Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Сибирский государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

**Н.В. Исайкина, В.Ю. Андреева, М.С. Ларькина,
М.В. Белоусов**

Основы экологии растений

учебное пособие

**ТОМСК
Издательство СибГМУ
2025**

УДК 581.5(075.8)
ББК 28.58я73
О 753

О 753 Основы экологии растений: учебное пособие / Н. В. Исайкина, В. Ю. Андреева, М. С. Ларькина, М. В. Белоусов. – Томск: Изд-во СибГМУ, 2025. – 113 с.

Ботаника в высшем фармацевтическом образовании является общетеоретической базисной дисциплиной в системе подготовки провизора. Ботаника необходима для овладения специальной фармацевтической дисциплиной — фармакогнозией, она дает основы биологических знаний, необходимые для понимания и усвоения ряда других медико-биологических дисциплин (микробиологии, физиологии человека, фармакологии и др.).

Теоретические сведения, изложенные в пособии, могут быть использованы при самостоятельной подготовке студентов к лабораторным занятиям, контрольным работам, зачетам и экзаменам.

Данное учебное пособие познакомит студентов с основами экологии растений, ботанической географии и геоботаники, которые позволят обучающимся определять экологические группы растений, ориентироваться в типах растительности, дадут понимание ареала и местообитания растения.

Учебное пособие «Основы экологии растений» подготовлено по дисциплине «Ботаника» в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом высшего профессионального образования, по основным профессиональным образовательным программам специалитета по специальности «Фармация».

УДК 581.5(075.8)
ББК 28.58я73

Рецензент:
Н.С. Зиннер — канд. биол. наук, научный сотрудник СиБС ТГУ, доцент каф. сельскохозяйственной биологии БИ ТГУ.

Утверждено и рекомендовано к печати методической комиссией фармацевтического факультета ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России (протокол № 02 от 03.10.2024 г.)

© Издательство СибГМУ, 2025
© Исайкина Н.В., Андреева В.Ю., Ларькина М.С., Белоусов М.В., 2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4

РАЗДЕЛ I. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ 5

Тема 1. Основы экологии растений 5

1. Классификация экологических факторов 5

2. Экологические единицы 8

3. Экологические группы растений по отношению к влаге 10

4. Экологические группы растений по отношению к свету 19

5. Экологические группы растений по отношению к температуре 24

6. Экологические группы растений по отношению к почвенным факторам 27

7. Топографические факторы 37

8. Биотические факторы 38

9. Антропогенные факторы 39

10. Классификация жизненных форм растений 40

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ 54

РАЗДЕЛ II. ОСНОВЫ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ И ГЕОБОТАНИКИ 56

Тема 2. Основы флористической географии и геоботаники 56

I. Основы флористической географии 56

1. Учение об ареалах 56

2. Учение о флоре 63

II. Основы геоботаники 80

1. Основы фитоценологии 81

2. Классификация растительности 86

3. География растительности 87

4. Растительность России 90

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ 110

Список литературы 112

ВВЕДЕНИЕ

Ботаника в высшем фармацевтическом образовании является общетеоретической базовой дисциплиной в системе подготовки провизора. Ботаника необходима для овладения специальной фармацевтической дисциплиной — фармакогнозией, она дает основы биологических знаний, необходимые для понимания и усвоения ряда других медико-биологических дисциплин (микробиологии, физиологии человека, фармакологии, культивирования лекарственных растений и др.).

Данное учебное пособие познакомит студентов с основами экологии растений, ботанической географии и геоботаники, которые позволят обучающимся определять экологические группы растений, ориентироваться в типах растительности, дадут понимание ареала и местообитания растения.

Раздел I посвящен изучению основ экологии растений. В результате изучения материала студенты получат навык определения экологических групп растений и способов адаптации растений к окружающим условиям, что необходимо для понимания условий произрастания растений, особенностей сбора, сушки и хранения лекарственного растительного сырья, выявления диагностически значимых признаков, а также введения данного растения в культуру. Раздел II знакомит с географией и классификацией растительности, учениями об ареалах, флоре. Эти знания позволяют студенту получить навык поиска необходимых лекарственных растений в природе, усвоить понимание условий благоприятного существования растения для накопления в нем максимального количества БАВ.

Теоретические сведения, изложенные в пособии, могут быть использованы при самостоятельной подготовке студентов к лабораторным занятиям, контрольным работам, зачетам и экзаменам.

РАЗДЕЛ I

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Тема 1. Основы экологии растений

Цель: познакомиться с экологическими факторами и их влиянием на формирование морфологических признаков растений.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЗАНЯТИЮ

1. Классификация экологических факторов.
2. Экологические единицы.
3. Экологические группы растений по отношению к влаге.
4. Экологические группы растений по отношению к свету.
5. Экологические группы растений по отношению к температуре.
6. Экологические группы растений по отношению к почвенным факторам.
7. Топографические факторы.
8. Биотические факторы.
9. Антропогенные факторы.
10. Классификация жизненных форм растений.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

Экология растений — наука об отношениях между растениями и окружающей средой. Слово «экология» происходит от греческого *ойкос* — жилище, убежище и *логос* — наука. Определение термина «экология» было дано зоологом Э. Геккелем в 1866 г., в ботанике он был впервые употреблён в 1885 г. датским учёным Е. Вармингом. Экология изучает связь растений с окружающей средой и является научной основой для организации ресурсоведческих исследований лекарственных растений. Необходима для решения вопросов об охране окружающей среды.

1. Классификация экологических факторов

Среда, в которой обитает растение, неоднородна и состоит из совокупности отдельных элементов, или факторов, значение которых для растений неодинаково. С этой точки зрения элементы среды делятся на три группы:

- необходимые для существования растений;
- вредные;
- индифферентные (безразличные), не играющие никакой роли в жизни растений.

Необходимые и вредные элементы среды в совокупности составляют экологические факторы. Индифферентные элементы к экологическим факторам не относятся.

В экологии растений факторы классифицируются по характеру воздействия на организм и по их происхождению.

По характеру воздействия различают *прямодействующие* и *косвеннодействующие* экологические факторы. Прямодействующие факторы оказывают непосредственное влияние на растительный организм. Среди них особо важную роль играют физиологически действующие факторы, например, свет, вода, элементы минерального питания.

Косвеннодействующими называют факторы, влияющие на организм опосредованно, через изменение прямодействующих факторов, например, рельеф.

По происхождению выделяют следующие основные категории экологических факторов:

1. *Абиотические* — факторы неживой природы:
   - климатические: свет, тепло, влага, состав и движение воздуха;
   - эдафические (почвенно-грунтовые): разнообразные химические и физические свойства почв;
   - топографические (орографические): факторы, обусловленные рельефом.
2. *Биотические факторы* — отражают влияние друг на друга совместно обитающих организмов:
   - влияние на растения других (соседних) растений;
   - влияние на растения животных;
   - влияние на растения микроорганизмов.
3. *Антропогенные факторы* — всевозможные воздействия человека на растения.

Экологические факторы влияют на растительный организм не изолированно друг от друга, а во всей их совокупности, образуя единую среду обитания. Различают две категории среды обитания: экотоп и местообитание (биотоп). Под ***экотопом*** понимают первичный комплекс абиотических экологических факторов на любом конкретном однородном участке земной поверхности. В чистом виде экотопы могут сформироваться лишь на участках, еще не заселённых организмами, например, на недавно застывших лавовых потоках, на свежих осыпях обрывистых склонов, на речных песчаных и галечниковых отмелях. Под влиянием организмов, заселяющих экотоп, последний превращается в ***местообитание (биотоп)***, который представляет собой совокупность всех экологических факторов (абиотических, биотических, а нередко и антропогенных) на любом конкретном однородном участке земной поверхности.

Влияние экологических факторов на растительный организм очень разнообразно. Однако в нем обнаруживаются некоторые общие закономерности. Экологические факторы в природе соединены в комплексы, и на растение всегда действует весь комплекс факторов местообитания, причем общее влияние факторов местообитания на растение не равно сумме влияний отдельных факторов.

Влияние экологических факторов на растения зависит не только от величины фактора, но также от природы организма и от его состояния в период действия фактора. Поэтому одни и те же факторы имеют неодинаковое значение в жизни разных видов растений и на разных стадиях развития растений одного и того же вида.

Действие каждого фактора на растительный организм зависит от количественного выражения других факторов. Взаимодействие факторов проявляется в их частичной заменяемости, суть которой состоит в том, что уменьшение значений одного фактора может быть компенсировано увеличением интенсивности другого, и поэтому реакция растения остаётся неизменной. Так, например, при ослаблении освещённости интенсивность фотосинтеза не изменится, если соответственно увеличить содержание углекислого газа в воздухе. В природе нередко встречаются местообитания, которые характеризуются различной выраженностью экологических факторов, но имеют сходный растительный покров. Такие местообитания называют биологически равноценными. В то же время ни один из необходимых растению экологических факторов не может быть полностью заменён другим фактором: нельзя вырастить зеленое растение в полной темноте даже на очень плодородной почве или на дистиллированной воде при оптимальных условиях освещения.

Факторы, значения которых лежат вне зоны оптимума для данного вида, носят название ***лимитирующих***. Именно лимитирующие факторы определяют существование вида в конкретном местообитании.

В отличие от животных растения ведут прикреплённый образ жизни и связаны в течение всей жизни с одними и теми же местообитаниями, которые подвергаются

разнообразным изменениям во времени. Чтобы выжить, каждое растение должно обладать свойством приспособленности к определенному диапазону экологических условий, которое закрепляется наследственно и называется ***экологической пластичностью***, или ***нормой реакции***. Таким образом, ***пластичность*** — это способность растений отправлять свои жизненные функции в пределах более или менее широких количественных изменений экологических факторов. Однако по отношению к любому экологическому фактору в границах диапазона пластичности растение ведёт себя неодинаково при разных значениях фактора. Действие экологического фактора на растение можно изобразить графически в виде так называемой ***кривой жизнедеятельности, или экологической кривой*** (рис. 1).

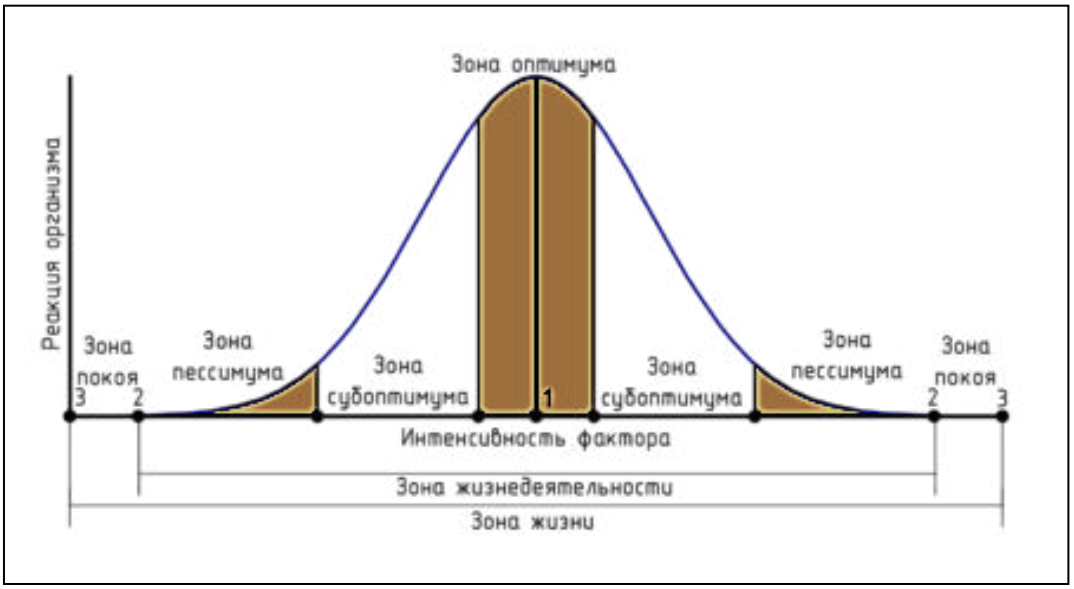

Рис. 1. Схема действия экологического фактора на растение:
1 – точка оптимума, 2 – точки минимума и максимума, 3 – летальные точки

На кривой жизнедеятельности выделяют некоторые точки и зоны:

А. Кардинальные точки:

2, 3 — точки минимума и максимума — крайние значения фактора, при которых возможна жизнедеятельность организма;

1 — точка оптимума — наиболее благоприятное значение фактора.

Б. Зоны:

- *оптимума* — ограничивает диапазон наиболее благоприятных значений фактора;
- *субоптимума* — растение начинает угнетаться;
- *пессимума* (верхнего и нижнего) — диапазоны значений фактора, в которых организм испытывает сильное угнетение;
- *зоны покоя* (верхнего и нижнего) — крайне неблагоприятные значения фактора, при которых организм остаётся живым, но переходит в состояние покоя;
- *жизнедеятельности* — располагается между экстремальными точками (минимумом и максимумом) и охватывает весь диапазон пластичности организма, в пределах которого он способен отправлять свои жизненные функции и пребывать в активном состоянии;
- зона жизни — диапазон значений фактора, в котором организм остаётся живым.

Вблизи экстремальных точек лежат сублетальные (крайне неблагоприятные) величины фактора, а за пределами — летальные (губительные).

Норма реакции определяется генотипом: чем больше протяжённость кривой жизнедеятельности по оси абсцисс, тем выше экологическая пластичность растения или вида в целом.

Пластичность растительных видов варьирует в широких пределах, в зависимости от этого виды делятся на три группы: стенотопы, эвритопы, умеренно пластичные виды.

Стенотопы — это малопластичные виды, способные существовать в узком диапазоне того или иного экологического фактора, например, растения влажных экваториальных лесов, которые обитают в условиях относительно стабильных температур, приблизительно от 20 до 30 ^{0}C.

Эвритопы характеризуются значительной пластичностью и способны осваивать разнообразные местообитания по отдельным факторам. К эвритопам относится, например, сосна обыкновенная (Pinus sylvestris), произрастающая на различных по увлажнению и плодородию почвах: на сухих и бедных песках, на сравнительно богатых дерновых почвах и на очень бедных переувлажнённых верховых торфяниках.

Умеренно пластичные, к которым относится подавляющее большинство видов, занимают промежуточное положение между стенотопами и эвритопами. Разделяя виды на указанные выше группы, нужно учитывать, что эти группы выделяются по отдельным экологическим факторам и не характеризуют специфичности вида по остальным факторам. Вид может быть стенотопом по одному фактору, эвритопом по другому и умеренно пластичным по отношению к третьему фактору.

2. Экологические единицы

Основной экологической единицей растительного мира является вид. Каждый вид объединяет особи, сходные по экологическим потребностям, и способен существовать лишь в определенных экологических условиях. Кривые жизнедеятельности разных видов могут налагаться в той или иной мере друг на друга, но полностью они никогда не совпадают. Это свидетельствует о том, что каждый вид растений экологически индивидуален и неповторим.

Однако вид — не единственная экологическая единица. С одной стороны, виды растений расчленяются на внутривидовые экологические единицы, а с другой — они объединяются в надвидовые экологические единицы.

2.1. Внутривидовые экологические единицы

Ареалы видов занимают более или менее крупные территории с разнообразными условиями существования растений. Поэтому, несмотря на то, что вид в пределах его ареала приурочен к каким-то определённым местообитаниям, эти местообитания оказываются далеко не одинаковыми по климатическим, эдафическим и биотическим факторам. Адаптация вида к специфике занимаемых им местообитаний осуществляется двумя путями: выработкой определённой пластичности, т. е. определённой широты нормы реагирования, о чем говорилось выше, и дифференциацией вида на внутривидовые экологические единицы — *ценопопуляции, экотипы, экады и биотипы*.

Ценопопуляцией называют совокупность особей вида в пределах одного фитоценоза, занимающего то или иное местообитание. Она объединяет особи, более сходные по всем признакам, чем в пределах всего вида. Ценопопуляция является основной экологической единицей. Каждый вид состоит из огромного числа ценопопуляций, в форме которых он и существует в природе.

Однако ценопопуляция является тоже не вполне однородной единицей. Она расчленяется на элементарные внутривидовые надорганизменные единицы — *биотипы*. ***Биотип*** объединяет группу особей одной ценопопуляций, имеющих одинаковый генотип и в высокой степени сходных по всем признакам. Нередко особи биотипа являются потомками одного материнского растения.

Под ***экотипом*** понимают совокупность экологически близких ценопопуляций вида, приуроченных к определенному типу местообитаний и обладающих сходными наследственно закреплёнными признаками, выработавшимися в сходных условиях существования растений. Различают три основные группы экотипов — *климатические, эдафические и биотические*.

Климатические, или географические, экотипы возникают под влиянием изменений климата в разных частях ареала вида. Они характерны для видов с обширными ареалами, охватывающими разные климатические зоны. ***Эдафические экотипы*** образуются под влиянием различных почвенно-грунтовых условий. Они связаны с определёнными эдафическими типами местообитаний, освоенными разными ценопопуляциями вида, и обычно располагаются в пределах одного и того же географического района, а иногда в непосредственной близости друг от друга. Биотические экотипы возникают под влиянием на ценопопуляции вида других, совместно произрастающих видов растений или каких-то животных.

Разные виды растений имеют различное число экотипов. Есть виды достаточно однородные в экологическом отношении, они не разделяются на экотипы, а есть виды экологически разнородные, в их составе выделяется несколько, а иногда и много экотипов, например, у сосны обыкновенной выявлено более 30 экотипов. Возникновение экотипов у растений — это длительный исторический процесс, а в случае прогрессивного развития того или иного экотипа он может дать начало новому виду.

Экада, или экологическая модификация, так же, как и экотип, объединяет экологически близкие ценопопуляции вида, приуроченные к однотипным местообитаниям и обладающие сходными признаками, возникшими под влиянием данных местообитаний, но в отличие от экотипа эти признаки не закреплены в генотипе и относятся к категории фенотипических (модификационных). Наглядным примером экады является болотная форма сосны обыкновенной, которая резко отличается от типичной лесной формы карликовым ростом, искривлённым стволом, мелкими шишками, короткой хвоей и другими признаками. Однако из семян болотной сосны на лесных почвах вырастают нормально развитые деревья. Более того, после осушения болота карликовые деревца сосны резко увеличивают прирост и постепенно приобретают признаки, свойственные лесной форме сосны.

2.2. Надвидовые экологические единицы

В экологии растений различают две основные надвидовые экологические единицы — экологическую группу и жизненную форму.

Экологическая группа отражает отношение растений к какому-либо одному фактору. Она объединяет виды, одинаково реагирующие на тот или иной фактор, нуждающиеся для их нормального развития в сходных интенсивностях данного фактора и имеющие близкие значения точек оптимума. Виды, входящие в одну и ту же экологическую группу, характеризуются не только сходными потребностями в каком-то экологическом факторе, но также и рядом сходных наследственно закреплённых анатомо-морфологических признаков, обусловленных данным фактором. Наиболее важными экологическими факторами, влияющими на структуру растений, являются влажность почвы, воздуха и свет, большое значение имеют также тепловые условия, особенности почв, конкурентные отношения в сообществе и ряд других условий. К сходным условиям растения могут приспосабливаться по-разному, вырабатывая разную «стратегию» использования имеющихся и компенсации недостающих жизненных факторов. Поэтому в пределах многих экологических групп можно найти растения, резко отличающиеся друг от друга по внешнему облику (габитусу) и по анатомической структуре органов. Они имеют разную жизненную форму. ***Жизненная форма***, в отличие от экологической группы, отражает приспособленность растений не к одному отдельно взятому экологическому фактору, а ко всему комплексу условий местообитания.

Хотя экологическая группа и жизненная форма рассматриваются в качестве надвидовых экологических единиц, соответствия между ними не наблюдается: в одну экологическую группу входят виды разных жизненных форм, и наоборот одна жизненная форма бывает представлена видами из разных экологических групп.

Таким образом, экологические группы и жизненные формы растений делятся на виды, виды — на экотипы и экады, экотипы и экады — на ценопопуляции, ценопопуляции — на биотипы, которые состоят из отдельных особей.

3. Экологические группы растений по отношению к влаге

Вода имеет исключительно важное значение для жизнедеятельности растительного организма. Протопласт живых клеток активен только в насыщенном водой состоянии, если он теряет определенное количество воды, клетка погибает. Передвижение веществ внутри растения осуществляется в виде водных растворов.

По отношению к влажности различают следующие основные группы растений:

1. *Ксерофиты* (греч. ксерос — сухой; фитон — растение) — растения, приспособившиеся к значительному постоянному или временному недостатку влаги в почве или в воздухе.
2. *Мезофиты* (греч. мезос — средний) — растения, живущие в условиях достаточно умеренного увлажнения.
3. *Гигрофиты* (греч. гигра — влага) — растения, обитающие при повышенной влажности, преимущественно атмосферной.
4. *Гидрофиты* (греч. гидор — вода) — растения, приспособившиеся к водному образу жизни. В узком смысле гидрофитами называют только полупогруженные в воду растения, имеющие подводную и надводную части или плавающие, т. е. живущие и в водной, и в воздушной среде.
5. *Гидатофиты* (греч. гидатос — вода) — полностью погруженные в воду растения.

Рассматривая типичные «средние» черты структуры листьев, стеблей и корней, мы, как правило, имеем в виду органы мезофитов, которые служат как бы эталоном.

Приспособление к более крайним условиям — недостатку или избытку влаги — вызывает те или иные отклонения от средней нормы.

3.1. Гидатофиты, аэрогидатофиты, гидрофиты и гигрофиты

Гидатофиты

Примерами ***гидатофитов*** могут служить элодея (Elodea), валлиснерия (Vallisneria), многие рдесты (Potamogeton), водяные лютики (Batrachium), уруть (Myriophyllum), роголистник (Ceratophyllum). Одни из них укореняются в грунте водоёма, другие свободно взвешены в толще воды, и только во время цветения их соцветия выдвигаются над водой (рис. 2).

1. Эти растения испытывают сильное затруднение с газообменом, так как в воде очень мало растворенного кислорода, причем его тем меньше, чем выше температура воды. Поэтому для гидатофитов характерна большая поверхность их органов по сравнению с общей массой.
2. Листья у них тонкие, например, у элодеи составлены всего двумя слоями клеток, и часто рассечены на нитевидные доли. Ботаники дали им меткое название — «листья-жабры», что подчёркивает глубокое сходство рассечённых листьев с жаберными лепестками рыб, приспособленными к газообмену в водной среде.
3. К погруженным в воду растениям доходит ослабленный свет, так как часть лучей поглощается или отражается водой, и поэтому гидатофиты обладают некоторыми свойствами тенелюбов. В частности, в эпидерме присутствуют нормальные, фотосинтезирующие хлоропласты.

