой, и там, где он вызван морозами. Обычно растения этого подтипа имеют запасы питательных веществ.



- **2. Гелофиты.** К этому подтипу отнесены виды, которые растут в почве, насыщенной водой, или в воде, над которой поднимаются их листоносные и цветоносные побеги. К их числу относятся аир (*Acorus calamus*), ежеголовка (*Sparganium*), рогоз (*Typha*), камыш (*Scirpus*), частуха (*Alisma*), стрелолист (*Sagittaria*) и др.
- **3. Гидрофиты.** В этот подтип входят растения, живущие в воде и переносящие неблагоприятный период при помощи почек на корневищах или почек, свободно лежащих на дне водоема. Листья этих растений погруженные или плавающие; над поверхностью воды поднимаются (и то не у всех видов) только цветки или соцветия.

- Терофиты (Th) – возобновление только семянами. Неблагоприятный период года переживают на стадии семян. Все терофиты – однолетние растения (маки, марьянник розовый).
- Ими сравнительно богаты степи, полупустыни и пустыни. К этой группе, кроме обычных однолетников, относятся и зимующие однолетники, которые, начав развитие осенью, зимуют в вегетативном состоянии и будущей весной или летом заканчивают свой цикл развития.

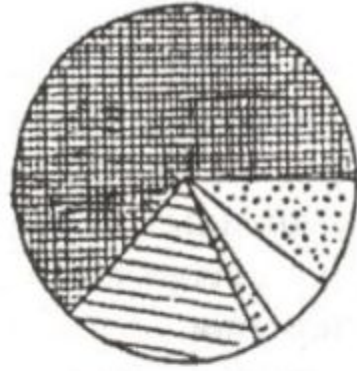


Биоморфологический спектр

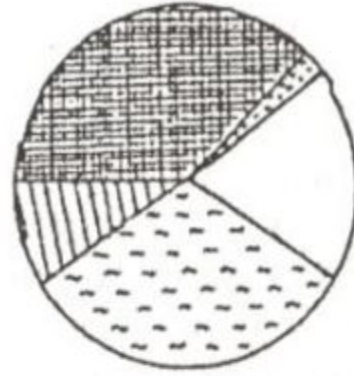
Район	Количество видов	Ph	Ch	Hk	Cr	Th
Сейшельские о-ва (влажн. тропики)	258	61	6	12	5	16
Аргентина (сух. субтропики)	866	12	6	29	11	42
Дания (холодный умеренный пояс)	1084	7	3	50	22	18
Баффинова земля (арктический пояс)	129	1	30	51	16	2
Спектр всего мира	-	47	9	27	4	12



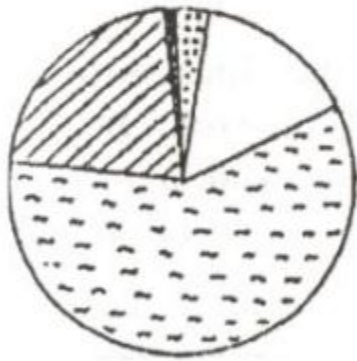
Тропический
дождевой лес



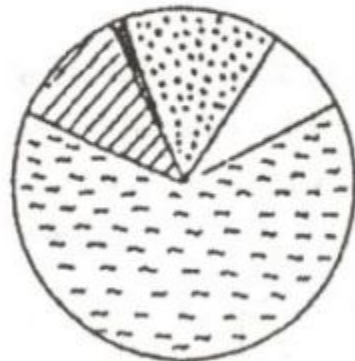
Субтропический
лес



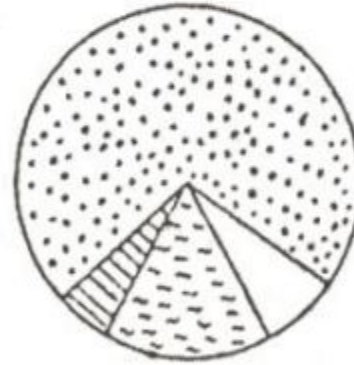
Широколиственный
лес



Тундра



Степь



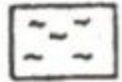
Пустыня



1



2



3



4



5

Соотношение жизненных форм в зональных типах растительности земного шара (по Р. Уиттекеру, 1980):