На поверхности эпидермы отсутствует кутикула, или она настолько тонка, что не представляет препятствия для прохождения воды, поэтому водные растения, вынутые из воды, полностью теряют воду и высыхают через несколько минут.

4. Вода гораздо плотнее воздуха и поэтому поддерживает погруженные в нее растения. К этому надо прибавить, что в тканях водных растений имеется много крупных межклетников, заполненных газами и образующих хорошо выраженную аэренхиму. Поэтому водные растения свободно взвешены в толще воды и не нуждаются в наличии особых механических

тканей. Плохо развиты или совсем отсутствуют сосуды, так как растения воспринимают воду всей поверхностью тела (рис. 3).

5. Межклетники не только увеличивают плавучесть, но и способствуют регуляции газообмена. Днём, в процессе фотосинтеза, они заполняются кислородом, который в тёмное время суток используется для дыхания тканей; выделяющийся в процессе дыхания углекислый газ накапливается ночью в межклетниках, а днём используется в процессе фотосинтеза.

6. У большинства гидатофитов сильно развито вегетативное размножение, которое возмещает ослабленное семенное размножение.

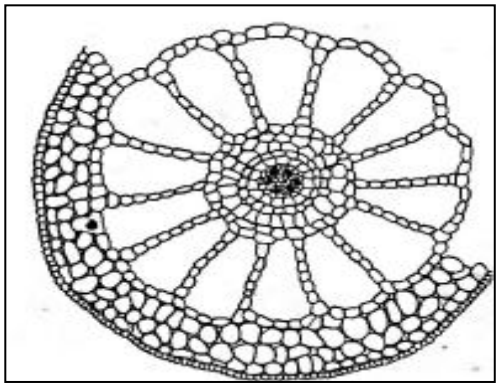

Рис. 3. Поперечный разрез стебля урути (*Myriophyllum sibiricum Kom.*)

Аэрогидатофиты

Аэрогидатофиты — переходная группа. Ее составляют растения, у которых часть листьев плавает на поверхности воды, например, кувшинка (Nymphaea), кубышка (Nuphar), водокрас (Hydrocharis), ряска (Lemna) (рис. 4).

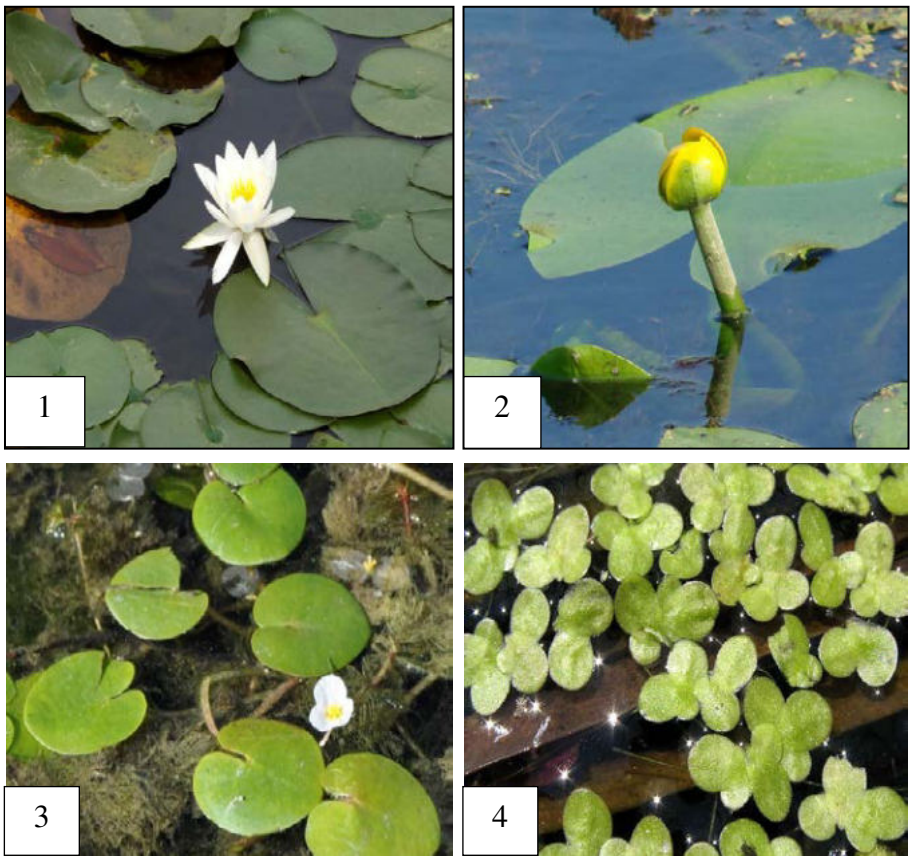

Рис. 4. Аэрогидатофиты: 1 – кувшинка белая, 2 – кубышка жёлтая, 3 – водокрас лягушачий, 4 – ряска малая

Строение плавающих листьев отличается некоторыми особенностями. У кубышки желтой (Nuphar lutea) все устьица находятся на верхней стороне листа, т. е. направлены к атмосфере. Их очень много — на 1 мм поверхности их приходится до 650. Сильно развит палисадный мезофилл. Через устьица и по обширным межклетникам, развитым в пластинке листа и черешке, кислород поступает в корневища и корни, погруженные в грунт водоема.

Гидрофиты

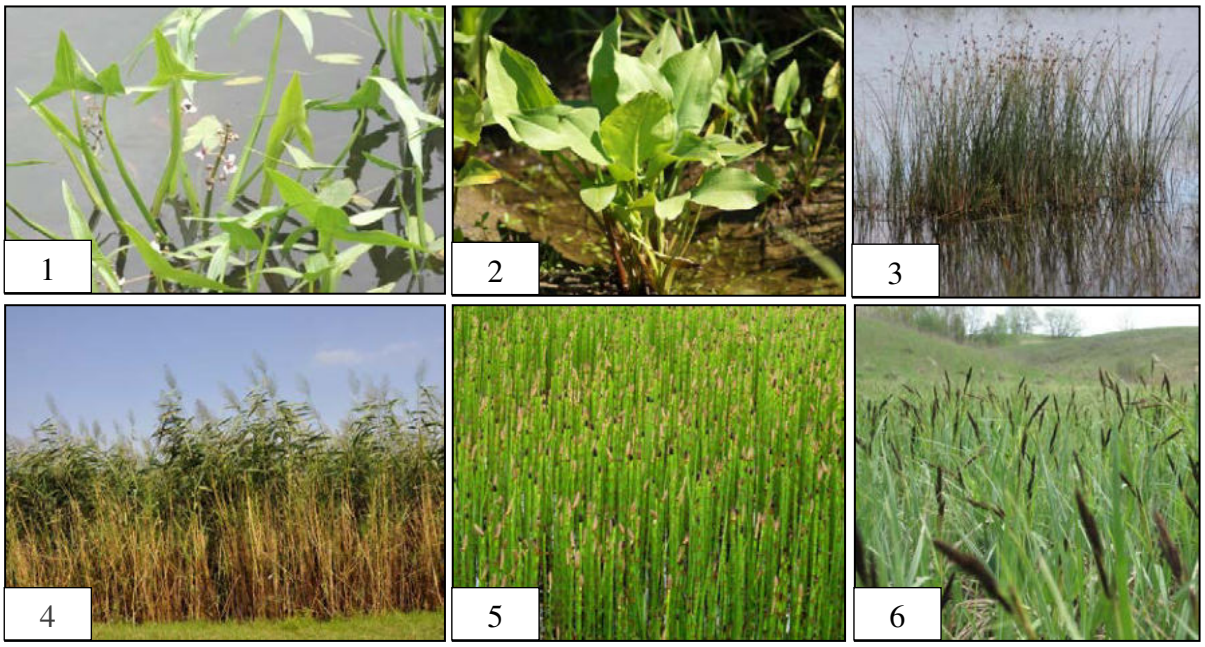

Рис. 5. Гидрофиты: 1 – стрелолист обыкновенный, 2 – частуха подорожниковая, 3 – схеноплектус озёрный, 4 – тростник южный, 5 – хвощ приречный, 6 – осока береговая

Гидрофиты (аэрогидрофиты, «земноводные» растения) обычны по берегам водоёмов, например, стрелолист (Sagittaria sagittifolia), частуха (Alisma plantago-aquatica), камыш озёрный (Scirpus lacustris), тростник (Phragmites australis), хвощ приречный (Equisetum fluviatile), многие осоки (Carex) и др. (рис. 5). В грунте водоема они образуют корневища с многочисленными придаточными корнями, а над поверхностью воды поднимаются или одни листья, или облиственные побеги.

Во всех органах гидрофитов имеется система хорошо развитых межклетных пространств, через которые снабжаются кислородом органы, погруженные в воду и грунт водоема. Для многих гидрофитов характерна способность образовывать листья различной структуры в зависимости от того, в каких условиях протекает их развитие. Примером может служить стрелолист. Его лист, возвышающийся над водой, имеет прочный черешок и плотную стреловидную пластинку с хорошо выраженным палисадным мезофиллом; как в пластинке, так и в черешке находится система воздухоносных полостей.

Листья, погруженные в воду, имеют вид длинных и нежных лент без дифференциации на пластинку и черешок. Их внутреннее строение сходно со строением листьев типичных гидатофитов. Наконец, у одного и того же растения можно найти листья промежуточного характера с дифференцированной овальной пластинкой, плавающей на поверхности воды (рис. 5).

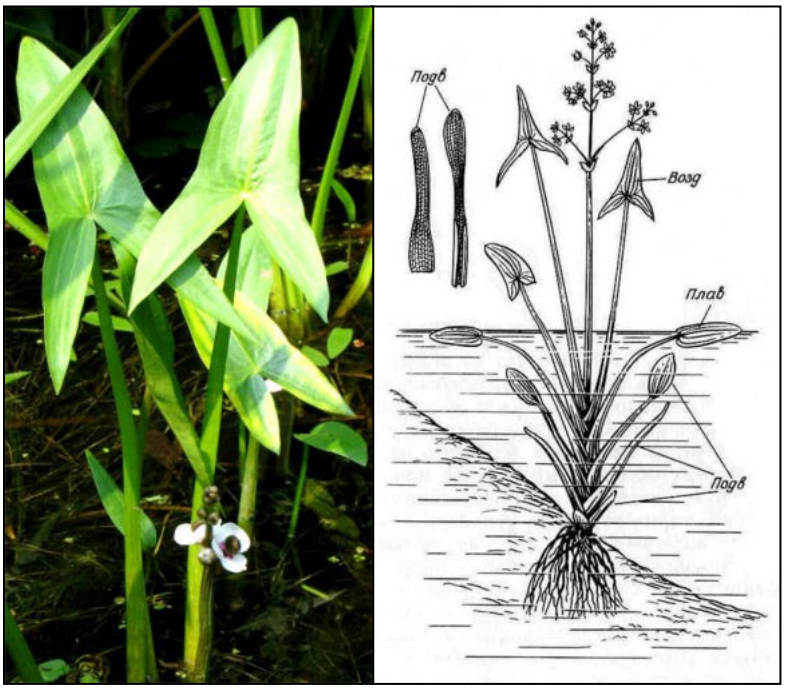

Рис. 6. Гетерофилия у стрелолиста (Sagittaria sagittifolia): подв. – подводные; плав. – плавающие; возд. – воздушные листья

Гигрофиты

В группу гигрофитов включают растения, обитающие на влажной почве, например, на болотистых лугах или в сырых лесах. Поскольку эти растения не испытывают недостатка в воде, то в их структуре отсутствуют какие-либо особые приспособления, направленные на снижение транспирации, и они характеризуются признаками, которые можно определить как противоположные ксероморфным (см. ниже). В листе медуницы (Pulmonaria) клетки эпидермы тонкостенные, покрыты тонкой кутикулой. Устьица или находятся вровень с поверхностью листа, или даже приподняты над ней. Обширные межклетники создают общую большую испаряющую поверхность (рис. 7). Этому же способствует наличие рассеянных тонкостенных живых волосков. В условиях влажной атмосферы усиление транспирации ведёт к лучшему передвижению растворов к побегам. У лесных гигрофитов к перечисленным признакам присоединяются черты, характерные для теневых растений.

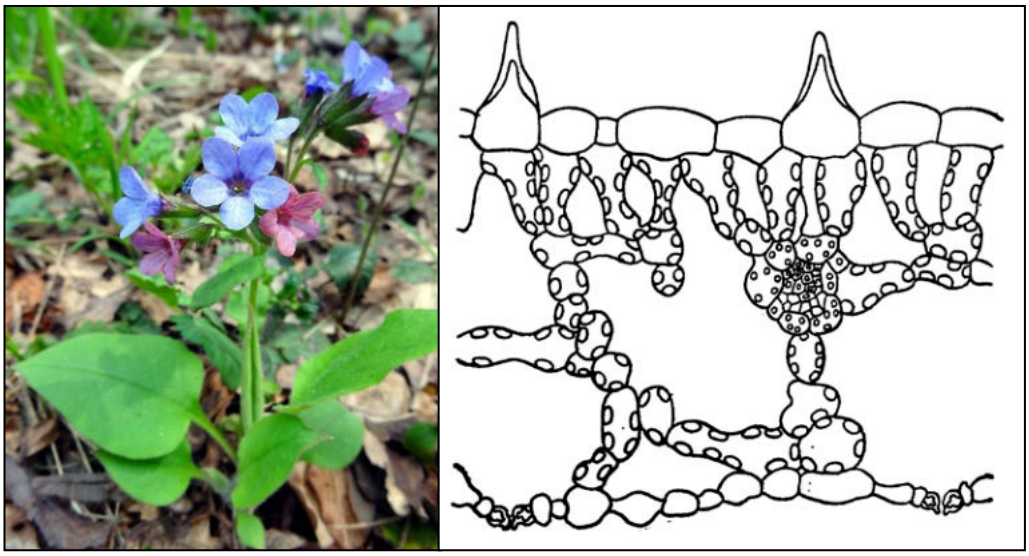

Рис. 7. Поперечный разрез листа медуницы (*Pulmonaria obscura*)

Ксерофиты

Растения этой экологической группы в большинстве случаев имеют разнообразные приспособления к поддержанию водного баланса при недостатке почвенной и атмосферной влаги. В зависимости от основных путей приспособления к сухости местообитаний группа ксерофитов подразделяется на два типа: настоящие ксерофиты и ложные ксерофиты.

Настоящие ксерофиты

К настоящим ксерофитам относят такие растения, которые, произрастая на сухих местообитаниях, действительно испытывают недостаток влаги. Они обладают анатомо-морфологическими и физиологическими адаптациями. Совокупность всех анатомо-морфологических приспособлений настоящих ксерофитов придаёт им особую, так называемую ксероморфную структуру, которая отражает приспособление к уменьшению транспирации.

Ксероморфные признаки отчётливо проявляются в особенностях строения эпидермы. Основные клетки эпидермы у ксерофитов обладают утолщёнными наружными стенками. Мощная кутикула покрывает эпидерму и заходит глубоко в устьичные щели (рис. 9). На поверхности эпидермы образуются восковые выделения в виде различных зёрен, чешуек и палочек. На побегах восковой пальмы (Ceroxylon) толщина восковых выделений достигает 5 мм.

К этим особенностям прибавляются различные виды трихомов. Густой покров из кроющих волосков снижает транспирацию непосредственно (замедляя движение воздуха на поверхности органов) и косвенно (отражая солнечные лучи и тем самым снижая нагревание побегов).

У олеандра (Nerium oleander) в каждую большую крипту погружена целая группа устьиц, а полость крипты заполнена волосками, как бы заткнута ватной пробкой (рис. 8).

Для ксерофитов характерно погружение устьиц в ямки, так называемые крипты (лат. crypta — подвал), в которых создаётся затишное пространство. Кроме того, стенки крипт могут иметь сложную конфигурацию. Например, у алоэ (Aloe) выросты оболочек клеток, почти смыкаясь между собой (рис. 8), создают дополнительное препятствие для выхода водяного пара из листа в атмосферу.

Внутренние ткани листьев у ксерофитов нередко отличаются мелкоклетностью и сильной склерификацией, что приводит к сокращению межклетных пространств и общей внутренней испаряющей поверхности.

Ксерофиты, имеющие высокую степень склерификации, получили название *склерофитов* (греч. склерос — жёсткий).

Общая склерификация тканей часто сопровождается образованием по краю листа твёрдых шипов. Крайнее звено этого процесса — превращение листа или всего побега в твёрдую колючку.

Листья многих злаков имеют различные приспособления к свёртыванию при недостатке влаги.

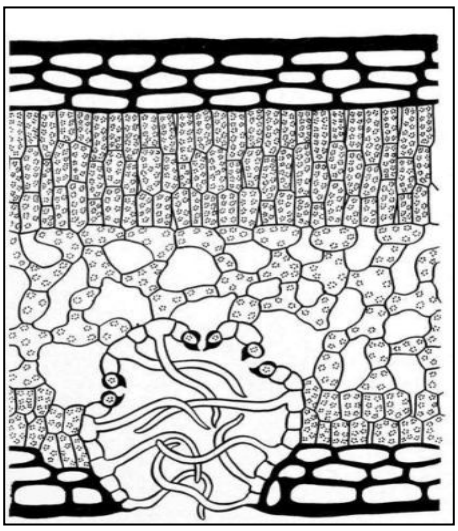

Рис. 8. Устьичные крипты олеандра

У щучки (Deschampsia caespitosa) на нижней стороне листа, под эпидермой, залегает склеренхима, а все устьица находятся на верхней стороне листа. Они расположены на боковых сторонах гребней, идущих вдоль листовой пластинки. В углублениях, проходящих между гребнями, находятся моторные клетки — большие тонкостенные живые клетки, способные изменять объем. Если лист содержит достаточно воды, то моторные клетки, увеличивая объем, раскрывают лист. При недостатке воды моторные клетки уменьшаются в объёме, лист, как пружина, свёртывается в трубку, и устьица оказываются внутри замкнутой полости (рис. 10).

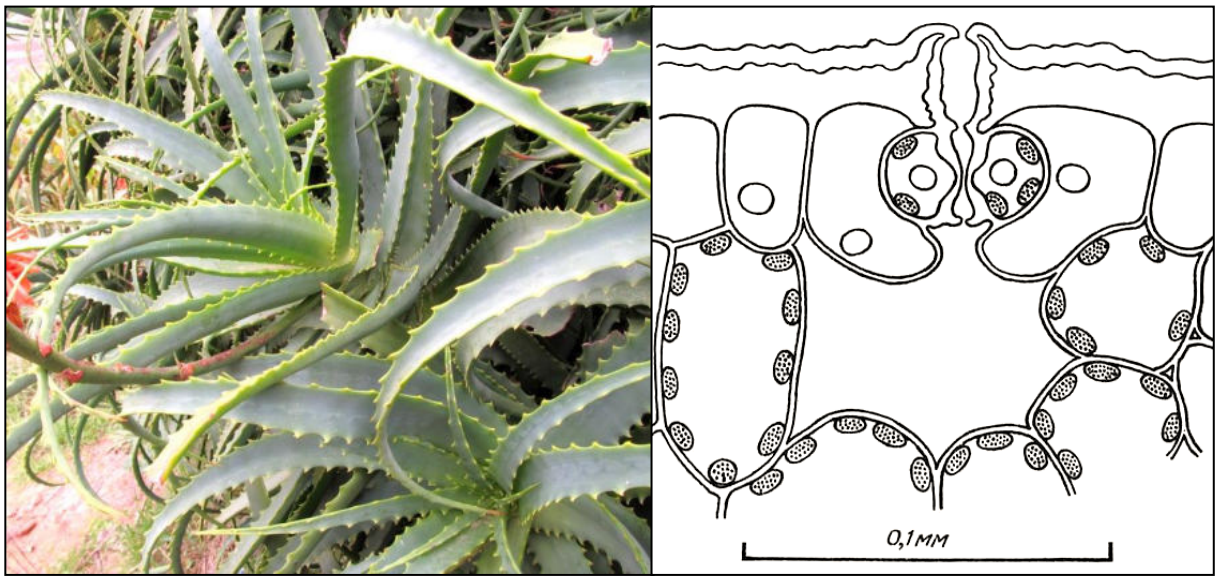

Рис. 9. Поперечный разрез листа алоэ (Aloe arborescens Mill.)
с погружённым устьицем

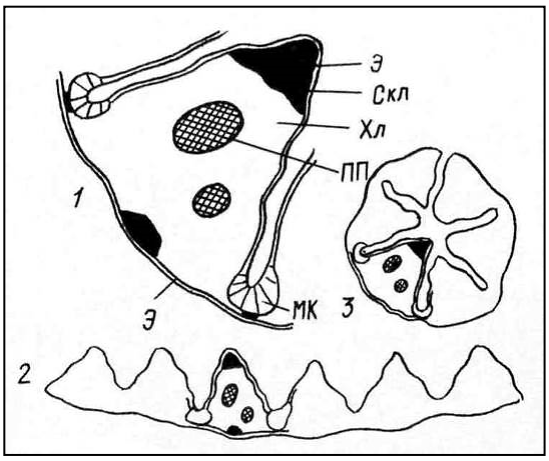

Рис. 10. Поперечный срез листа щучки (Deschampsia caespitosa): 1 – часть пластинки листа при большом увеличении; 2 – срез всей пластинки листа; 3 – пластинка листа в свёрнутом состоянии; *МК* – моторные клетки; *ПП* – проводящий пучок; *Скл* – склеренхима; *Хл* – хлоренхима; *Э* – эпидерма

Редукция листьев характерна для многих кустарников Средиземноморья, пустынь Средней Азии и других мест с сухим и жарким летом: джузгуна (Calligonum), саксаула (Haloxylon), испанского дрока (Spartium), эфедры (Ephedra) и многих других (рис. 11). У этих растений стебли принимают на себя функцию фотосинтеза, а листья или недоразвиваются, или опадают рано весной. В стеблях под эпидермой находится хорошо развитая палисадная ткань.