1 – фанерофиты, 2 – хамефиты, 3 – гемикриптофиты, 4 – криптофиты, 5 – терофиты

Классификация И.Г. Серебрякова

Отделы	Типы
А. Древесные растения	I – деревья, II – кустарники, III – кустарнички
Б. Полудревесные растения	IV – полукустарники и полукустарнички
В. Наземные травы	V – поликарпические травы, VI – монокарпические травы
Г. Водные травы	VII – земноводные травы (болотные, или гелофиты – почки возобновления под водой, побеги – над водой), VIII – плавающие и подводные травы (гедатофиты и гидрофиты)

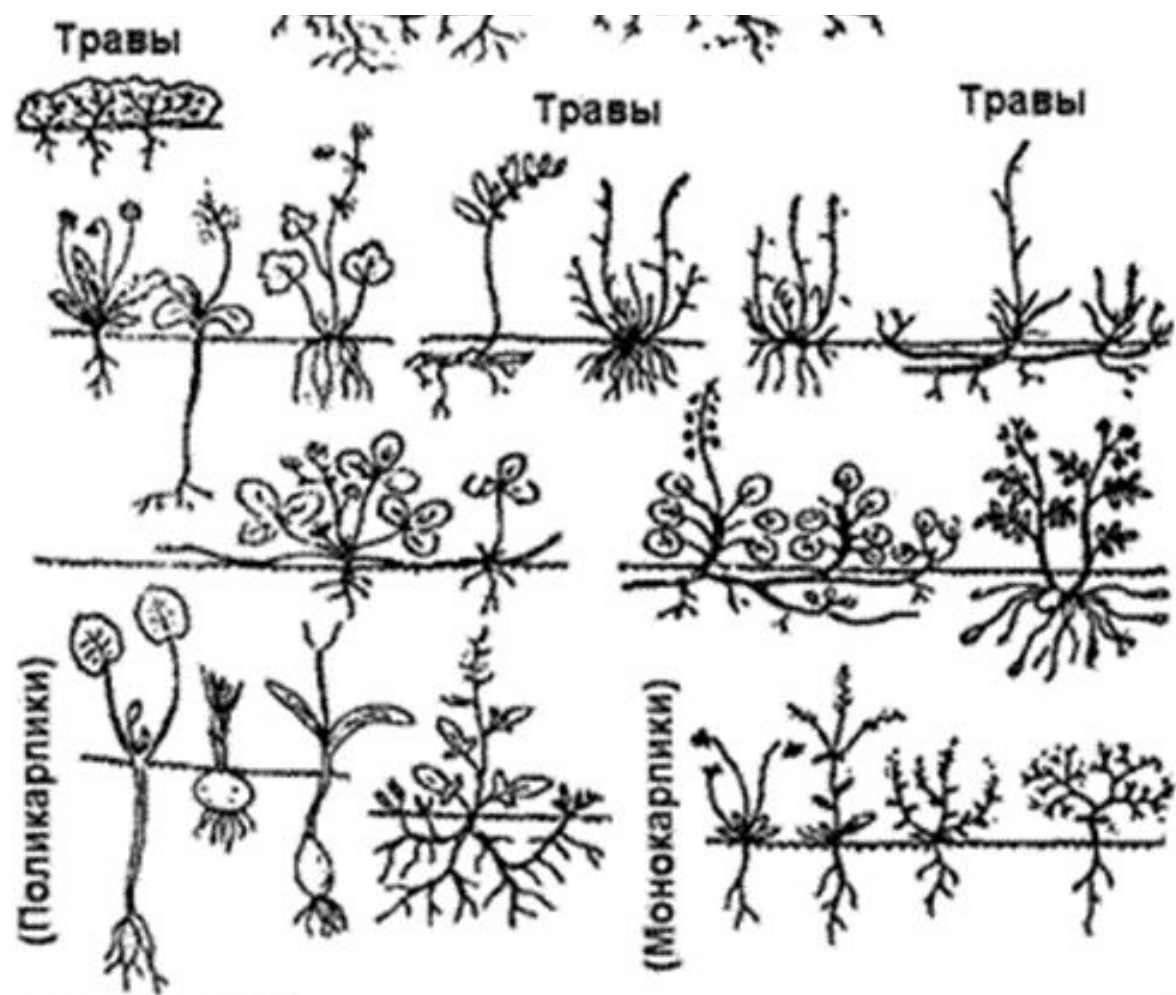
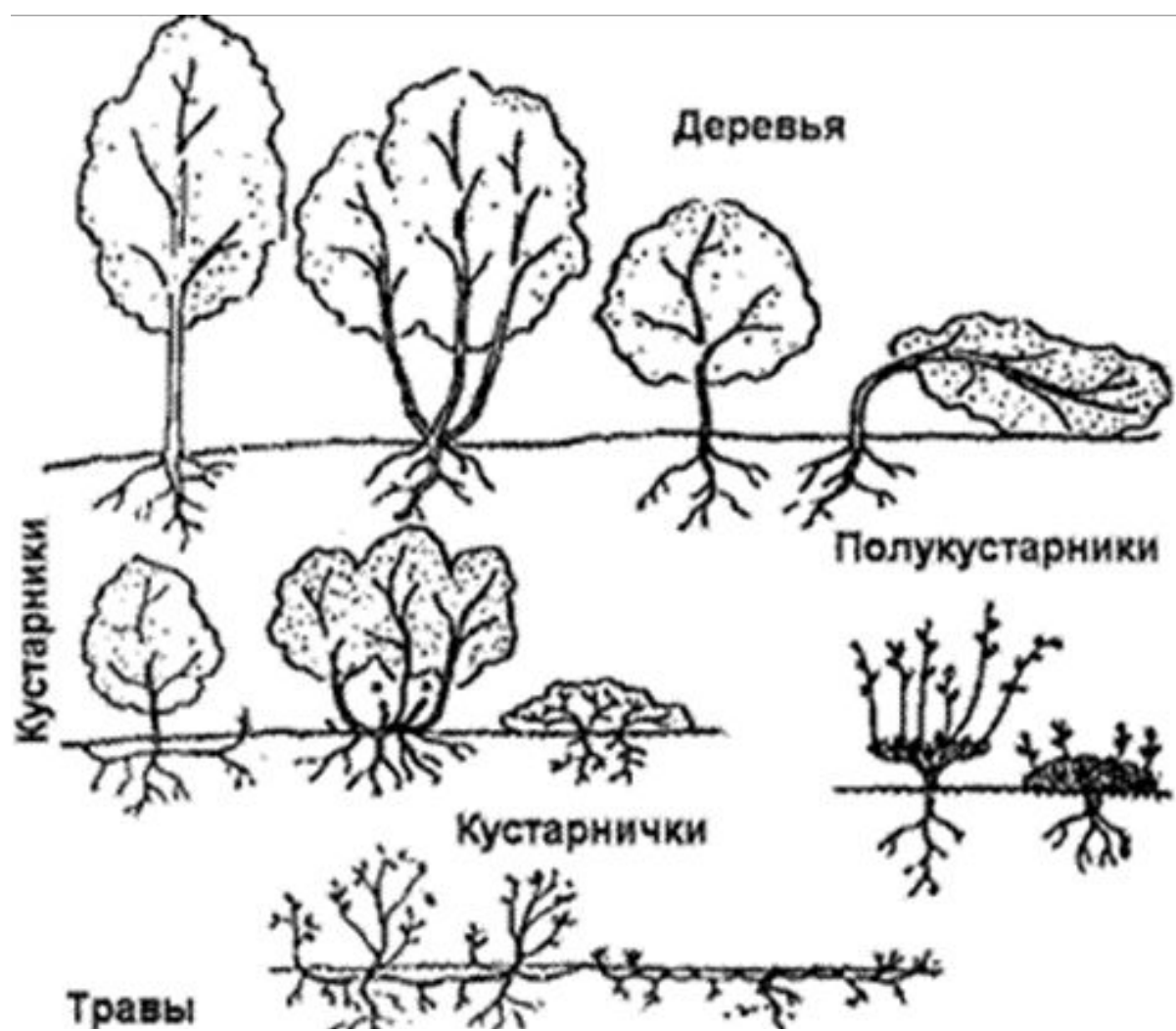


Рис. Жизненные формы покрыто-семянных растений (по И.Г. Серебрякову)



Соотношение отделов и типов жизненных форм покрытосеменных растений (по И.Г. Серебрякову, 1962)

Понятия "экобиоморфа" и "онтобиоморфа"

- Экобиоморфы . Понятия „жизненная форма" и понятие „экобиоморфа" по содержанию очень близки и они могут употребляться как синонимы. В то же время в разных условиях среды даже у близкородственных организмов внешние, или морфологические, признаки могут сильно различаться.



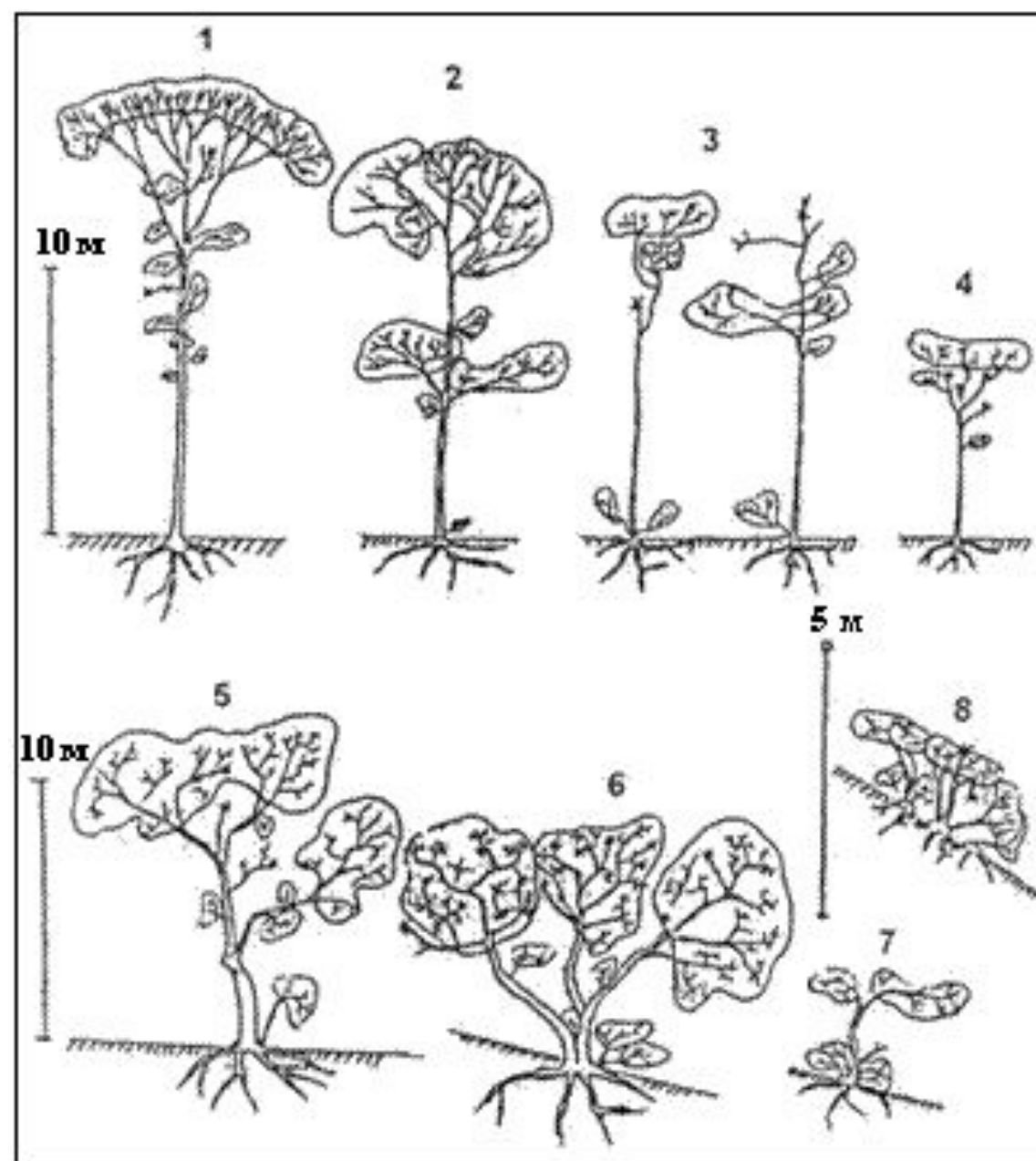


Рис. Экобиоморфы дуба монгольского на южных склонах Приморского края

1 – прямоствольное дерево с парашютообразной формой кроны (высота 17-18 м);

2 – прямоствольное дерево с разорванной кроной, состоящей из двух и более частей (высота 13-14 м);

3 – прямоствольное дерево с отмершей вершиной и небольшой кроной (высота 9-12 м);

4 – дерево с одним искривленным стволом и сильно развитым скелетом кроны (высота 10-12 м);

5 – прямоствольное небольшое дерево с плоской кроной (высота не более 7 м);

6 – дерево с несколькими стволами (высота не более 7 м);

7 – небольшое деревце с плоской кроной (высота до 4 м);

8 – кустовидная

- **Онтобиоморфы.** В разные периоды жизни среда обитания растения может очень сильно различаться. В процессе возрастного перехода растений из одних условий произрастания в другие (из одного яруса в другой) меняется и жизненная форма растения. Форма роста, свойственная виду в определенные периоды его жизненного цикла (онтогенеза) называется онтобиоморфой.