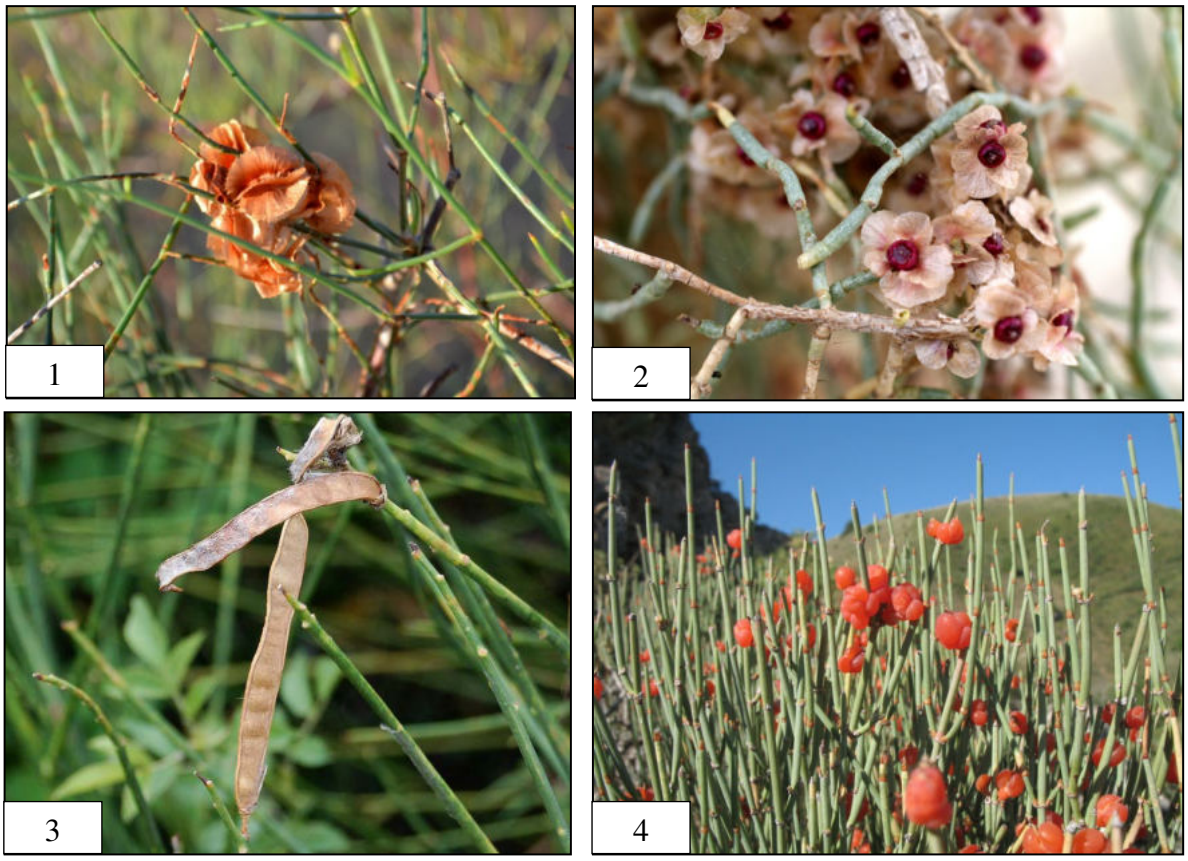

Рис. 11. 1 – жузгун безлистный, 2 – саксаул чёрный,
3 – метельник ситниковый (испанский дрок), 4 – эфедра хвощевая

Поскольку ксерофиты большей частью растут в степях, пустынях, на сухих склонах и других открытых местах, они в равной мере приспособлены к яркому освещению. Поэтому не всегда можно разграничить ксероморфные признаки и признаки, вызванные приспособлением к яркому освещению.

Однако главными адаптациями настоящих ксерофитов к сухости местообитаний являются физиологические особенности: высокое осмотическое давление клеточного сока и засухоустойчивость протопласта.

Ложные ксерофиты

К ложным ксерофитам относятся растения, которые произрастают на сухих местообитаниях, но не испытывают недостатка влаги. Ложные ксерофиты имеют приспособления, позволяющие добывать достаточное количество воды и, образно говоря, «убегать от засухи». Поэтому у них ослабляются или отсутствуют совсем признаки ксероморфной структуры.

К группе ложных ксерофитов, прежде всего, относятся *пустынно-степные суккуленты*. Суккулентами называют сочные мясистые растения с сильно развитой водоносной тканью в надземных или подземных органах. Различают две основные жизненные формы — *стеблевые и листовые суккуленты*. Стеблевые суккуленты имеют толстый, сочный стебель различной формы. Листья всегда редуцированы и превращены в колючки. Типичными представителями стеблевых суккулентов являются кактусы и кактусовидные молочаи (рис. 12).

Рис. 12. Стеблевые суккуленты: 1 – опунция инжирная,
2 – молочай треугольный

У листовых суккулентов водоносная ткань развивается в листьях, которые становятся толстыми и сочными, и в которых накапливается много воды. Стебель у них сухой и жёсткий. Типичными листовыми суккулентами являются виды алоэ (Aloe) и агавы (Agave) (рис. 13).

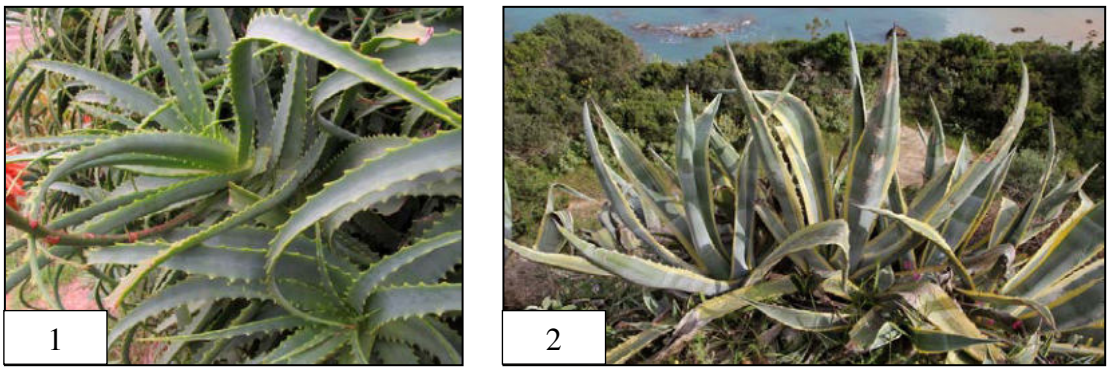

Рис. 13. Листовые суккуленты: 1 – алоэ древовидное, 2 – агава американская

В благоприятные периоды, когда почва увлажняется выпавшими атмосферными осадками, суккуленты, обладающие сильно разветвлённой поверхностной корневой системой, быстро накапливают в своих водоносных тканях большое количество воды и затем во время последующей длительной засухи очень экономно расходуют ее, практически не испытывая недостатка влаги. Экономия воды осуществляется благодаря целому ряду адаптивных признаков: устьица у суккулентов малочисленны, располагаются в углублениях и открываются только ночью, когда температура понижается, а влажность воздуха повышается; клетки эпидермы покрыты толстой кутикулой и восковым налетом. Все это обусловливает очень низкую интенсивность общей транспирации у суккулентов и позволяет им осваивать крайне сухие местообитания.

Однако свойственный суккулентам тип водного обмена затрудняет газообмен и поэтому не обеспечивает достаточной интенсивности фотосинтеза. Устьица у этих растений открыты только ночью, когда процесс фотосинтеза невозможен. Углекислый газ запасается ночью в вакуолях, связываясь в виде органических кислот, а затем днём отщепляется и используется в процессе фотосинтеза (САМ-метаболизм). В связи с этим интенсивность фотосинтеза у суккулентов очень низка, накопление биомассы и рост у них протекают медленно, что обусловливает низкую конкурентную способность этих растений.

Эфемеры и эфемероиды

К ложным ксерофитам относятся также пустынно-степные эфемеры и эфемероиды. Это растения с очень коротким периодом вегетации, приуроченным к более прохладному и влажному сезону года. За этот короткий (иногда не более 4–6 недель) благоприятный срок они успевают пройти весь годичный цикл развития (от прорастания до образования семян), а остальную неблагоприятную часть года переживают в состоянии покоя. Такая ритмика сезонного развития позволяет эфемерам и эфемероидам «убегать от засухи во времени».

К *эфемерам* относят однолетние растения, которые неблагоприятный период переживают в виде семян и размножаются только семенами. Обычно они имеют малые размеры, так как за короткий срок не успевают сформировать значительную вегетативную массу (рис. 14).

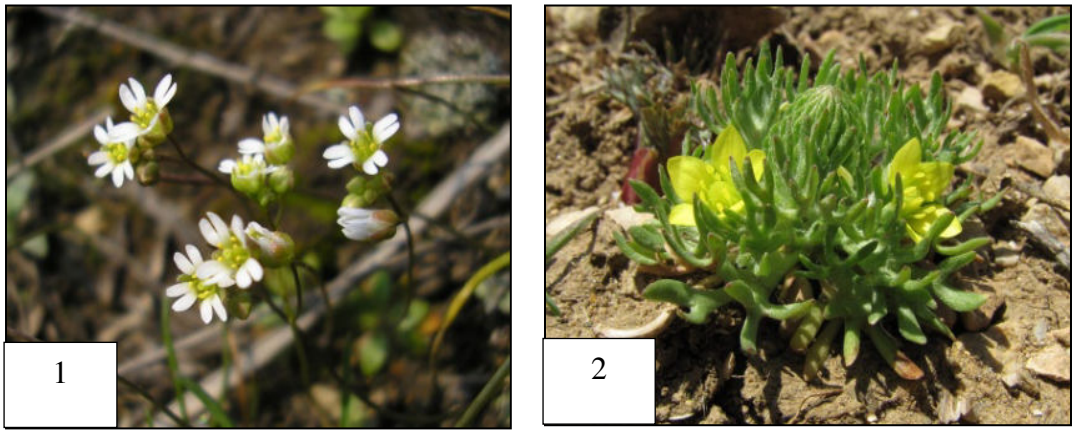

Рис. 14. Эфемеры: 1 – веснянка весенняя, рогоглавник серповидный;
2 – хохлатка крупноприцветниковая

Эфемероиды являются многолетними растениями. Поэтому они переживают неблагоприятное время не только в виде семян, но и в виде покоящихся подземных органов — луковиц, корневищ, клубней (рис. 15).

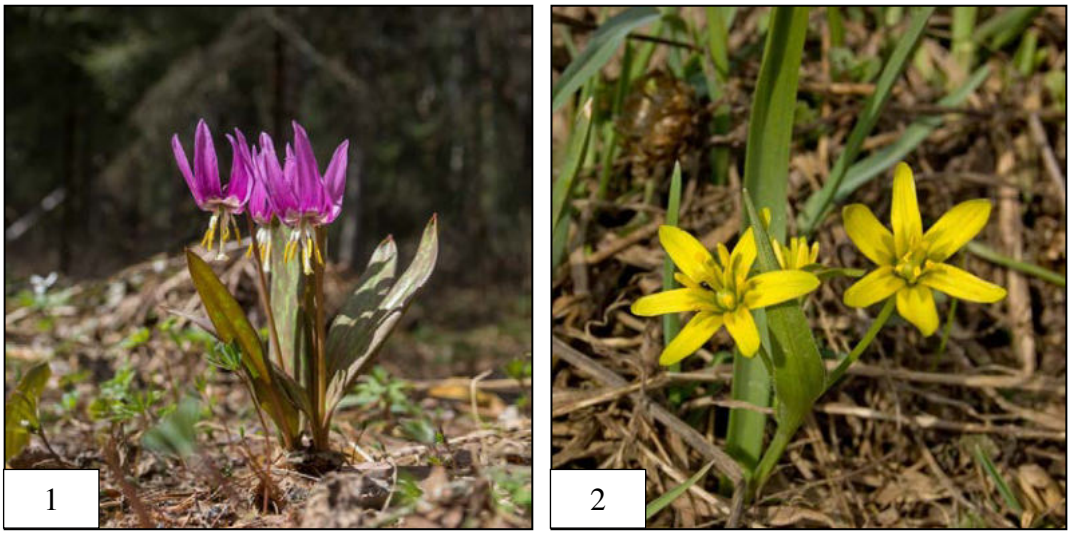

Рис. 15. Эфемероиды: 1 – кандык сибирский, 2 – лук гусиный жёлтый

Поскольку эфемеры и эфемероиды приурочивают свой активный период к влажному сезону года, они не испытывают дефицита влаги. Поэтому для них характерна, как и для мезофитов, мезоморфная структура. Однако их семена и подземные органы характеризуются высокой засухоустойчивостью и жаростойкостью.

Глубококорневые ложные ксерофиты «убегают от засухи в пространстве». Эти растения имеют очень глубокие корневые системы (до 15–20 м и более), которые проникают к водоносным горизонтам грунта, где интенсивно разветвляются и бесперебойно снабжают растение водой даже в периоды самой сильной засухи. Не испытывая обезвоживания, глубококорневые ложные ксерофиты сохраняют в целом мезоморфный облик, хотя у них наблюдается некоторое уменьшение общей испаряющей поверхности за счет превращения части листьев или побегов в колючки. Типичным представителем данной жизненной формы является верблюжья колючка (Alhagi pseudalhagi) из семейства бобовых, которая образует заросли в пустынях Средней Азии и Казахстана (рис. 16).

Рис. 16. Верблюжья колючка мавританская

4. Экологические группы растений по отношению к свету

Свет имеет в жизни растений очень большое значение. Прежде всего, он является необходимым условием фотосинтеза, в процессе которого растения связывают световую энергию и за счет этой энергии осуществляют синтез органических веществ из углекислого газа и воды. Свет оказывает также влияние на ряд других жизненных функций растений: прорастание семян, рост, развитие репродуктивных органов, транспирацию и др. Кроме того, с изменением условий освещения изменяются некоторые другие факторы, например, температура воздуха и почвы, их влажность, и, таким образом, свет оказывает на растения не только прямое, но и косвенное воздействие.

Количество и качество света в местообитаниях изменяется в зависимости от географических факторов, например, географической широты и высоты над уровнем моря, а также под влиянием местных факторов, например, рельефа и затенения, создаваемого совместно произрастающими растениями. Поэтому в процессе эволюции образовались виды растений, нуждающиеся в разных условиях освещения. Обычно выделяют три экологические группы растений:

1) *гелиофиты* — световые растения;
2) *сциогелиофиты* — теневыносливые растения;
3) *сциофиты* — тенелюбивые растения.

Гелиофиты

Гелиофиты (греч. гелиос — солнце), или световые растения, это растения открытых (незатенённых) местообитаний. Они встречаются во всех природных зонах Земли. Гелиофитами являются, например, многие виды растений верхних ярусов степей, лугов и лесов, наскальные мхи и лишайники, многие виды разреженной пустынной, тундровой и высокогорной растительности.

Побеги световых растений более толстые, с хорошо развитой ксилемой и механической тканью. Междоузлия укорочены, типично значительное ветвление, в результате чего нередко возникает розеточность, и образование формы роста типа «подушка».

Листья гелиофитов в целом имеют более мелкие размеры и располагаются в пространстве так, что в самые яркие полуденные часы солнечные лучи как бы скользят по листовой пластинке и меньше усваиваются, а в утренние и вечерние часы падают на ее плоскость, используясь максимально.

Анатомические особенности строения листа у гелиофитов также направлены на уменьшение поглощения света. Так, например, листовые пластинки многих световых растений имеют специфическую поверхность: либо блестящую, либо покрытую восковым налетом, либо густо опушённую светлыми волосками. Во всех этих случаях листовые пластинки способны отражать значительную часть солнечного света. Кроме того, у гелиофитов хорошо развиты эпидерма и кутикула, которые сильно затрудняют проникновение света в мезофилл листа. Установлено, что эпидерма световых растений пропускает не более 15 % падающего света.

Мезофилл листа имеет плотное строение за счет сильного развития палисадной паренхимы, образующейся как у верхней, так и у нижней стороны листа.

Хлоропласты у гелиофитов мелкие, они густо наполняют клетку, частично затеняя друг друга. В составе хлорофилла более светоустойчивая форма «а» преобладает над формой «в» (а : в = 4,5–5,5). Общее содержание хлорофилла невысокое — 1,5–3 мг на 1 г сухой навески листа. Поэтому листья гелиофитов обычно имеют светло-зелёную окраску.

Сциогелиофиты

Сциогелиофитами называют теневыносливые растения, которые обладают высокой пластичностью по отношению к свету и могут нормально развиваться как при полном освещении, так и в условиях более или менее выраженного затенения. К теневыносливым растениям относятся большинство лесных растений, многие луговые травы и небольшое число степных, тундровых и некоторых других растений.

Сциофиты

Сциофиты (греч. сциа — тень) нормально растут и развиваются в условиях слабого освещения, отрицательно реагируя на прямой солнечный свет. Поэтому их по праву можно назвать тенелюбивыми растениями. К этой экологической группе относятся растения нижних ярусов густых тенистых лесов и густотравных лугов, погруженные в воду растения, немногочисленные обитатели пещер, представленные в основном низшими растениями и лишь отчасти мхами.

Приспособления тенелюбов к свету во многом противоположны адаптациям световых растений. Листья сциофитов в целом более крупные и более тонкие, чем у гелиофитов, в пространстве они ориентируются так, чтобы получить максимум света. Для них характерно отсутствие или слабое развитие кутикулы, отсутствие опушения и воскового налёта. Поэтому свет проникает в лист сравнительно легко — эпидерма тенелюбов пропускает до 98 % падающего света. Мезофилл рыхлый, крупноклеточный, не дифференцирован (или слабо дифференцирован) на столбчатую и губчатую паренхиму.

Хлоропласты у тенелюбов крупные, но их мало в клетке, и поэтому они не затеняют друг друга. Отношение содержания форм хлорофилла «а» и «в» снижается (а : в = 2,0–2,5). Общее содержание хлорофилла довольно велико — до 7–8 мг/1 г листа. Поэтому листья сциофитов имеют, как правило, темно-зелёную окраску.

У ***водных тенелюбов*** хорошо выражено адаптивное изменение состава фотосинтезирующих пигментов в зависимости от глубины обитания, а именно: у высших водных растений и у зелёных водорослей, обитающих в верхнем слое воды, преобладают хлорофиллы, у сине-зелёных водорослей к хлорофиллу прибавляется фикоцианин, у бурых водорослей — фукоксантин, у самых глубоководных красных водорослей — фико-эритрин.

Своеобразным типом физиологической адаптации некоторых тенелюбов к недостатку света является утрата способности к фотосинтезу и переход к гетеротрофному питанию. Это ***растения-симбиотрофы***, получающие органические вещества с помощью грибов-симбионтов (подъельник (Hypopitys monotropa) из семейства вертляницевых, ладьян (Corallorrhiza), гнездовка (Neottia), надбородник (Epipogium) из семейства орхидных) (рис.17). Побеги этих растений теряют зеленую окраску, листья редуцируются и превращаются в бесцветные чешуи. Корневая система приобретает своеобразную форму: под влиянием гриба рост корней в длину ограничивается, зато они разрастаются в толщину.

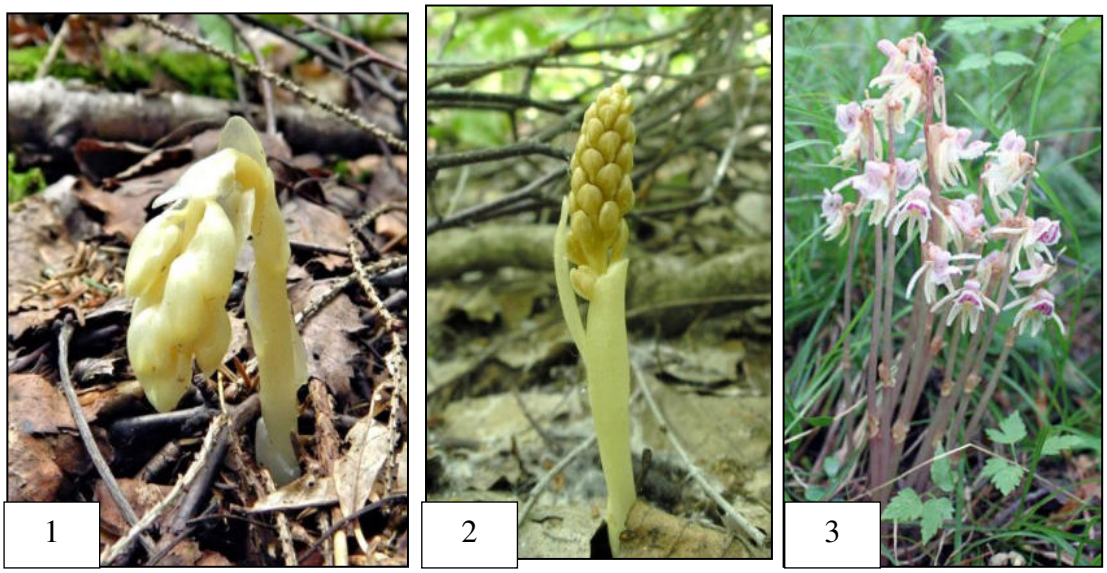

Рис. 17. Растения – симбиотрофы: 1 – подъельник обыкновенный,
2 – гнездовка настоящая, 3 – надбородник безлистный

Растения-паразиты других высших растений многочисленны в нижних ярусах густых влажнотропических лесов. Классическим примером является Раффлезия Арнольда (*Rafflesia arnoldii*) (рис. 18), которая не имеет ни корней, ни листьев. Внутри растения-хозяина развиваются присоски-гаустории, а снаружи формируется огромный цветок, достигающий в диаметре 1 м и весящий 4–6 кг.

Рис. 18. Растение-паразит: раффлезия Арнольда

В условиях глубокого затенения нижних ярусов влажнотропических лесов выработались особые жизненные формы растений, выносящих в конечном счёте основную массу побегов, вегетативных и цветоносных, в верхние ярусы, к свету. Это удаётся благодаря специфическим способам роста. Сюда относятся ***лианы*** (франц. lier — связывать) и ***эпифиты***.

Лианы выбираются на свет, используя как опору соседние растения, скалы и другие твёрдые предметы. Поэтому их еще называют лазящими растениями в широком смысле.

По способу лазанья различают лианы:

- *опирающиеся* — без специальных органов лазанья;
- *цепляющиеся* — с разнообразными колючками и шипами различного происхождения, в том числе и эпидермальными;
- *корнелазящие* — со специальными придаточными корнями-прицепками, например, плющ — Hedera helix;
- *усиконосные* — со специальными усиками, обвивающими опору, листовыми или побеговыми;
- *вьющиеся* — обладают резко выраженными круговыми движениями при росте, что и позволяет стеблю закручиваться вокруг опоры.

Лианы могут быть *древесными* и *травянистыми* и наиболее характерны для влажнотропических лесов. В умеренной зоне их больше всего во влажных ольшаниках по берегам водоёмов; это почти исключительно травы, такие как хмель (Humulus lupulus), калистегия (Calystegia), ясменник (Asperula) и т. д.

В лесах Кавказа встречается довольно много деревянистых лиан: сассапариль (Smilax), обвойник (Periploca), ежевика (Rubus caesius). На Дальнем Востоке они представлены лимонником китайским (Schisandra chinensis), актинидией (Actinidia), виноградом (Vitis) (рис. 19).