Функциональные типы растений и функциональные группы растений

Система ФТР Вох, 1996

- Тропические вечнозеленые широколиственные деревья
- Тропические листопадные широколиственные деревья
- экстратропические вечнозеленые широколиственные деревья (с лавровидными кожистыми листьями)
- Листопадные широколиственные деревья умеренной широты
- Иглолистные вечнозеленые деревья умеренной полосы
- Иглолистные листопадные деревья умеренной и бореальной полосы
- Склерофитные вечнозеленые деревья и кустарники
- Склерофитно-кожистые вечнозеленые и полувечнозеленые кустарники и кустарнички (растений пустынь)
- Листопадные кустарнички (растений полупустынь)
- Широколиственные кустарнички с коротким периодом развития (тундровые растения)
- Вечнозеленые кустарнички, кустарники, травы, образующие дерновины и переживающие холодные ночи в состоянии покоя (альпийские растения тропиков)
- Граминоиды (злаки, осоки)
- Стресс-толерантные суккуленты
- Травы-эфемеры
- Стресс-толерантные маленькие растения (мхи, лишайники)

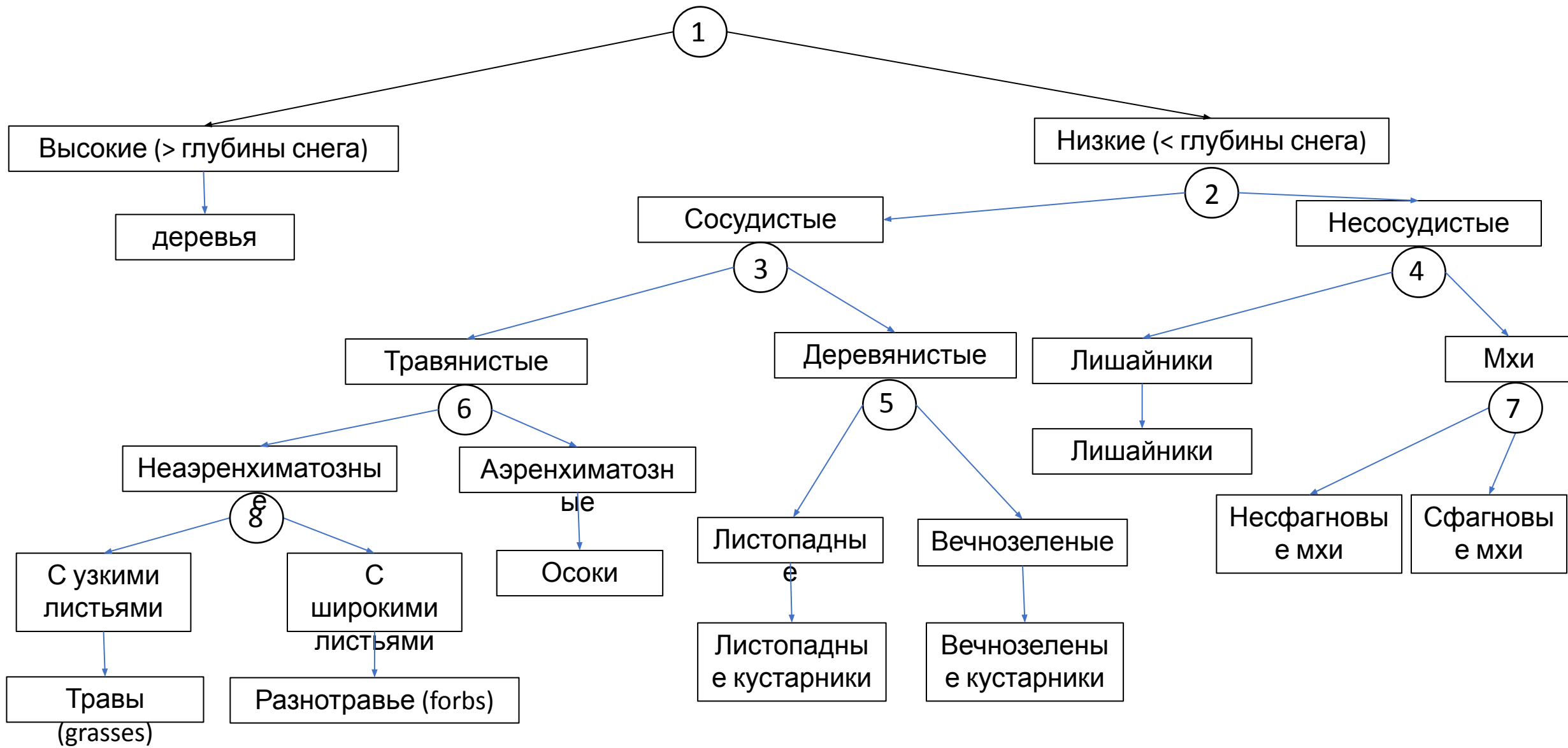
- Система Nemanu, Running, 1996:
- Широколиственные вечнозеленые деревья и кустарники
- Широколиственные листопадные деревья и кустарники
- Иглолиственные вечнозеленые деревья и кустарники
- Иглолиственные листопадные деревья и кустарники