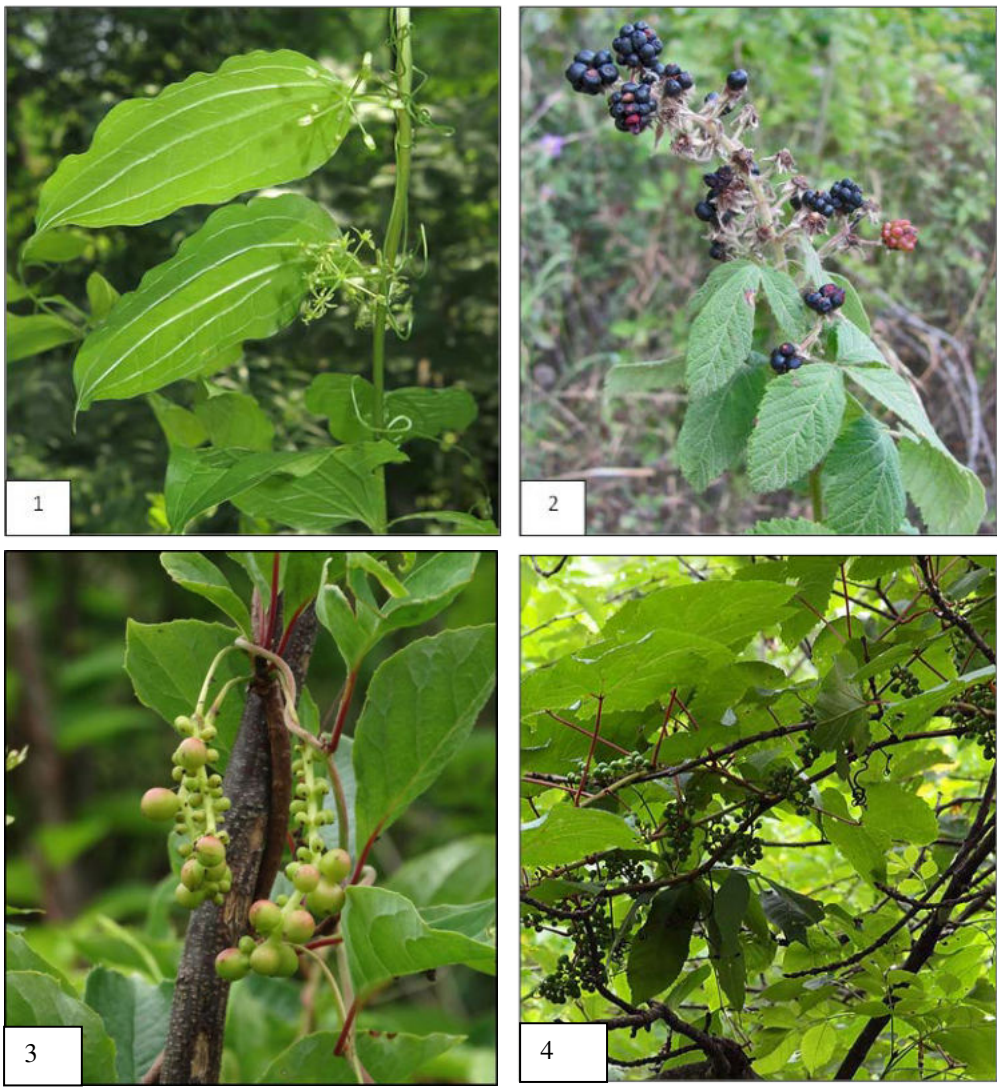

Рис. 19. Древовидные лианы: 1 – Сассапариль Максимовича, 2 – Ежевика войлочная, 3 – Лимонник китайский, 4 – Виноград амурский

Специфика роста лиан состоит в том, что сначала их стебли растут очень быстро, а листья отстают и остаются несколько недоразвитыми. Когда же, использовав опору, растение выносит верхние побеги на свет, там развиваются нормальные зеленые листья и соцветия. Анатомическая структура стеблей лиан резко отличается от типичной структуры прямостоячих стеблей и отражает специфику стебля, наиболее гибкого даже при значительном одревеснении (у древесных лиан). В частности, стебли лиан обычно имеют пучковое строение и широкие паренхимные лучи между пучками.

Эпифиты — это особая жизненная форма растений, встречающаяся преимущественно во влажнотропических лесах. Чаще всего это травянистые растения, которые поселяются на стволах и ветвях других видов, но не являются паразитами по отношению к ним, а лишь «снимают квартиру» высоко над землёй, в условиях более благоприятного освещения. Естественно, что это возможно лишь при очень высокой влажности воздуха. Воздушные корни многих эпифитов поглощают водяные пары с помощью специальной всасывающей ткани — *веламена*. Сначала маленькое растение, выросшее на чужой ветви из семени, практически может жить только за счет воздушного питания.

Позднее около него накапливается некоторое количество опада, мусора и создается собственная «почва», чему способствуют у некоторых эпифитов специализированные листья, плотно прижатые к субстрату, например, у папоротника Олений рог (Platycerium) (рис. 20).

Рис. 20. Растения – эпифиты: папоротник Олений рог

По своим потребностям эпифиты — крайние олиготрофы (естественно, что их «почва» содержит очень мало минеральных солей); они также обладают рядом ксероморфных черт, что вполне оправдано их жизнью высоко в воздухе, на свету, без связи с почвенной влагой.

Интересную жизненную форму представляют также ***эфемеры и эфемероиды*** листопадных лесов, например, кандык сибирский (Erythronium sibiricum), ветреница голубая (Anemonoides caerulea), хохлатка (Corydalis bracteata), гусиный лук (Gagea lutea) (рис. 21).

Все они являются световыми растениями и могут произрастать в нижних ярусах леса благодаря тому, что сдвигают свой короткий вегетационный период на весну и начало лета, когда листва на деревьях еще не успевает распуститься, и освещённость у поверхности почвы оказывается высокой. Ко времени полного распускания листьев в кронах деревьев и появления затенения они успевают отцвести и образовать плоды.

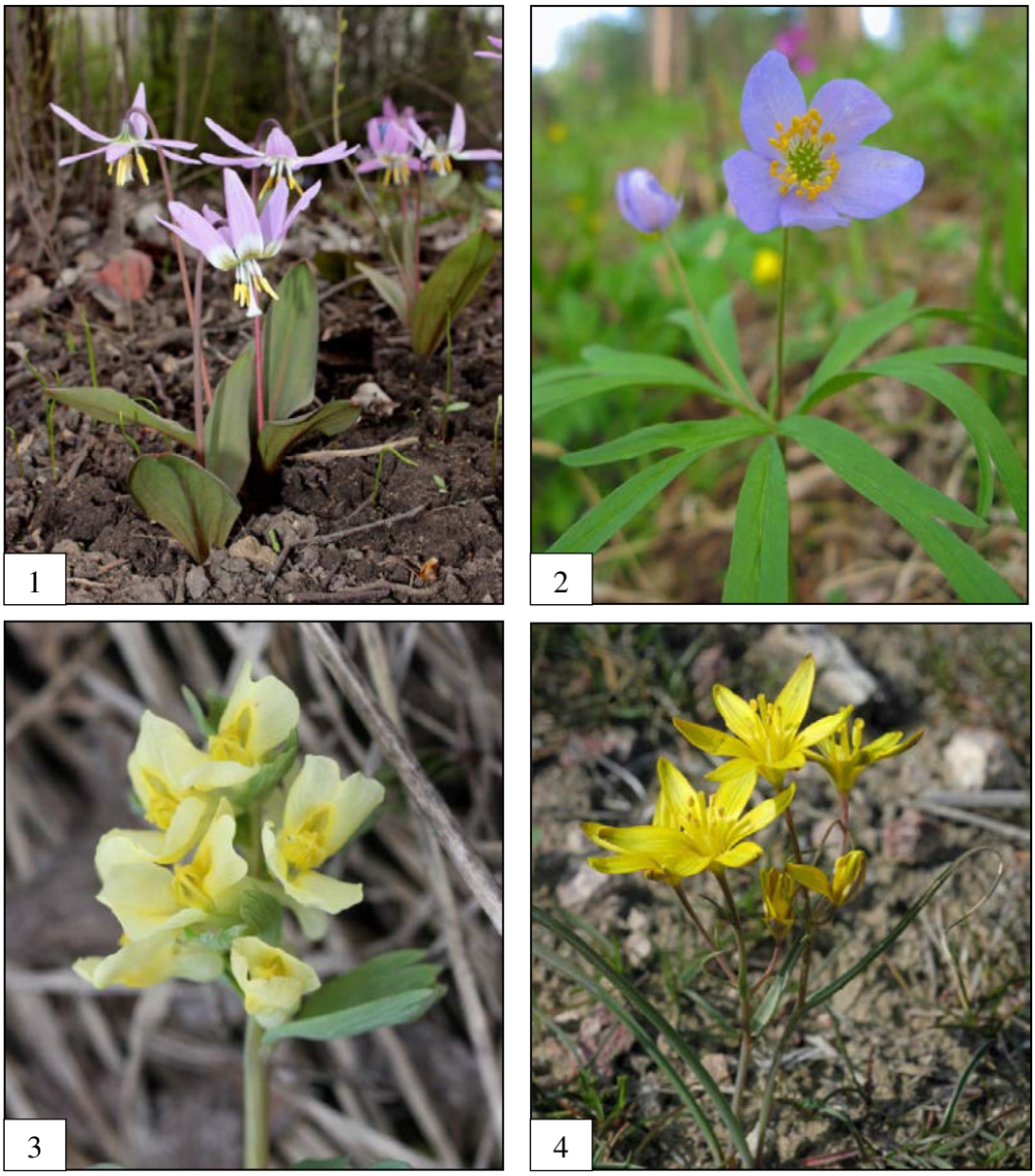

Рис. 21. Эфемеры и эфемероиды: 1 – кандык сибирский, 2 – ветреница голубая, 3 – хохлатка крупноприцветниковая, 4 – гусиный лук алтайский

5. Экологические группы растений по отношению к температуре

Тепло является одним из необходимых условий существования растений, так как все физиологические процессы и биохимические реакции зависят от температуры. Поэтому нормальный рост и развитие растений осуществляется лишь при наличии определённого количества тепла и определённой продолжительности его воздействия.

Выделяют четыре экологические группы растений:

1) *мегатермы* — жаростойкие растения;
2) *мезотермы* — теплолюбивые, но не жаростойкие растения;
3) *микротермы* — не требовательные к теплу растения, произрастающие в условиях умеренно холодного климата;
4) *гекистотермы* — особо холодостойкие растения.

Последние две группы нередко объединяют в одну группу холодостойких растений.

Мегатермы

Мегатермы имеют целый ряд анатомо-морфологических, биологических и физиологических приспособлений, которые позволяют им нормально отправлять свои жизненные функции при сравнительно высоких температурах.

К анатомо-морфологическим особенностям мегатермов относят:

- густое белое или серебристое опушение или блестящую поверхность листьев, отражающих значительную часть солнечной радиации;
- уменьшение поверхности, поглощающей солнечную радиацию, которое достигается редукцией листьев, свёртыванием листовых пластинок в трубку, поворачиванием листовых пластинок ребром к солнцу и другими способами;
- сильное развитие покровных тканей, изолирующих внутренние ткани растений от высоких температур окружающей среды.

Эти особенности предохраняют жаростойкие растения от перегрева, имея в то же время адаптивное значение и против иссушения, которое обычно сопутствует высоким температурам.

Из биологических (поведенческих) приспособлений следует отметить явление так называемого «убегания» от экстремально высоких температур. Так, пустынные и степные эфемеры и эфемероиды значительно сокращают свой вегетационный период и приурочивают его к более прохладному сезону, тем самым «убегая во времени» не только от засухи, но и от высоких температур.

Особенно важное значение для жаростойких растений имеют физиологические адаптации, прежде всего способность протопласта без вреда переносить высокие температуры. Для некоторых растений характерна высокая интенсивность транспирации, ведущая к охлаждению тела и предохраняющая их от перегрева.

Жаростойкие растения характерны прежде всего для аридных (сухих и жарких) областей земного шара, так же как и рассмотренные ранее ксерофиты. Кроме того, к мегатермам относятся наскальные мхи и лишайники освещенных местообитаний различных широт и виды бактерий, грибов и водорослей, обитающих в горячих источниках.

Мезотермы

К типичным мезотермам относятся растения влажнотропического пояса, которые живут в условиях постоянно тёплого, но не жаркого климата, в диапазоне температур 20–30 ^{0}С. Как правило, эти растения не имеют никаких приспособлений к температурному режиму. К мезотермам умеренных широт относятся так называемые широколиственные древесные породы: бук (Fagus), граб (Carpinus), каштан (Castanea) и др., а также многочисленные травы из нижних ярусов широколиственных лесов. Эти растения тяготеют в своём географическом распространении к океаническим окраинам материков с мягким влажным климатом.

Микротермы

Микротермы — умеренно холодостойкие растения — характерны прежде всего для бореально-лесной области, к наиболее холодостойким растениям — *гекистотермам* — относятся тундровые и высокогорные растения.

Основную адаптивную роль у холодостойких растений играют физиологические механизмы защиты: прежде всего понижение точки замерзания клеточного сока и так называемая «льдоустойчивость», под которой понимают способность растений без вреда переносить образование льда в их тканях, а также переход многолетних растений в состояние зимнего покоя. Именно в состоянии зимнего покоя растения обладают наибольшей холодостойкостью.

Для наиболее холодостойких растений — *гекистотермов* — большое адаптивное значение имеют такие морфологические особенности, как небольшие размеры и специфичные формы роста. Действительно, подавляющее большинство тундровых и высокогорных растений имеет малые (карликовые) размеры, например береза карликовая (Betula nana), ива полярная (Salix polaris) и др. (рис. 22).

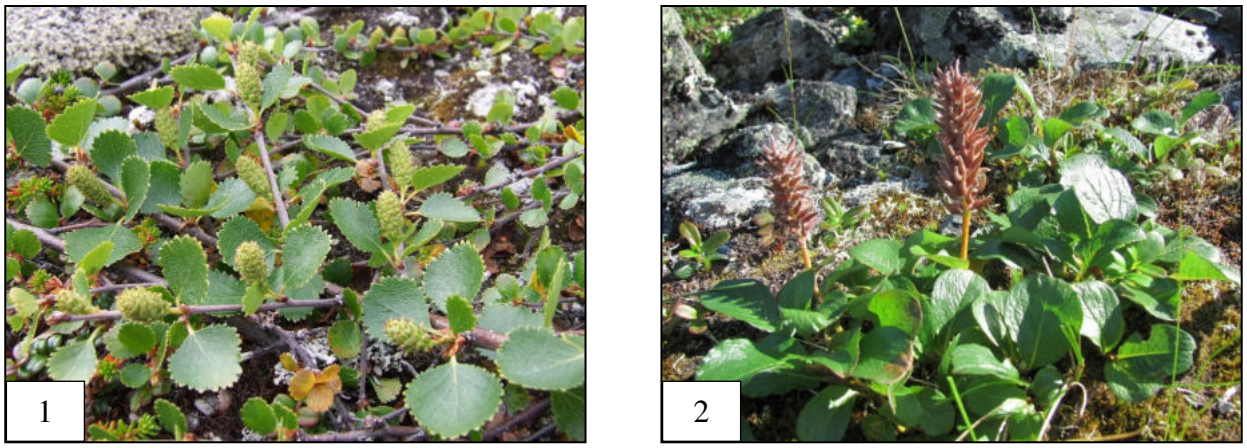

Рис. 22. Гекистотермы – тундровые растения: 1 – берёза карликовая, 2 – ива полярная

Экологическое значение карликовости заключается в том, что растение располагается в более благоприятных условиях, летом лучше прогревается солнцем, а зимой защищается снежным покровом. Исследователи арктических областей уже давно обратили внимание на то, что торчащие над снегом верхние части тундровых кустарников зимой в большинстве случаев отмерзают или истираются в порошок снежными, ледяными и минеральными частицами, которые переносятся частыми и сильными ветрами. Таким образом, все, что располагается выше поверхности снега, здесь обречено на гибель.

Подобное экологическое значение имеет возникновение таких своеобразных форм роста, как *стланцы* и *растения-подушки*.

Стланцы — это стелющиеся формы, деревьев, кустарников и кустарничков, например, кедровый стланик (Pinus pumila), багульник стелющийся (Ledum decumbens), полярные виды водяники (Empetrum), можжевельник туркестанский (Juniperus turkestanica) и др. (рис. 23).

Растения-подушки образуются в результате сильного ветвления и крайне медленного роста надземных побегов. Между побегами накапливаются растительный опад и минеральные частицы. Все это ведёт к образованию компактной и достаточно плотной формы роста. По некоторым растениям-подушкам можно ходить, как по твёрдой почве. Экологический смысл подушковидной формы роста состоит в следующем. Благодаря компактной структуре растения-подушки успешно противостоят холодным ветрам. Поверхность их нагревается почти так же, как поверхность почвы, а колебания температуры внутри подушки не так велики, как в окружающей среде. Поэтому внутри растения-подушки, как в парнике, сохраняется более благоприятный температурный и водный режим. Кроме того, непрерывное накопление в подушке растительного опада и его дальнейшее разложение способствуют повышению плодородия почвы под ней.

Подушковидные формы роста образуют в соответствующих условиях травянистые, полудревесные и древесные растения различных семейств: бобовых, розоцветных, зонтичных, гвоздичных, первоцветных и др. Подушки очень распространены и иногда целиком определяют ландшафт в высокогорьях всех материков, а также на каменистых океанических островах, особенно в Южном полушарии. Например, знаменитая азорелла, произрастающая на морских побережьях, в арктических тундрах и т. д. Некоторые подушки имеют резко выраженные внешние черты ксероморфизма, в частности колючки разного происхождения, например, высокогорные виды остролодочника (Oxytropis) и акантолимона (Acantholimon).

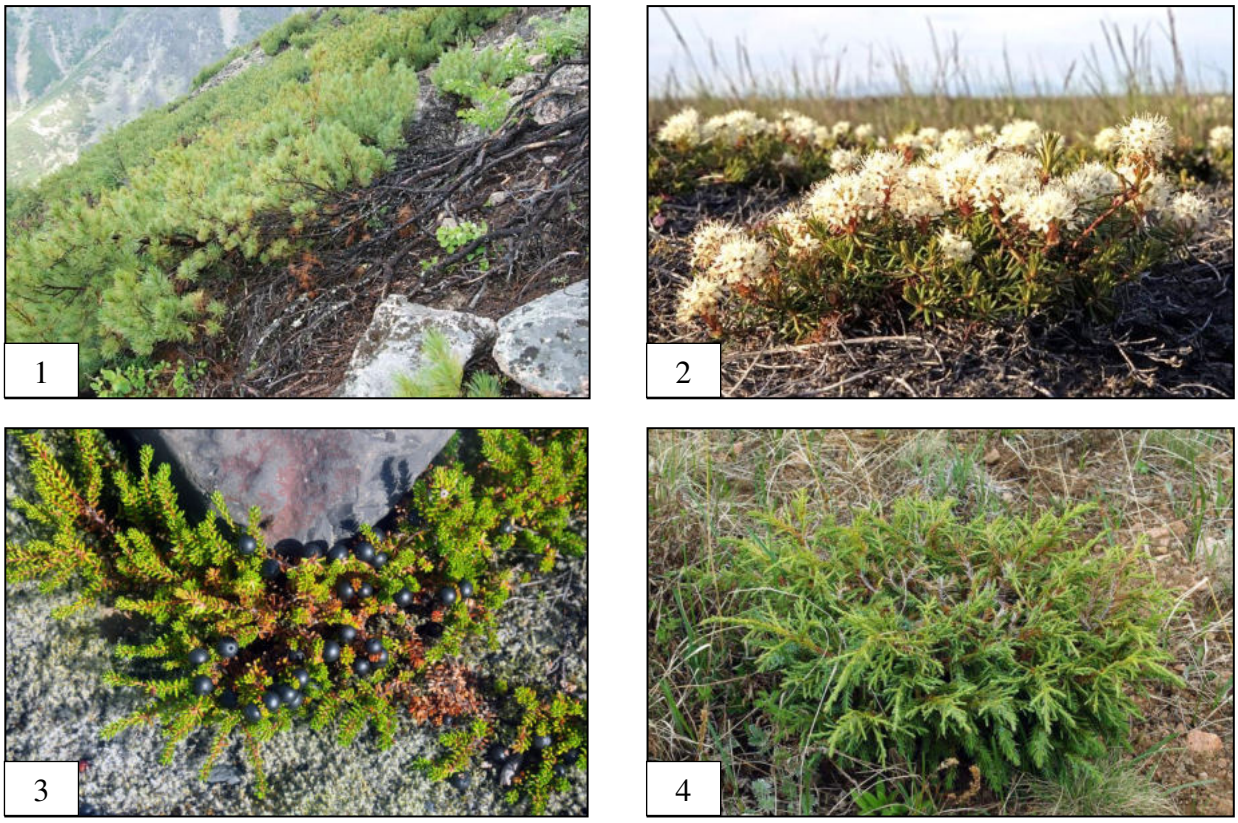

Рис. 23. Стланцы: 1 – кедровый стланец, 2 – багульник стелющийся, 3 – водяника чёрная, 4 – можжевельник туркестанский

6. Экологические группы растений по отношению к почвенным факторам

Почва является одной из важнейших сред жизни сухопутных растений. Она служит субстратом для закрепления растений на определенном месте, а также представляет собой питательную среду, из которой растения усваивают воду и элементы минерального питания. Во всем многообразии почвенно-грунтовых факторов принято различать химические и физические свойства почвы. Из химических свойств почвенной среды основное экологическое значение имеют реакция почвенной среды и солевой режим почв.

В природных условиях реакция почвы складывается под влиянием климата, почвообразующей породы, грунтовых вод и растительности. Разные виды растений неодинаково реагируют на реакцию почвы и с данной точки зрения разделяются на три экологические группы: *ацидофиты, базифиты и нейтрофиты*.

К ***ацидофитам*** относят растения, предпочитающие кислые почвы. Ацидофитами являются растения сфагновых болот, например, сфагновые мхи (Sphagnum), багульник болотный (Ledum palustre), Кассандра, или болотный мирт (Chamaedaphne calyculata), подбел (Andromeda polifolia), клюква (Oxycoccus); некоторые лесные и луговые виды, например, брусника (Vaccinium vitis-idaea), черника (Vaccinium myrtillus), хвощ лесной (Equisetum sylvaticum) (рис. 24).

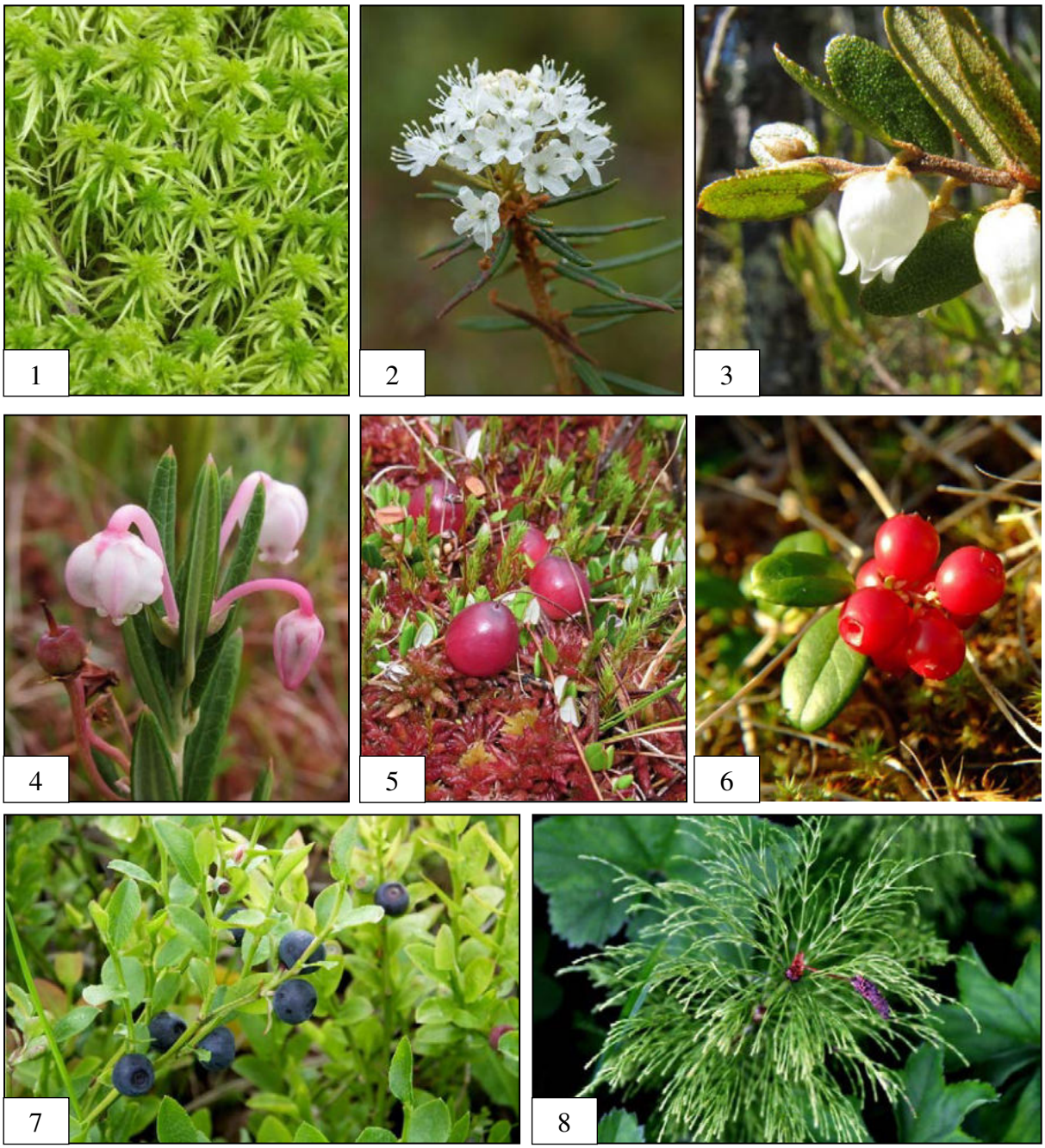

Рис. 24. Ацидофиты: 1 – сфагновые мхи, 2 – багульник болотный,
3 – кассандра болотная, 4 - подбел обыкновенный, 5 – клюква болотная,
6 – брусника обыкновенная, 7 – черника обыкновенная, 8 – хвощ лесной

К ***базифитам*** относят растения, предпочитающие почвы, богатые основаниями и потому имеющие щелочную реакцию. Базифиты произрастают на карбонатных и солонцовых почвах, а также на обнажениях карбонатных пород.

Нейтрофиты предпочитают почвы с нейтральной реакцией. Однако многие нейтрофиты имеют широкие зоны оптимума — от слабокислой до слабощелочной реакции.

Под солевым режимом почв понимают состав и количественные соотношения химических веществ в почве, которые определяют содержание в ней элементов минерального питания. Растения реагируют на содержание как отдельных элементов минерального питания, так и всей их совокупности, которая определяет уровень плодородия почвы (или ее «трофность»). Разные виды растений нуждаются для своего нормального развития в различных количествах минеральных элементов в почве.

В соответствии с этим различают три экологические группы: *олиготрофы, мезотрофы, эвтрофы*.

Олиготрофами называют растения, довольствующиеся очень малым содержанием элементов минерального питания. Типичными олиготрофами являются ацидофильные растения сфагновых болот: сфагновые мхи, багульник, подбел, клюква и др. Из древесных пород к олиготрофам относится сосна обыкновенная, а из луговых растений — белоус (Nardus stricta) (рис. 25).

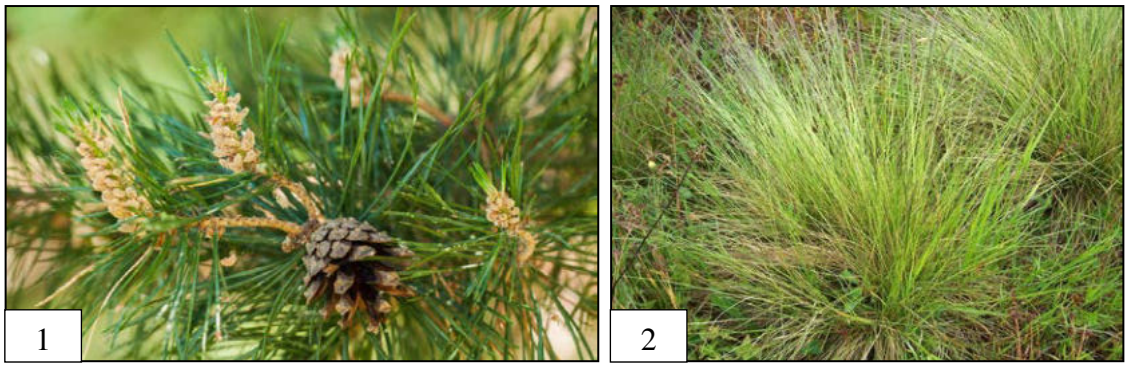

Рис. 25. Олиготрофы: 1 – сосна обыкновенная, 2 – белоус торчащий

Мезотрофы — это растения, умеренно требовательные к содержанию элементов минерального питания. Они произрастают на небогатых, но и не на очень бедных почвах. К мезотрофам относятся многие древесные породы: кедр сибирский (Pinus sibirica), пихта сибирская (Abies sibirica), береза повислая (Betula pendula), осина (Populus tremula), многие таёжные травы: кисличка (Oxalis acetosella), вороний глаз (Paris quadrifolia), седмичник (Trientalis europaea) и др. (рис. 26).

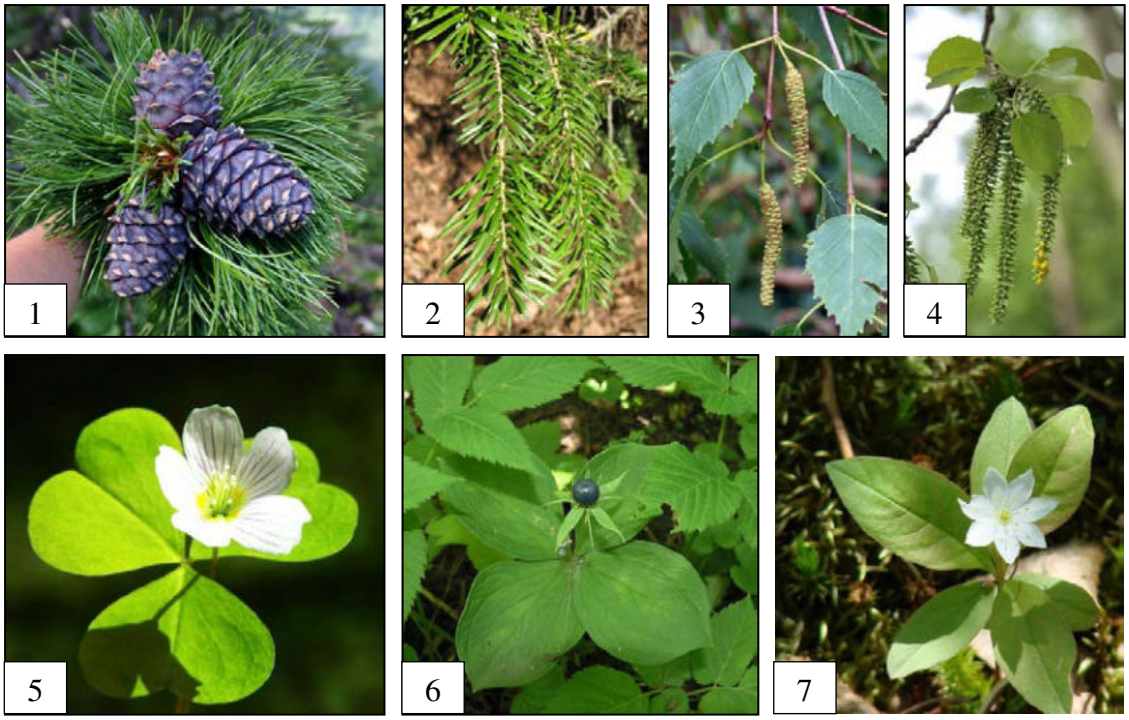

Рис. 26. Мезотрофы: 1 – сосна сибирская, 2 – пихта сибирская, 3 – берёза повислая, 4 – осина обыкновенная, 5 – кислица обыкновенная, 6 – вороний глаз четырёхлистный, 7 – седмичник европейский

Эвтрофы (или мегатрофы) предъявляют высокие требования к содержанию элементов минерального питания, поэтому произрастают на высокоплодородных почвах. К эвтрофам относятся большинство степных и луговых растений, например, ковыль перистый

(Stipa pennata), тонконог (Koeleria cristata), пырей ползучий (Elytrigia repens), а также некоторые растения низинных болот, например, тростник обыкновенный (Phragmites australis) (рис. 27).

Рис. 27. Эвтрофы:
1 – ковыль перистый,
2 – тонконог гребенчатый,
3 – пырей ползучий

У представителей данных экологических групп не обнаруживается каких-либо специфических анатомо-морфологических приспособительных признаков, обусловленных трофностью их местообитаний. Однако олиготрофы часто обладают ксероморфными признаками, такими как мелкие жесткие листья, толстая кутикула и т. п. Очевидно, морфологическая и анатомическая реакция на недостаток почвенного питания сходна с некоторыми типами реакций на недостаток влаги, что вполне объяснимо с точки зрения ухудшения условий роста в том и другом случае.

Некоторые ***автотрофные растения***, обитающие, как правило, на болотах (в тропической и отчасти в умеренной зонах), восполняют недостаток азота в субстрате дополнительным питанием за счет мелких животных, в частности насекомых, тела которых перевариваются при помощи ферментов, выделяемых специальными железками на листьях насекомоядных, или хищных, растений. Обычно способность к такому виду питания сопровождается формированием разнообразных ловчих приспособлений.

У обычной на сфагновых болотах росянки (Drosera rotundifolia) листья покрыты красноватыми железистыми волосками, выделяющими на кончиках капельки липкого блестящего секрета. Мелкие насекомые прилипают к листу и своими движениями раздражают другие железистые волоски листа, которые медленно загибаются и плотно окружают насекомое своими железками. Растворение и всасывание пищи происходит в течение нескольких дней, после чего волоски расправляются, и лист снова может ловить добычу (рис. 28).

Рис. 28. Автотрофное растение – Росянка круглолистная

Ловчий аппарат венериной мухоловки (Dionaea muscipula), обитающей на торфяниках востока Северной Америки, имеет сложное строение. На листьях имеются чувствительные щетинки, которые вызывают резкое захлопывание двух лопастей пластинки при прикосновении насекомого (рис. 29).

Ловчие листья у непентесов (Nepenthes), лазящих растений прибрежных тропических зарослей Индо-Малайской области, имеют длинный черешок, нижняя часть которого широкая, пластинчатая, зелёная (фотосинтезирующая); средняя — суженная, стеблеподобная, вьющаяся (она и обвивает опору), а верхняя превращена в пёстрый кувшинчик, прикрытый сверху крышечкой — листовой пластинкой.

Рис. 29. Ловчий аппарат венериной мухоловки

По краю кувшинчика выделяется сахаристая жидкость, привлекающая насекомых. Попав в кувшинчик, насекомое соскальзывает по гладкой внутренней стенке на его дно, где находится переваривающая жидкость (рис. 30).

Рис. 30. Непентес

В стоячих водоёмах у нас обычно погруженное плавающее растение пузырчатка (Utricularia) (рис. 31).

Рис. 31. Пузырчатка обыкновенная

Она не имеет корней; листья рассечены на узкие нитевидные дольки, на концах которых находятся ловчие пузырьки с клапаном, открывающимся внутрь. Мелкие насекомые или рачки не могут выбраться из пузырька и перевариваются там.

Для большинства растений вредным является как недостаточное, так и избыточное содержание минеральных элементов. Однако некоторые растения приспособились к избыточно высокому содержанию элементов питания. Наиболее изученными являются следующие четыре группы.

1. ***Нитрофиты*** — растения, адаптированные к избыточному содержанию азота. Типичные нитрофиты произрастают на мусорных и навозных кучах и отвалах, на захламленных вырубках, в заброшенных усадьбах и других местообитаниях, где идёт усиленная нитрификация. Они поглощают нитраты в таких количествах, что их можно обнаружить даже в клеточном соке данных растений. К нитрофитам относятся, например, крапива двудомная (Urtica dioica), яснотка белая (Lamium album), виды лопуха (Arctium), малина (Rubus idaeus), бузина (Sambucus) и др. (рис. 32).

Кальцефиты — растения, приспособленные к избыточному содержанию в почве кальция. Они произрастают на карбонатных (известковых) почвах, а также на обнажениях

известняков и мела. К кальцефитам относятся многие лесные и степные растения, например, венерин башмачок (Cypripedium calceolus), ветреница лесная (Anemone sylvestris), люцерна серповидная (Medicago falcata) и т.д.

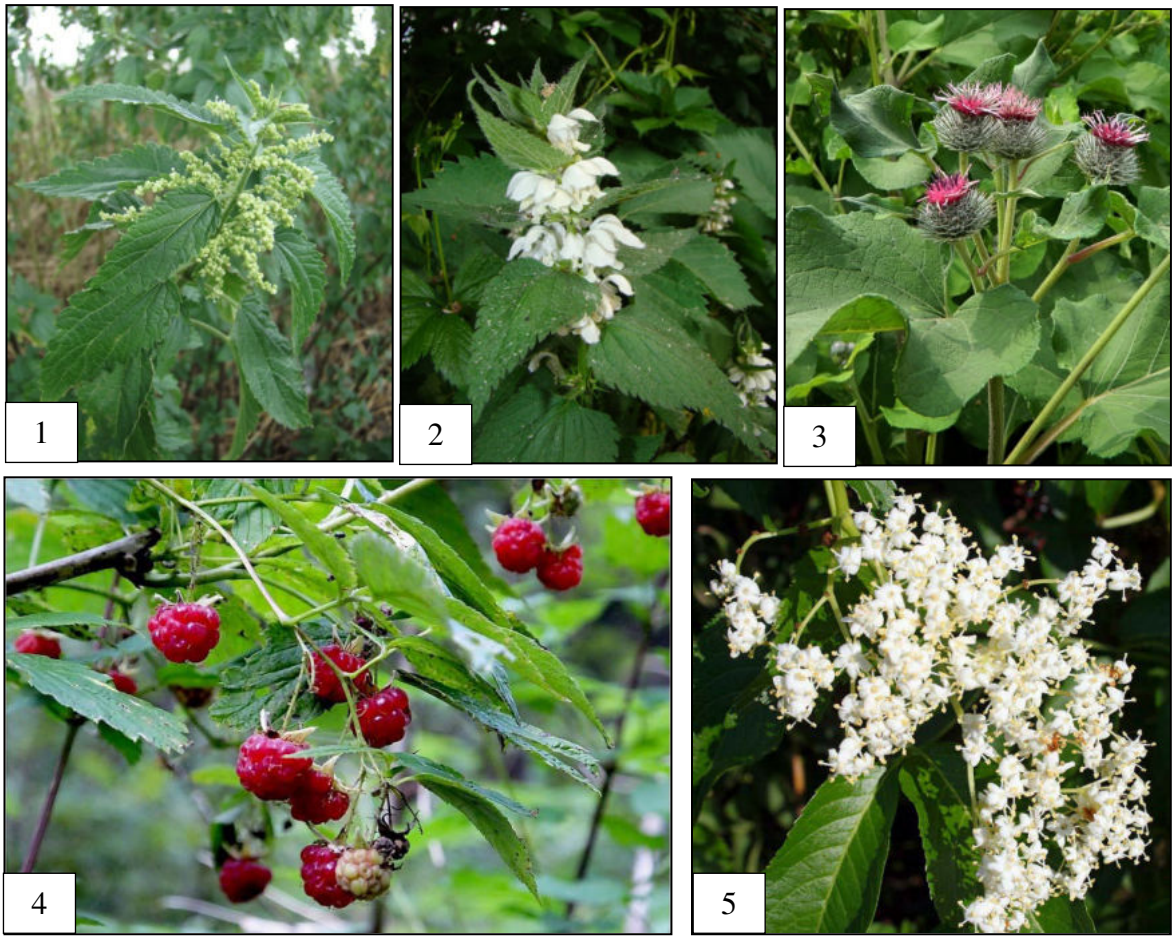

Рис. 32. Нитрофиты: 1 – крапива двудомная, 2 – яснотка белая,
3 – лопух войлочный, 4 – малина обыкновенная, 5 – бузина чёрная

Из древесных пород кальцефитами являются лиственница сибирская (Larix sibirica), бук (Fagus sylvatica), дуб пушистый (Quercus pubescens) и некоторые другие (рис. 33). Особенно разнообразен состав кальцефитов на известковых и меловых обнажениях, которые образуют особую, так называемую «меловую» флору.

2. *Токсикофиты* объединяют виды, устойчивые к высоким концентрациям определенных тяжелых металлов (Zn, Pb, Cr, Ni, Co, Си) и способные даже накапливать ионы этих металлов. Токсикофиты приурочены в своём распространении к почвам, формирующимся на породах, богатых элементами тяжелых металлов, а также к отвалам пустой породы промышленных разработок залежей данных металлов. Типичными токсикофитами-концентраторами, пригодными для индикации почв, содержащих много свинца, являются, например, овсяница овечья (Festuca ovina), полевица тонкая (Agrostis tenuis); на цинковых почвах — фиалка (Viola calaminaria), ярутка полевая (Thlaspi arvense), некоторые виды смолёвки (Silene); на почвах, богатых селеном, — ряд видов астрагала (Astragalus); на почвах, богатых медью, — оберна (Oberna behen), качим (Gypsophila patrinii), виды шпажника (Gladiolus) и т.д. (рис. 34).

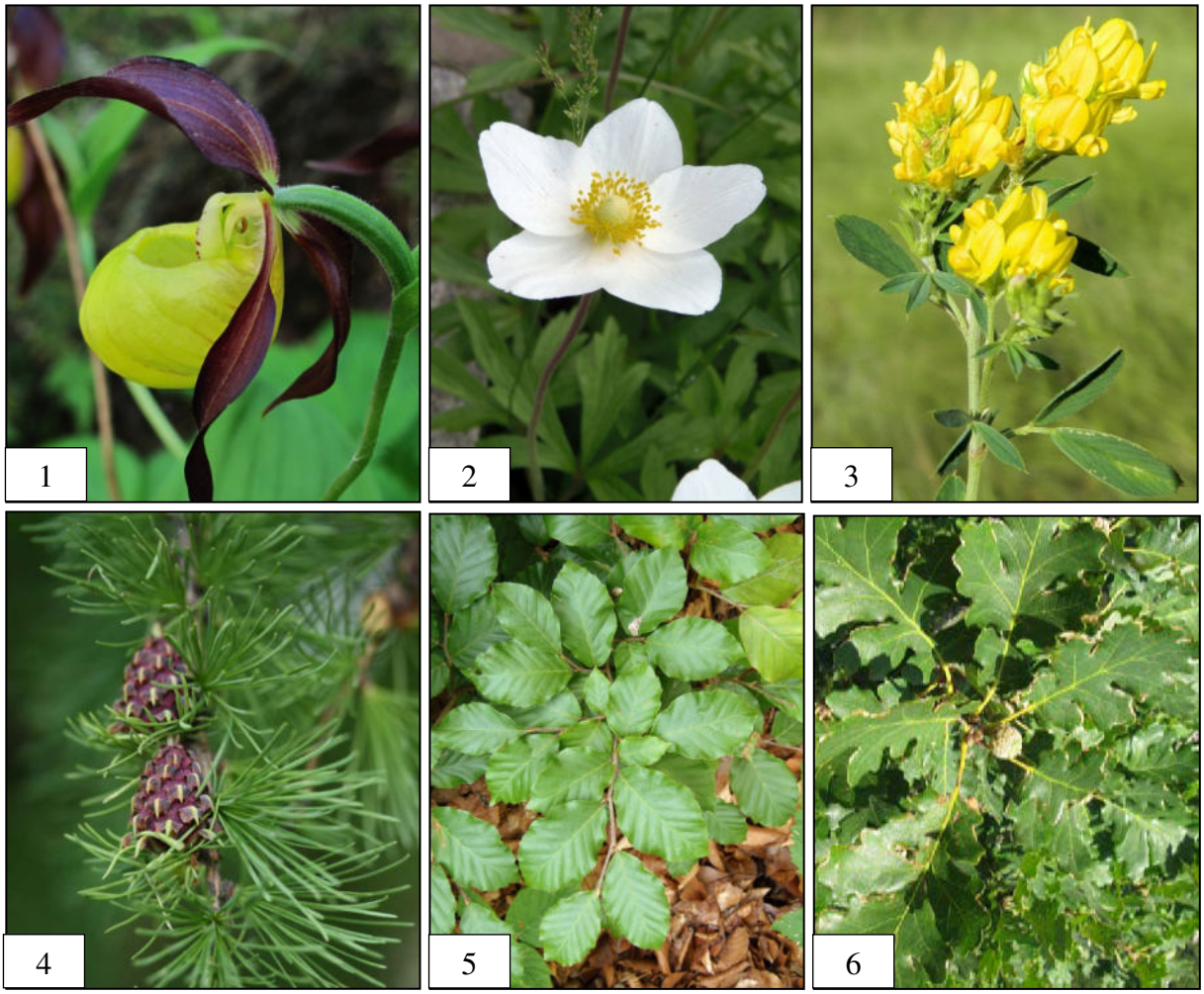

Рис. 33. Кальцефиты: 1 – венерин башмачок настоящий, 2 – ветреница лесная, 3 – люцерна серповидная, 4 – лиственница сибирская, 5 – бук лесной, 6 – дуб пушистый

3. *Галофиты* — растения, устойчивые к высокому содержанию ионов легкорастворимых солей. Избыток солей увеличивает концентрацию почвенного раствора, в результате чего создаются трудности в поглощении растениями питательных веществ. Галофиты поглощают эти вещества благодаря повышенному осмотическому давлению клеточного сока. К жизни на засоленных почвах разные галофиты приспособились по-разному: одни из них выделяют избыток поглощённых из почвы солей или через особые железки на поверхности листьев и стеблей, например, кермек (Limonium gmelinii), млечник (Glaux maritima), или сбрасывая листья и веточки по мере накопления в них предельных концентраций солей, например, подорожник солончаковый (Plantago salsa), гребенщик (Tamarix).