- Дальнейшее их деление на подтипы по климату
- 1: тропические мангровые, тропические и субтропические сезонные, субтропические дождевые, умеренно-субполярные дождевые, широколиственные склерофитные с зимними дождями и т.д.
- +хорошо работает, т.к. выделенные биомы различаются

Функциональные типы растений как предикторы временных реакций арктической растительности на глобальные изменения

Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change

Chapin, F. Stuart, Bret-Harte, M. Syndonia, Hobbie, Sarah E. & Zhong, Hailin, 1996



Критерии обособления:

- ① Разница в альбедо, биомассе. У высоких больше поглощение углерода и больше потери воды
- ② Разница в доступе к почвенной влаге. Сосудистые растут при более благоприятных условиях; несосудистые- в условиях чрезмерной влажности и бедности субстрата
- ③ Разница в высоте кроны, доминирующему положению деревянистых видов в мезофитных условиях
- ④ По накоплению углерода в условиях современного климата. Лишайники занимают сухие, низкопродуктивные местообитания с грубообломочным субстратом. Мхи обитают в условиях повышенного увлажнения с медленным разложением органики и накоплением торфа
- ⑤ Разница в продолжительности периода фотосинтеза, сохранении/сбрасывании листьев. Листопадные виды обладают повышенной кормовой ценностью, растут в относительно богатых местообитаниях. Вечнозеленые виды предпочитают сухие малопродуктивные места
- ⑥ Различия в возможности запасать кислород и доставлять его на глубину (аэренхиматозные растения)
- ⑦ Разница в возможности удерживать воду, формировать торф
- ⑧ Разница в кормовой ценности, виде опыления (виды с узкими листьями- с помощью ветра), условиях местообитаний: виды с широкими листьями предпочитают влажные и богатые местообитания; виды с узкими листьями- песчаный субстрат, крутые склоны южной

- Тундры: Chapin FS III, Bret-Harte MS, Hobbie SE, Zhong H (1996) Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *J Veg Sci* 7:347–358
- Саванны: [Skarpe C.](#), 1996. Plant functional types and climate in a southern African savanna//[J. Veget. Sci.](#) V. 7. № 3. P. 397-404
- Широколиственные леса: Bugmann H., 1996. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing//*J. Veget. Sci.* V. 7. № 3. P. 359-370
- Пирогенная сукцессия: Condit R., Hubbell S. P., Foster R.B., 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic changes in tropical forests//*J. Veget. Sci.* V. 7. № 3. P. 405-416
- Усиление выпаса: Aguilar Silva F.J., Diaz Barradas M. C., Zunzunegui M., 1996. Growth of *Halimium halimifolium* under simulated and natural browsing in the Donana National Park (SW Spain)//*J. Veget. Sci.* V. 7. № 5. P. 609-614
- Системы ФГР: [Muller S.C.](#), [Overbeck G.E.](#), [Pfadenhauer J.](#), [Pillar V.D.](#), 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones//[Plant Ecol.](#) V. 189. № 1. P. 1-14 /// Liira J., Schmidt T., Aavik T. et al., 2008. Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes//*J. Veget. Sci.* V. 19. № 1. P. 3-14