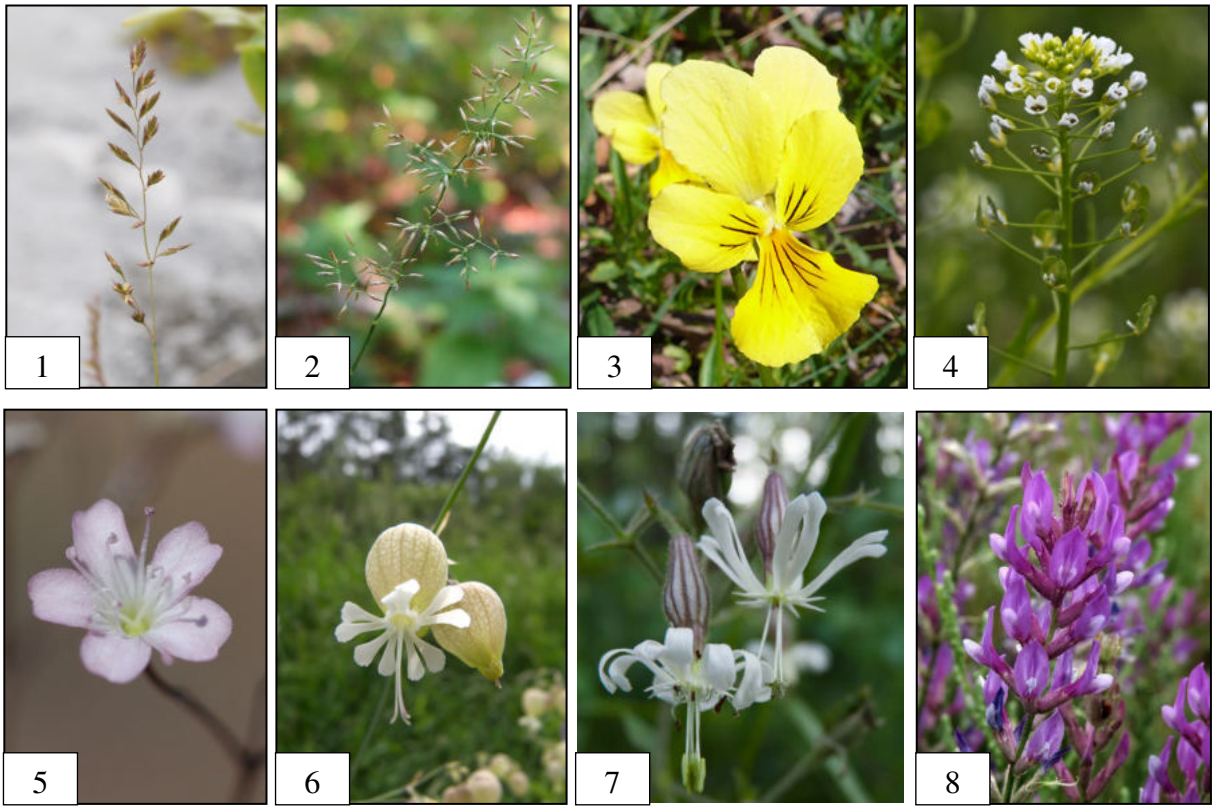

Рис. 34. Токсикофиты: 1 – овсяница овечья, 2 – полевица тонкая, 3 – фиалка, 4 – ярутка полевая, 5 – качим Патрэна, 6 – хлопушка обыкновенная, 7 – смолёвка поникающая, 8 – астрагал пёстрый

Другие галофиты являются суккулентами, что способствует снижению концентрации солей в клеточном соке, например, солерос (Salicornia europaea), виды солянок (Salsola) (рис. 35). Главной особенностью галофитов является физиологическая устойчивость протопласта их клеток к ионам солей.

Из физических свойств почвы основное экологическое значение имеют воздушный, водный и температурный режимы, механический состав и структура почвы, ее пористость, твёрдость и пластичность. Воздушный, водный и температурный режимы почвы определяются климатическими факторами. Остальные физические свойства почвы оказывают на растения в основном косвенное влияние. И только на песчаных и очень твёрдых (каменистых) субстратах растения находятся под прямым воздействием некоторых их физических свойств. В результате формируются две экологические группы — ***псаммофиты и петрофиты***.

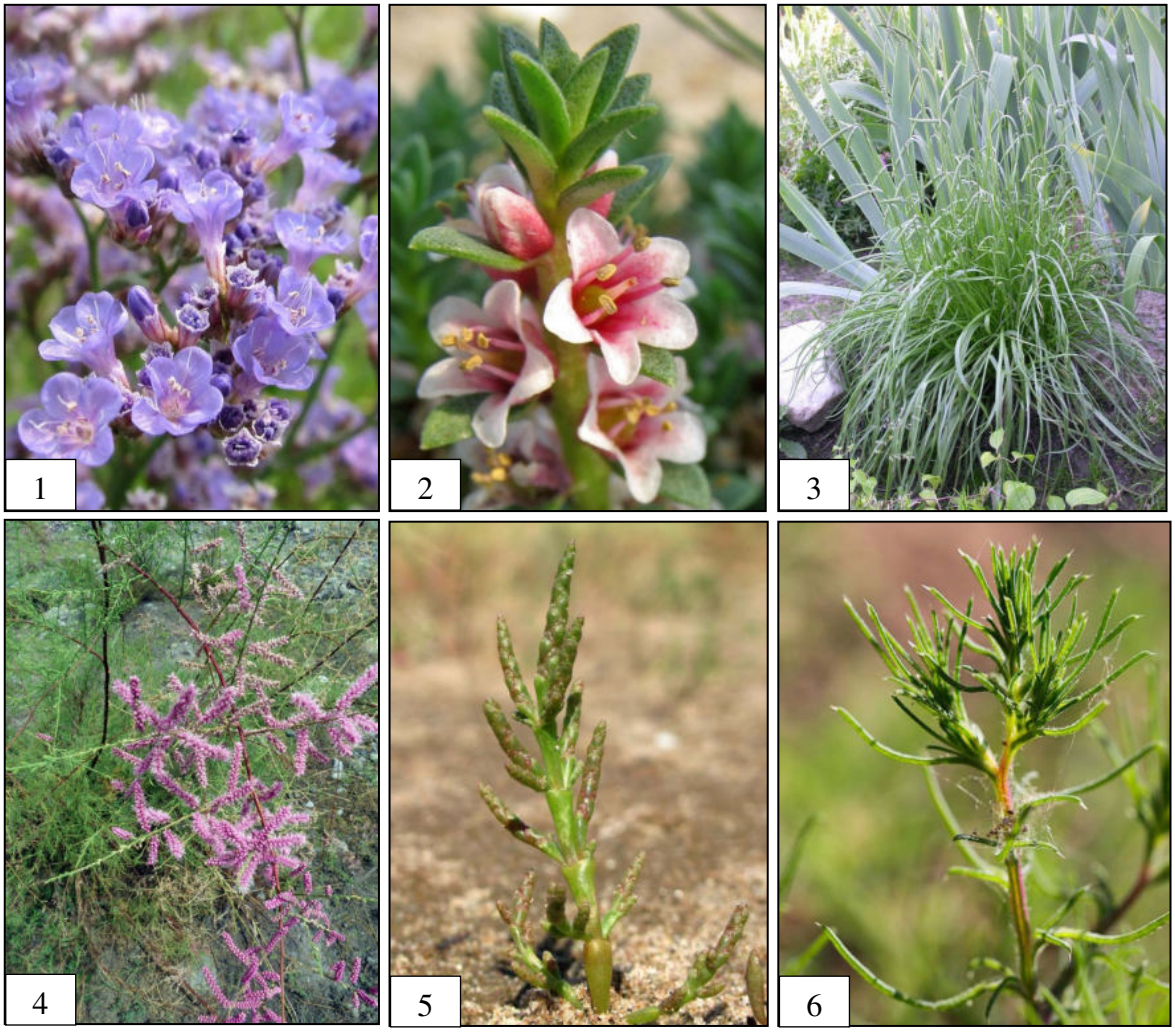

Рис. 35. Галофиты: 1 – кермек Гмелина, 2 – млечник приморский, 3 – подорожник солончаковый, 4 – гребенщик ветвистый, 5 – солерос европейский, 6 – солянка холмовая

В группу ***псаммофитов*** (рис. 36) объединяют растения, приспособленные к жизни на подвижных песках, которые лишь условно можно назвать почвами. Такого рода субстраты занимают огромные пространства в песчаных пустынях, а также встречаются по берегам морей, крупных рек и озёр. Специфической экологической особенностью песков является их сыпучесть. В результате в жизни псаммофитов постоянно существует угроза либо засыпания песком надземных частей растений, либо, напротив, выдувания песка и оголения их корней. Именно этот экологический фактор обусловливает основные анатомо-морфологические и биологические адаптивные признаки, свойственные псаммофитам.

Большинство древесных и кустарниковых псаммофитов, например, песчаный саксаул (Haloxylon persicum) и солянка Рихтера (Salsola richteri), образуют мощные придаточные корни на стволах, погребённых песком. У некоторых деревянистых псаммофитов, например, у песчаной акации (Ammodendron conollyi), на оголённых корнях образуются придаточные почки, а затем и новые побеги, которые позволяют продлить жизнь растения при выдувании песка из-под его корневой системы. У ряда травянистых псаммофитов образуются длинные корневища с острыми концами, которые быстро растут вверх и, достигнув поверхности, образуют новые побеги, избегая, таким образом, погребения.

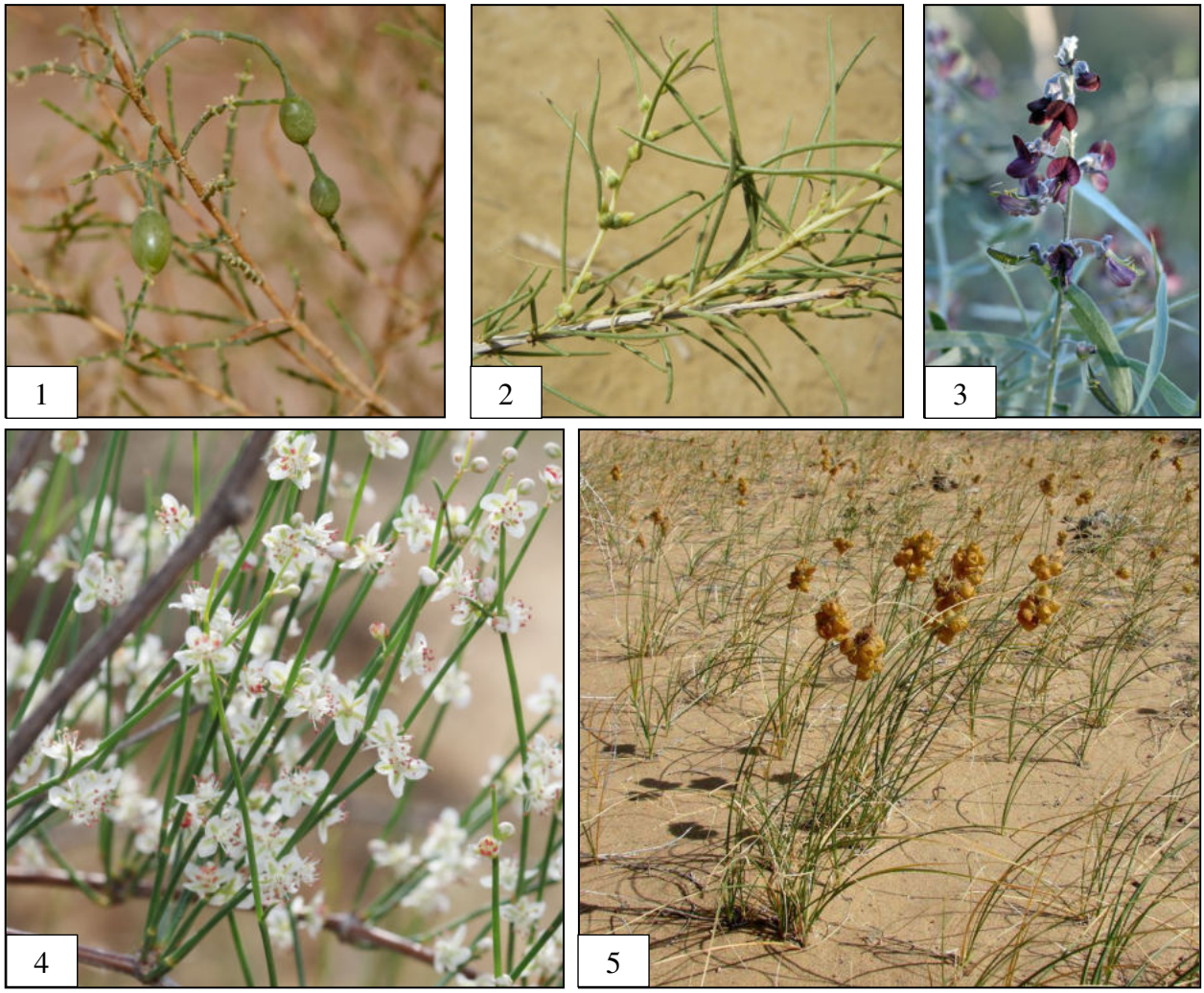

Рис. 36. Псаммофиты: 1 – саксаул белый, 2 – солянка Рихтера, 3 – песчаная акация Конолли, 4 – джузгун безлистный, 5 – осока вздутая

Кроме того, у псаммофитов выработались в процессе их эволюции разнообразные приспособления у плодов и семян, направленные на обеспечение их летучести и способности перемещаться вместе с движущимся песком. Эти приспособления заключаются в образовании на плодах и семенах разнообразных выростов: щетинок — у джузгуна (Calligonum) и мешковидных вздутий — у осоки вздутой (Carex physodes), придающих упругость и легкость плодам; разнообразных летательных аппаратов.

К ***петрофитам*** (или литофитам) относят растения, обитающие на каменистых субстратах — скальных обнажениях, каменистых и щебнистых осыпях, валунных и галечниковых отложениях по берегам горных рек. Все петрофиты являются так называемыми «пионерными» растениями, которые первыми заселяют и осваивают местообитания с каменистыми субстратами.

7. Топографические факторы

Факторы рельефа оказывают на растения в основном косвенное действие, влияя на перераспределение количества осадков и тепла по поверхности суши. В понижениях рельефа скапливаются выпавшие осадки, а также холодные массы воздуха, что является причиной поселения в этих условиях влаголюбивых и малотребовательных к теплу растений. Повышенные элементы рельефа, склоны южной экспозиции прогреваются лучше понижений

и склонов другой ориентации, поэтому на них можно встретить более теплолюбивые и менее требовательные к влаге растения.

Мелкие формы рельефа увеличивают разнообразие микроусловий, что создаёт мозаичность растительного покрова. Особенно это заметно в полупустынях и на грядово-мочажинных болотах, где наблюдается частое чередование мелких участков различных растительных сообществ.

Особое влияние на распределение растений оказывает макрорельеф — горы, среднегорья и плоскогорья, которые создают на сравнительно небольшой площади значительные амплитуды высот. С изменением высоты меняются климатические показатели — температура и влажность, результатом чего является высотная поясность растительности. Горы часто являются барьером для проникновения растений из одних регионов в другие.

8. Биотические факторы

Большое значение в жизни растений имеют биотические факторы, под которыми подразумевают влияние животных, других растений, микроорганизмов. Это влияние может быть *прямым*, когда организмы, непосредственно соприкасаясь с растением, оказывают на него положительное или отрицательное воздействие (например, поедание травы животными), либо *косвенным*, когда организмы влияют на растение опосредованно, изменяя среду его обитания.

В жизни растений велика роль животного населения почвы. Животные размельчают и переваривают остатки растений, разрыхляют почву, обогащают почвенный слой органическими веществами, т. е. изменяют химизм и структуру почвы. Это создаёт условия для преимущественного развития одних растений и угнетения других. Насекомые и некоторые птицы опыляют растения. Известна роль зверей и птиц как распространителей семян и плодов растений.

Влияние животных на растения иногда проявляется через целую цепь живых организмов. Так, резкое снижение численности хищных птиц в степях ведет к быстрому размножению мышей-полёвок, которые питаются зелёной массой степных растений. Это в свою очередь приводит к снижению урожайности степных фитоценозов и количественному перераспределению видов растений внутри сообщества.

Отрицательная роль животных проявляется в вытаптывании и поедании растений.

Очень разнообразно влияние одних растений на другие. Здесь можно выделить несколько типов взаимоотношений:

1. При ***мутуализме*** растения в результате совместного существования получают взаимную пользу. Примером таких взаимоотношений могут служить микориза, симбиоз клубеньковых бактерий-азотфиксаторов с корнями бобовых.
2. ***Комменсализм*** — это такая форма взаимоотношений, когда совместное существование для одного растения выгодно, а для другого безразлично. Так, одно растение может использовать другое в качестве субстрата (эпифиты).
3. ***Паразитизм*** — такая форма взаимоотношений, когда растение-паразит живет за счет растения-хозяина. Паразитами являются, например, ржавчинные и головнёвые грибы, из высших растений — повилика (Cuscuta), заразиха (Orobanche), Петров крест (Lathraea squamaria) (рис. 37). В тех случаях, когда паразит имеет зеленую окраску, т. е. способен к фотосинтезу, мы имеем дело с полупаразитами. Полупаразиты, к которым относятся многие растения из семейства норичниковых, например, погремок (Rhinanthus), марьянник (Melampyrum), очанка (Euphrasia) и др., получают от растения-хозяина главным образом воду и минеральные вещества (рис. 38).
4. ***Конкуренция*** проявляется у растений в борьбе за условия существования: влагу, питательные вещества, свет и т. п. Различают *внутривидовую конкуренцию* (между особями одного и того же вида) и *межвидовую* (между особями разных видов).

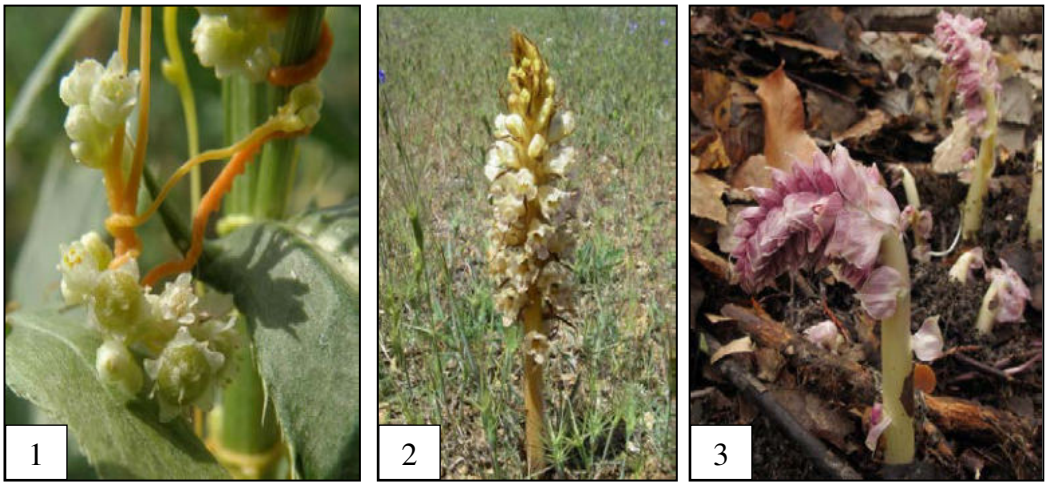

Рис. 37. Растения паразиты: 1 – повилика полевая, 2 – заразиха белая, 3 – Петров крест

9. Антропогенные факторы

Человек с давних времён оказывает влияние на растения, особенно заметно оно проявляется в наше время. Это влияние может быть *прямым* и *косвенным*.

Прямое воздействие — это вырубка леса, сенокошение, сбор плодов и цветов, вытаптывание и т. п. В большинстве случаев такая деятельность отрицательно сказывается на растениях и растительных сообществах. Численность некоторых видов резко сокращается, некоторые могут полностью исчезнуть. Происходит существенная перестройка растительных сообществ или даже смена одного сообщества другим.

Не меньшее значение имеет ***косвенное*** воздействие человека на растительный покров. Оно проявляется в изменении условий существования растений. Так появляются рудеральные, или мусорные, местообитания, промышленные отвалы. Отрицательное влияние на жизнь растений оказывает загрязнение атмосферы, почв, вод индустриальными отходами. Оно приводит к исчезновению на определённой территории некоторых видов растений и растительных сообществ в целом. Естественный растительный покров изменяется и в результате увеличения площадей под агрофитоценозы.

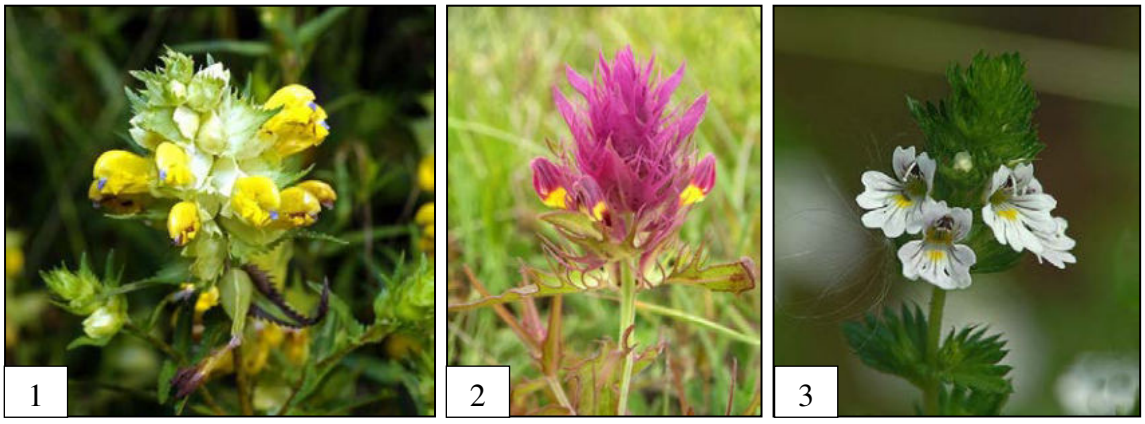

Рис. 38. Растения-полупаразиты: 1 – погремок летний, 2 – марьянник полевой, 3 – очанка прямая

В процессе своей хозяйственной деятельности человек должен учитывать все взаимосвязи в экосистемах, нарушение которых нередко влечёт за собой непоправимые последствия.

10. КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Экологические факторы влияют на растение не изолированно друг от друга, а во всей их совокупности. Приспособленность растений ко всему комплексу условий местообитания отражает жизненная форма. Под ***жизненной формой*** понимают группу видов, сходных по внешнему облику (габитусу), который обусловливается сходством основных морфологических и биологических признаков, имеющих приспособительное значение. Термин «жизненная форма» был введён в ботанику датским учёным Е. Вармингом в 80-е гг. XIX в.

Жизненная форма растений является результатом приспособления к определённой среде обитания, она вырабатывается в процессе длительной эволюции. Поэтому признаки, характерные для жизненной формы, закрепляются в генотипе и проявляются у растений в каждом новом поколении. При выделении жизненных форм учитываются различные биологические и морфологические признаки растений: форма роста, ритмы развития, продолжительность жизни, характер корневых систем, приспособления к вегетативному размножению и т. д. Поэтому жизненные формы растений называют также биоморфами.

Существуют разные классификации жизненных форм растений, не совпадающие с классификацией систематиков, основанной на строении генеративных органов и отражающей «кровное родство» растений. Сходную жизненную форму принимают в сходных условиях растения совсем не родственные, принадлежащие к разным семействам и даже классам. 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 распространённых и универсальных классификаций жизненных форм растений была предложена в 1905 г. датским ботаником ***К. Раункиером*** (рис. 39). Она основана на учёте приспособления растений к перенесению ими неблагоприятных условий — низких осенне-зимних температур в районах с холодным климатом и летней засухи в аридных областях. Известно, что от холода и засухи у растений страдают прежде всего почки возобновления, а степень защищённости почек в значительной мере зависит от положения по отношению к поверхности почвы.

Этот признак и был использован К. Раункиером для классификации жизненных форм. Он выделил пять крупных категорий жизненных форм, назвав их биологическими типами, — *фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты, терофиты.*

Фанерофиты объединяют группу растений, у которых почки возобновления располагаются высоко над землёй, это деревья, кустарники, лианы и эпифиты. Фанерофиты меньше всего приспособлены к переживанию неблагоприятных условий. Их почки возобновления в условиях умеренно холодного климата защищены лишь почечными чешуями, а у некоторых фанерофитов тропических областей отсутствуют и почечные чешуи.

К ***хамефитам*** относятся невысокие кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички и некоторые травы, у которых почки возобновления располагаются невысоко над почвой или у ее поверхности и защищены не только почечными чешуями, но и снегом. Максимальная высота положения почек у хамефитов зависит от глубины снежного покрова.

Гемикриптофиты — это многолетние травы, у которых надземные органы на неблагоприятный период отмирают нацело, а почки возобновления находятся на уровне почвы или погружены очень неглубоко в подстилку, образуемую мёртвым растительным опадом, они защищены почечными чешуями, лесной подстилкой, собственными отмершими надземными органами и снегом.

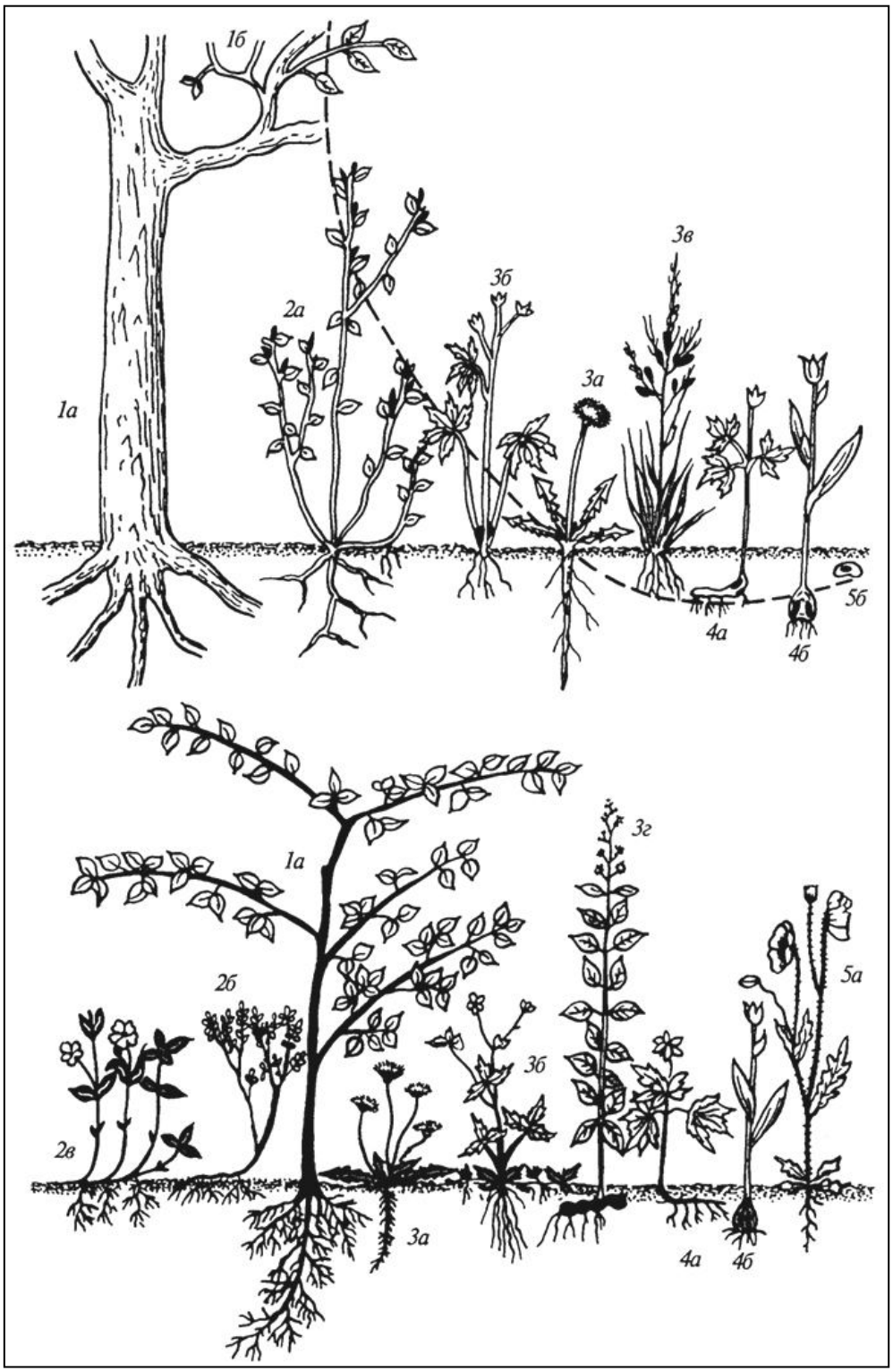

Рис. 39. Жизненные формы по Раункиеру (схема): фанерофиты: 1а – тополь, 1б – омела; хамефиты: 2а – брусника, 2б – черника, 2в – барвинок; гимикриптофиты: 3а – одуванчик, 3б – виды лютиков, 3в – кустовой злак, 3г – вербейник обыкновенный; геофиты: 4а – ветреница, 4б – тюльпан; терофиты: 5а – мак-самосейка, 5б – семя с зародышем. Вверху: черным цветом показаны зимующие почки возобновления (пунктиром – линия их расположения); внизу: соотношение отмирающих и перезимовывающих частей (черным цветом показаны остающиеся, белым – отмирающие на зиму)

Криптофиты — это многолетние травянистые растения с отмирающими надземными частями, у которых почки возобновления располагаются либо на некоторой глубине в почве на подземных органах (корневищах, луковицах, клубнях) *(геофиты),* либо в воде *(гидрофиты)* и поэтому получают дополнительную защиту.

К ***терофитам*** относятся однолетние растения, у которых к концу вегетационного периода отмирают как надземные, так и подземные органы, а неблагоприятный сезон года они переживают в виде покоящихся семян.

Биологические типы К. Раункиера выработались в результате приспособления растений к определенному климату, поэтому их соотношение в той или иной области хорошо коррелирует с типом климата данной области (таблица).

Соотношение биологических типов К. Раункиера в разных климатических районах (в %)

Сравниваемые районы	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Криптофиты	Терофиты
Тропический	61	6	12	5	16
Пустынный	12	21	20	5	42
Лесной	25	15	44	15	1
Арктический	1	22	60	15	2

Таким образом, в районах с влажным и теплым тропическим климатом преобладают фанерофиты (61 %), в пустынных областях с сухим и жарким климатом — терофиты (42 %), в лесных и арктических областях с более или менее холодной и снежной зимой основу флоры составляют гемикриптофиты (соответственно 44 и 60 %).

Классификация жизненных форм К. Раункиера с некоторыми доработками широко используется ботаниками. Крупные биологические типы разделяются на более мелкие категории жизненных форм.

Второй наиболее часто используемой классификацией жизненных форм растений является эколого-морфологическая классификация, разработанная ***И.Г. Серебряковым*** (1964) и усовершенствованная его учениками. Эта классификация основывается на форме роста и длительности жизни вегетативных органов. При этом выделяют три основные категории жизненных форм:

1. Древесные растения, подразделяемые на деревья, кустарники и кустарнички.
2. Травянистые растения, подразделяемые на многолетние и однолетние травы.
3. Промежуточная группа полудревесных растений, включающая полукустарники и полукустарнички.

Основное различие между древесными и травянистыми растениями сезонных климатов состоит в том, что первые имеют многолетние надземные скелетные побеги с почками возобновления (фанерофиты и хамефиты, по Раункиеру), а вторые, как правило, таковых не имеют.

В бессезонных равномерно благоприятных климатах, например, влажно-тропическом, различия между древесными и травянистыми растениями гораздо менее отчётливы.

У многолетних травянистых растений надземные прямостоячие части побегов всегда однолетние (точнее, односезонные); скелетные многолетние побеги или части побегов с почками возобновления у трав всегда или подземные, или приземные, т. е. скрыты в подстилке или плотно прижаты к почве (гемикриптофиты и геофиты, по Раункиеру).

Однолетние травы вообще не имеют многолетних органов и почек возобновления (терофиты, по Раункиеру). В связи с недолговечностью воздушные побеги трав обычно не образуют вторичных покровных тканей; работа камбия в травянистых стеблях хотя и может быть весьма интенсивной, но заканчивается рано, к концу первого сезона.

Полудревесные растения характеризуются тем, что их надземные побеги частично деревянистые, частично травянистые, т. е. верхняя, иногда значительная по размерам часть побега ежегодно отмирает, а нижняя часть с почками возобновления, находящимися на некоторой высоте (5–15–20 см и более) над землёй, остаётся в качестве многолетней (хамефиты, по Раункиеру). К полукустарникам и полукустарничкам (различаемым, главным образом, по величине остающейся многолетней части и общим размерам) относятся, например, многочисленные виды полыней (Artemisia), господствующие в растительном покрове сухих степей, полупустынь, отчасти пустынь Казахстана и Средней Азии, терескен (Krascheninnikovia ceratoides) — типичное подушковидное растение высокогорий Памира, многие губоцветные (тимьян, лаванда, некоторые виды шалфея и др.), составляющие основу растительности склонов гор в Средиземноморье (например, на Балканах). Для полукустарников и полукустарничков в крайних условиях существования характерна подушковидность.

Различия в длительности жизни и характере отмирания скелетных осей в системе побегов у деревьев, кустарников, кустарничков, полукустарничков и длиннопобеговых многолетних трав показаны на рис. 40.

Классификация древесных растений

Дерево характеризуется тем, что у него в течение всей жизни имеется единственный ствол — биологически главная, «лидерная» ось, растущая и в длину, и в толщину интенсивнее других осей — сучьев и ветвей, составляющих крону. Ствол у дерева живет столько же лет, сколько и все дерево, т. е. от нескольких десятков до нескольких сотен, а изредка и тысяч лет. Спящие почки у основания ствола, если они есть, дают сестринские стволы только в случае срубания или повреждения главного ствола (пневая поросль).

Основная форма дерева — прямостоячая. Однако бывают деревья с активно полегающим, стелющимся стволом и кроной, где только молодые концы ветвей приподнимаются вертикально.

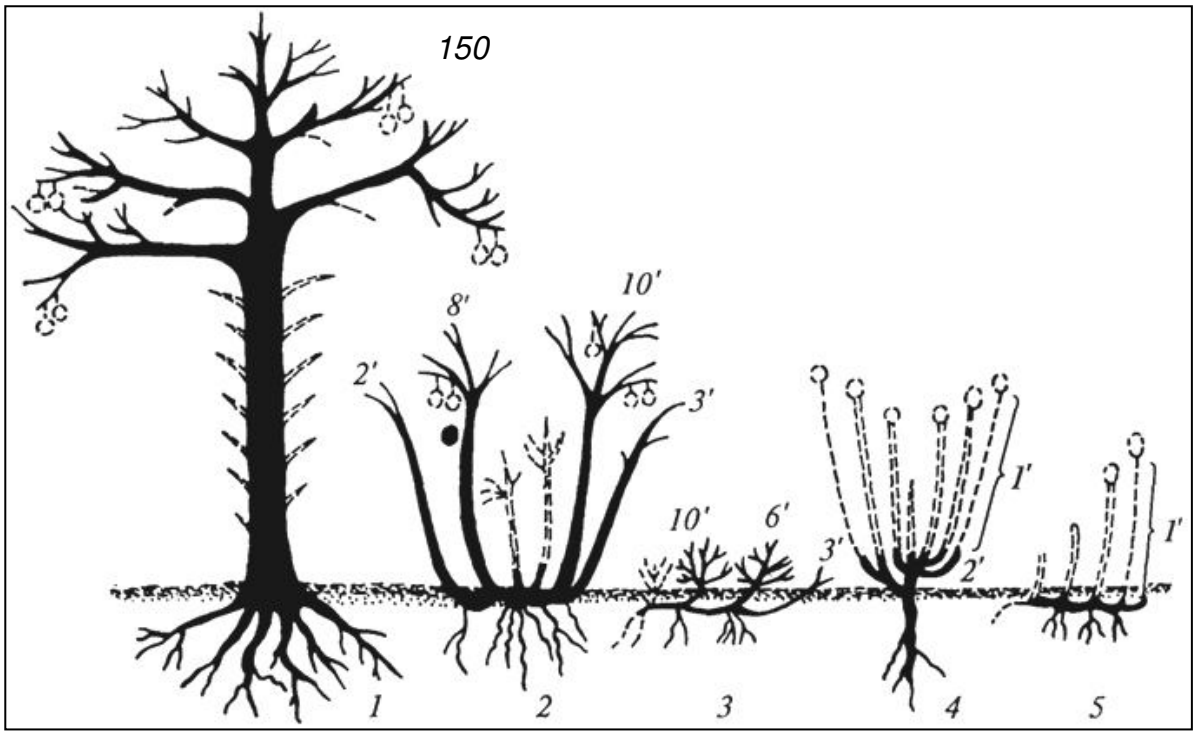

Рис. 40. Древесные и травянистые жизненные формы, соотношение многолетних и отмирающих частей (схема): 1 – дерево; 2 – кустарник; 3 – кустарничек; 4 – полукустарник; 5 – длиннопобеговая трава. Многолетние части показаны черным цветом, отмершие ранее – двойным пунктиром, отмирающие в текущем году – пунктиром; цифрами со штрихами обозначен примерный возраст отдельных скелетных осей и их систем

Это так называемые стланцы, например, сибирский кедровый стланик (Pinus pumila), европейская горная сосна (P. montana) и т. д. (рис. 41).

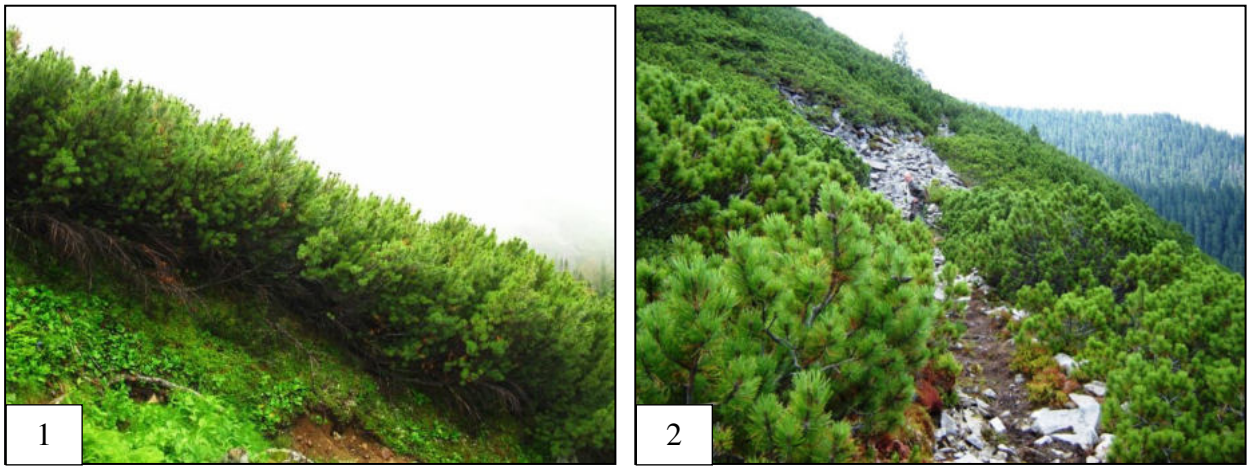

Рис. 41. Растения-стланцы: 1 – сосна низкая, 2 – сосна горная

Как правило, форму стланца деревья принимают в крайних для них условиях — на северных и южных границах ареала, на верхней границе леса в горах. Интересно, что длительность жизни у стланцев, по-видимому, гораздо больше, чем у прямостоячих деревьев (горная сосна — до 1000 лет), что можно связать с придаточным укоренением ствола.

Если единственный многолетний ствол лазящий или обвивает опору, то это *древовидная лиана* (или лиановидное дерево). Таковы многие виды большого рода виноград (Vitis) (рис. 42). Древесные лианы встречаются только в тропических, редко в субтропических влажных лесах.

Рис. 42. Виноград амурский

Прямостоячие деревья сильно различаются по форме кроны, ствола, иногда, особенно в тропиках, по форме и поведению надземных придаточных корней.

Так, крона может состоять только из крупных листьев, а ствол не ветвиться или ветвиться слабо (древовидные папоротники, пальмы, некоторые тропические сложноцветные и др.) (рис. 43). В зависимости от направления роста и обилия ветвей кроны могут быть округлыми, пирамидальными, уплощёнными в разной степени.

В частности, для саванн и саванновых лесов Африки и Австралии особенно характерна жизненная форма невысоких зонтиковидных деревьев главным образом из большого рода Acacia.

Рис. 43. Африканская масличная пальма

Зонтиковидная крона образуется в условиях яркого освещения и периодического недостатка влаги благодаря ограниченному росту каждого отдельного побега и очень интенсивному ветвлению (подобно тому, как это бывает при образовании подушек) (рис. 44).

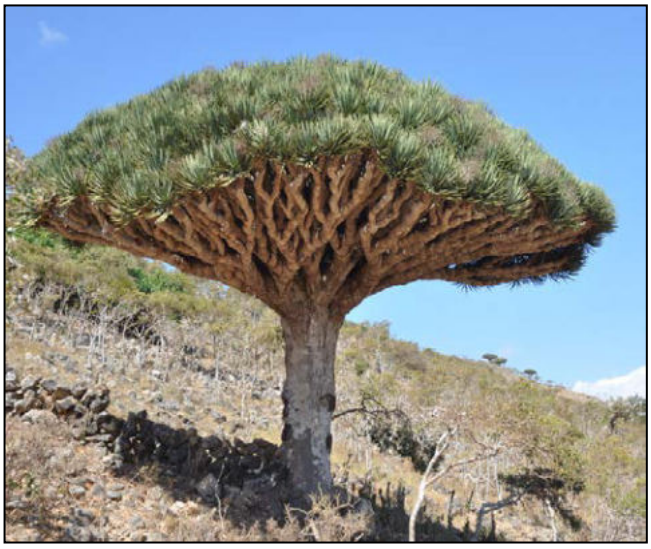

Рис. 44. Растение с зонтиковидной кроной — драцена киноварно-красная (Сокотра, плато Диксам)

В сходных условиях саванновых лесов тропических областей с длительным засушливым периодом (в Бразилии, Австралии) встречается жизненная форма так называемых бутылочных деревьев со вздутым водозапасающим стволом, богатым паренхимными тканями (рис. 45).

Рис. 45. Брахихитон наскальный
(бутылочное дерево)

Крайнее выражение суккулентности деревьев наблюдается у древовидных одноствольных кактусов (например, представителей рода Cereus в Мексике) (рис. 46).

Рис. 46. Карнегия гигантская

Очень характерны для тропических деревьев корни-подпорки, ходульные корни, досковидные корни. В первые годы жизни деревья могут быть эпифитными, и лишь потом их придаточные корни достигают почвы, либо оплетая со всех сторон ствол дерева-хозяина, либо образуя целую рощу из стволов корневого происхождения, держащих одну обширную крону. Это свойственно представителям огромного тропического рода Ficus (в частности, баньян — Ficus religiosa — в Индии) (рис. 47). Оплетенное корнями фикуса, дерево-хозяин, обычно рано или поздно погибает под тяжестью и в тисках разрастающегося эпифита, поэтому такие фикусы именуют «удушителями».

Таким образом, дерево выступает как крупная категория жизненных форм, весьма разнообразная по структуре и происхождению. Приспособительное значение древовидной формы роста выявляется при статистическом анализе флоры различных областей земного шара.

Наиболее богаты деревьями влажнотропические регионы (например, во флоре Амазонии 88 % деревьев и только 12 % трав, тогда как в умеренной лесной зоне Евразии соотношение обратное).

Рис. 47. Корни-подпорки Фикуса священного (Ficus religiosa)

В теплых и засушливых областях, как и в холодных и влажных, деревья низкорослы и дают формы, переходные к кустарникам (например, извилистая береза (Betula tortuosa) в лесотундре, фисташка (Pistacia) в полусаваннах Таджикистана (рис. 48).

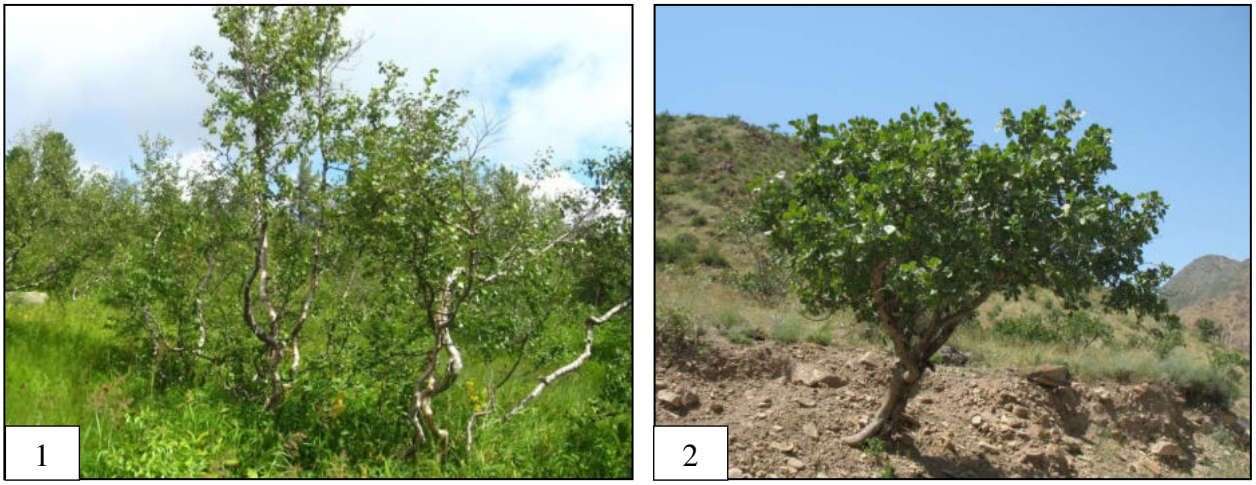

Рис. 48. Низкорослые формы деревьев, переходные к кустарникам:
1 – берёза извилистая, 2 – фисташка настоящая

Прямостоячие деревья отсутствуют в степях, полупустынях, многих типах пустынь, высокогорьях, тундрах, т. е. в крайних условиях существования, не обеспечивающих возможности интенсивного роста в высоту и сохранения крупных прямостоячих надземных многолетних частей. На границах лесных поясов деревья нередко принимают форму стланцев.

Отсюда можно заключить, что ***прямостоячее дерево*** — жизненная форма, выражающая реакцию на наиболее благоприятные условия роста, климатические, почвенные и световые. Деревья достигают наибольших для высших растений размеров (в тропических лесах — в среднем 50–80 м, нередко до 100 м; максимальная высота деревьев — у эвкалиптов и секвойи — около 150 м) (рис. 49).

Кустарники отличаются от деревьев тем, что в течение жизни особи формируется не один-единственный ствол, а несколько или много, существующих бок о бок и постепенно сменяющих друг друга. Первый стволик с небольшой кроной (похожий на деревце) скоро даёт из спящих почек у основания ряд дочерних стволиков, нередко обгоняющих первоначальный и усиливающихся из поколения в поколение.

Общая длительность жизни кустарника может быть очень большой, несколько сотен лет, однако каждая скелетная ось (стволик) со своей кроной живет ограниченное время, в среднем 20–40 лет (у малины — всего 2 года, у некоторых видов спиреи — 5–6 лет, а у сирени, желтой акации, караганы (Caragana arborescens) — до 60 лет (рис. 50).

Рис. 49. Прямостоячие формы деревьев: 1 – эвкалипт прутовидный,
2 – секвойя вечнозелёная

Среди кустарников, как и среди деревьев, различают прямостоячие и стелющиеся формы (например, карликовая берёзка в тундре), лиановидные (например, дальневосточные виды винограда), суккулентные (сильно ветвящиеся у основания крупные кактусы).

Кустарники встречаются почти во всех областях Земли и в разнообразных типах растительности, но в лесах — в виде второго яруса (подлеска), т. е. в затенении, которое может быть одним из факторов угнетения роста отдельных осей. Чисто кустарниковые заросли образуются за пределами широтной и высотной границы леса при некотором

недостатке тепла или влаги (кустарниковая тундра, заросли степной вишни и тёрна в лесостепи и северной степи, пояс рододендронов в горах Кавказа и т. п.). В крайних условиях существования кустарники, как и деревья, принимают форму стелющихся, или шпалерных, прижимающихся к почве, что даёт им преимущества в тепловом и водном режиме.

Кустарнички — миниатюрные кустарники высотой не более 50 см, в среднем 10–30 см. Нередко они обладают длинными подземными корневищами (например, черника, брусника).

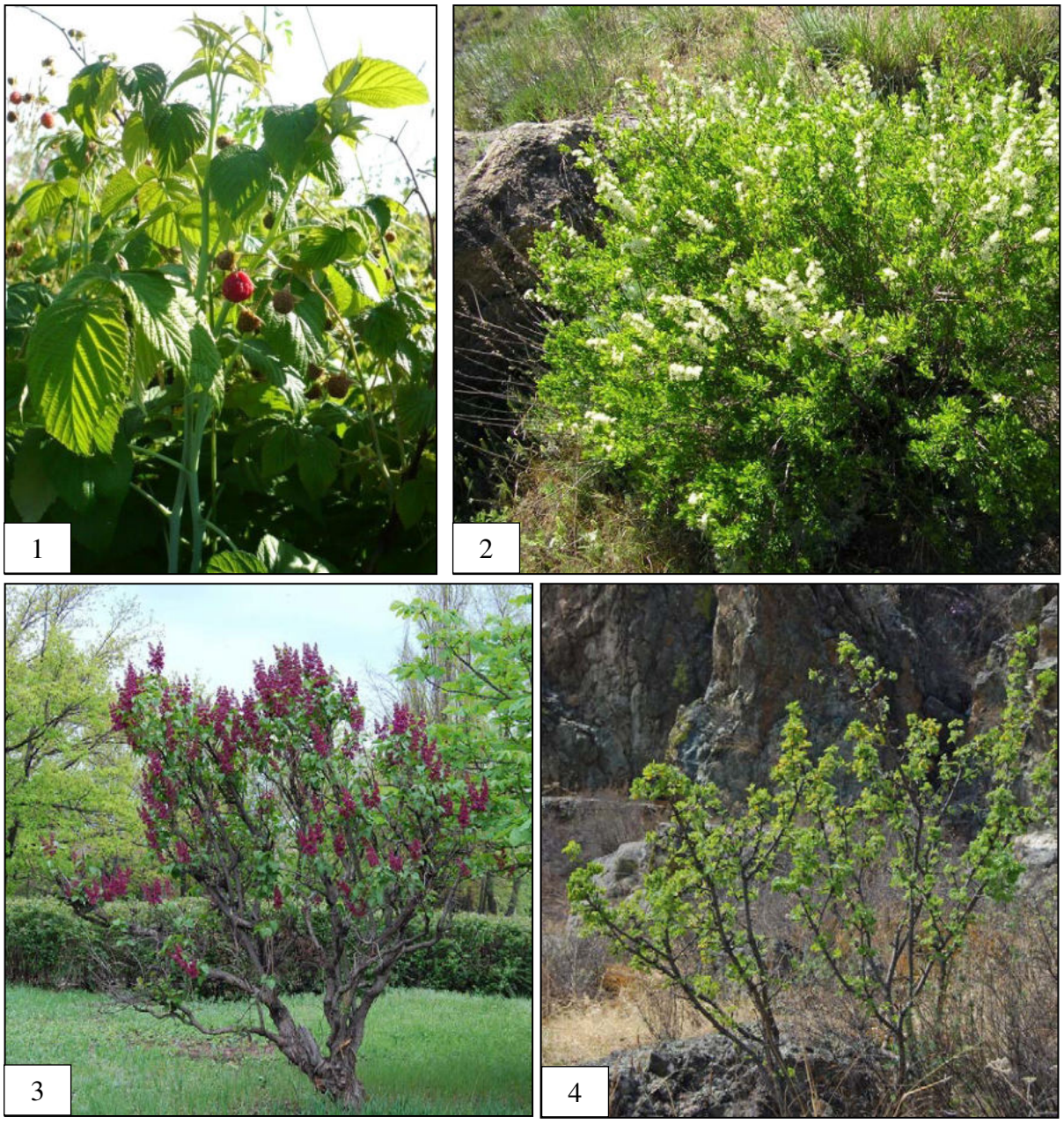

Рис. 50. Кустарники: 1 – малина обыкновенная, 2 – спирея зверобоелистная, 3 – сирень обыкновенная, 4 – карагана древовидная

Длительность жизни отдельных скелетных осей и отдельных кустиков, соединённых корневищами, т. е. парциальных кустов, меньше, чем у настоящих кустарников, в среднем порядка 5–10 лет, хотя общая продолжительность жизни особи может достигать, как у кустарников и деревьев, нескольких сотен лет. В лесах кустарнички образуют низкий кустарничковый ярус, иногда вместе с травами (ельники-черничники, сосняки-брусничники,

сосняки с вереском и т. п.). Самостоятельные сообщества они образуют вне лесной зоны — в тундрах, высокогорьях, нередко принимая стелющуюся (стланички) или подушковидную форму, а также на очень бедных выщелоченных субстратах (вересковые пустоши в Западной Европе) и на олиготрофных сфагновых болотах. К типичным кустарничкам относятся господствующие растения наших торфяных болот: клюква, багульник, мирт болотный (Chamaedaphne calyculata), подбел (Andromeda polifolia), голубика (Vaccinium uliginosum), черника. Все они принадлежат к семейству вересковых, в котором кустарничковые жизненные формы преобладают.

Классификация травянистых растений

Многолетние травы (гемикриптофиты и геофиты, по Раункиеру) подразделяют по характеру их многолетних подземных органов на следующие группы жизненных форм:

1. ***Стержнекорневые*** (каудексовыё). Во взрослом состоянии имеют хорошо развитый, часто запасающий главный корень, проникающий на большую или меньшую глубину в почве. Степень ветвления каудекса позволяет выделить одноглавые и многоглавые стержнекорневые растения. Примеры: свербига (Bunias orientalis), дудник (Angelica sylvestris), клевер горный (Amoria montana) (рис. 51).

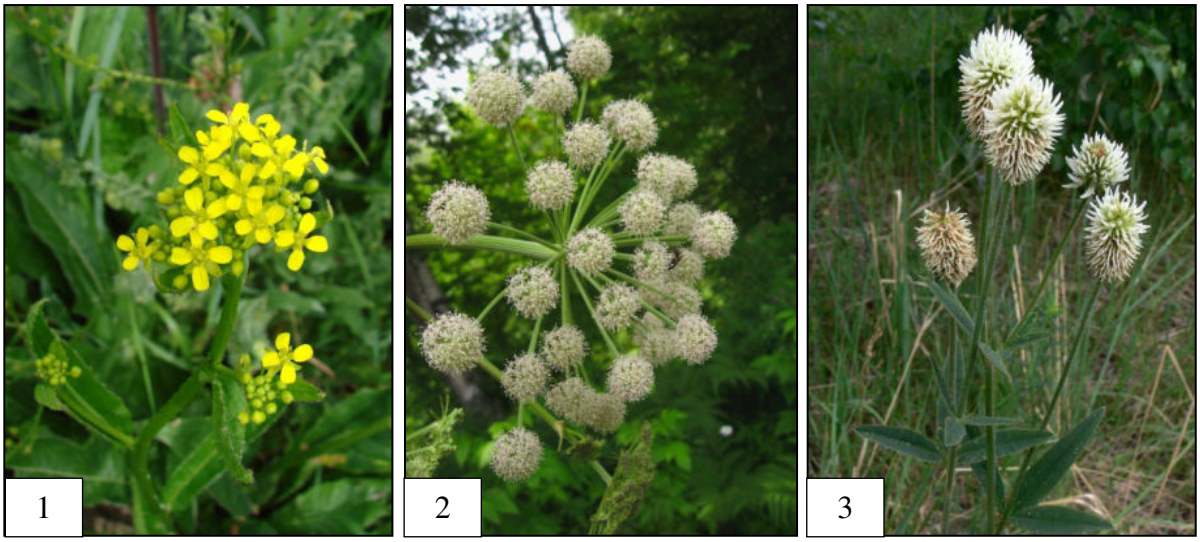

Рис. 51. Стержнекорневые травы: 1 – свербига восточная, 2 – дудник лесной, 3 – клевер горный

2. ***Кистекорневые.*** Во взрослом состоянии не имеют главного корня; придаточные корни толстые, иногда запасающие, иногда втягивающие, в большом количестве скучены в виде кисти на крайне укороченной подземной стеблевой оси. Последнюю можно считать очень коротким корневищем, подобным донцу луковицы; узлы сближены здесь вплотную, а междоузлия отсутствуют. Длительность жизни каждого годичного прироста этой оси относительно невелика — 2–3 (4) года, поэтому длина живой части оси обычно небольшая, в пределах одного — нескольких сантиметров. Примеры: подорожники (Plantago), сивец луговой (Succisa pratensis), лютики едкий, многоцветковый (Ranunculus acris, R. polyan-themos), купальница (Trollius) и др. (рис. 52).

Рис. 52. Кистекорневые травы: 1 – лютик едкий, 2 – купальница азиатская

3. ***Короткокорневищные.*** Как и предыдущая группа, во взрослом состоянии живут лишь на придаточных корнях, однако подземная многолетняя стеблевая ось (корневище) хорошо выражена и достаточно долговечна. Возраст живой части корневища может достигать 20 и более лет, например, у купены (Polygonatum). Междоузлия короткие, но часто все же заметные. Длина междоузлий обычно не превышает их диаметра. Примеры: ирисы (Iris), гравилаты (Geum), купена, манжетки (Alchemilla) (рис. 53).

Рис. 53. Короткокорневищные травы: 1 – купена душистая,
2 – ирис карликовый, 3 – манжетка обыкновенная

4. ***Длиннокорневищные.*** Имеют корневище с длинными междоузлиями; длительность жизни отдельных приростов корневища у разных растений различна (от 1,5–2 лет у пырея ползучего (Elytrigia repens) и других длиннокорневищных луговых злаков до 10 и более лет у майника (Maianthemum bifolium), грушанок (Pyrola) (рис. 54). Корневая система исключительно придаточная, быстро сменяющаяся.

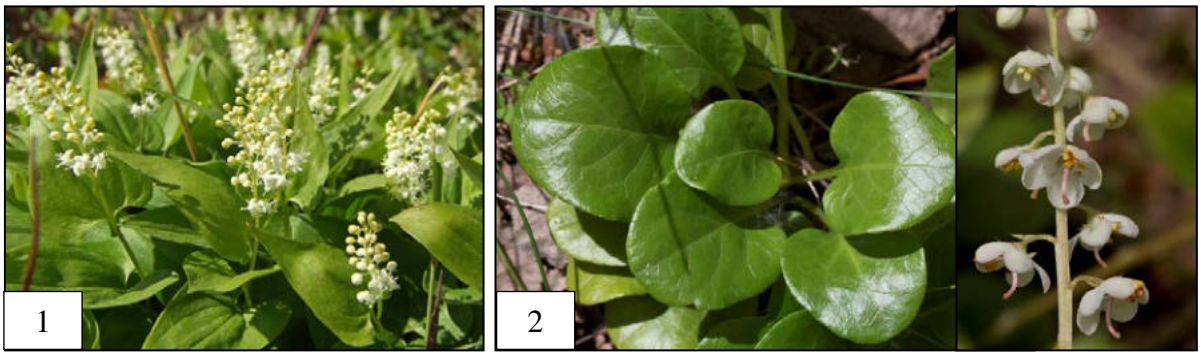

Рис. 54. Длиннокорневищные травы: 1 – майник двулистный,
2 – грушанка круглолистная

5. ***Дерновинные.*** Сильно кустящиеся короткокорневищные многолетники с мощной придаточной корневой системой (мочковатой); многолетняя побеговая часть растения представляет разветвлённую систему пеньков от отмерших надземных побегов. Сюда относятся преимущественно злаки и осоки, которые делят на *рыхло-* и *плотнодерновинные* (или рыхло- и плотнокустовые). *Рыхлокустовые злаки* — тимофеевка (Phleum), овсяница луговая (Festuca pratensis), мятлик лесной (Poa nemoralis); плотнокустовые — щучка (Deschampsia caespitosa), белоус (Nardus stricta), ковыли (Stipa) (рис. 55).

Рис. 55. Дерновинные травы: 1 – тимофеевка луговая,
2 – овсяница луговая, 3 – мятлик лесной

6. ***Клубнеобразующие.*** Сборная группа, включающая и растения с одним многолетним клубнем гипокотильно-стеблевого происхождения, на котором сменяются надземные побеги (цикламен — Cyclamen), и растения со сменяющимися из года в год клубнями смешанного или корневого происхождения (хохлатки — Corydalis, борцы — Aconitum, ятрышники — Orchis), и столонно-клубневые, где клубни появляются на концах тонких подземных столонов (картофель — Solanum tuberosum) (рис. 56).
7. ***Луковичные.*** Многолетние органы — разные типы луковиц со сменяющейся придаточной корневой системой. Некоторые клубневые, столонно-клубневые и луковичные растения ведут себя как вегетативные малолетники или даже вегетативные однолетники, если орган возобновления существует всего один-два года и быстро разрушается, сменяемый последующим.

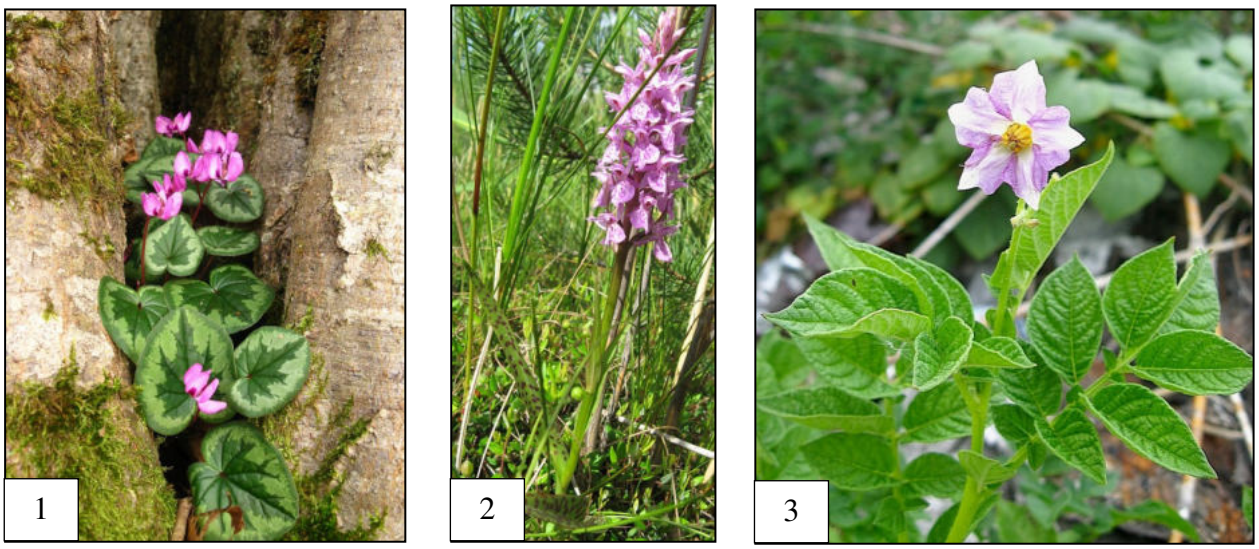

Рис. 56. Клубнеобразующие травы: 1 – дряква косская, 2 – ятрышник пятнистый, 3 – паслён клубненосный

8. ***Наземнополэучие и наземностолонные.*** Травы с относительно долго живущими (2–4 года) плагиотропными ползучими побегами (типа будры — Glechoma hederacea, лугового чая — Lysimachia nummularia) или с быстро отмирающими столонами-усами (земляника — Fragaria vesca, костяника — Rubus saxatilis) (рис. 57).

Конечно, далеко не всякое конкретное растение укладывается строго в ту или иную группу. Часто образуются смешанные и переходные формы — корневищно-кустовые, корневищно-стержнекорневые и т. д. В этой классификации не отражено также разнообразие надземных побегов.

Важно отметить, что группы 1, 2, 5, 7, отчасти 3 и 6 относят к вегетативно неподвижным или вегетативно малоподвижным растениям, а группы 4, 8, отчасти 3 и 6 — к вегетативно подвижным, имея в виду способность к активному захвату новой площади, передвижению с места на место и вегетативному размножению. Постепенное нарастание корневищ с одного конца и отмирание с другого ведет к постепенному перемещению особи; расстояние, на которое она перемещается, зависит от длины «коммуникационных органов» — корневищ и столонов.

Рис. 57. Наземностолонные травы: 1 – земляника лесная, 2 – костяника обыкновенная

Длительность существования каждого прироста корневищ, столонов, клубней, луковиц колеблется в широких пределах — от одного сезона до нескольких десятков лет. Общая длительность жизни особи многолетнего травянистого растения обычно превышает эти сроки, особенно у вегетативно подвижных форм. Общая продолжительность жизни многолетних трав у некоторых стержнекорневых и плотнодерновинных доходит до 200 и более лет (например, ковыль галечный (Stipa glareosa) на Памире), а для длиннокорневищных вообще не поддаётся определению.

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

Однолетние травы не имеют органов вегетативного возобновления и отмирают после цветения и плодоношения целиком, вместе с корневой системой, оставляя только семена (терофиты, по Раункиеру). Среди однолетников можно различать группы по продолжительности жизни, от *эфемеров*, проходящих весь жизненный цикл за считанные недели (как многие крестоцветные в пустынях), до *переннирующих форм*, способных перезимовывать в вегетативном или уже цветущем состоянии и продолжать развитие в следующем сезоне после первого же потепления (фиалка полевая — Viola arvensis, пастушья сумка — Capsella bursa-pastoris и др.). Многие однолетники возникли в средиземноморском климате с его мягкой влажной осенью и тёплой зимой и резко засушливым летом. Они прорастают осенью, вегетируют всю зиму, а цветут и плодоносят весной и к наступлению засухи отмирают. Попав в умеренную зону с влажным летом и холодной зимой, такие однолетники становятся озимыми, т. е. живут два неполных сезона. Воздействие низких зимних температур необходимо для их развития. Озимые хлебные злаки — рожь, пшеница и ряд озимых полевых сорняков — средиземноморского происхождения.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Перечислите экологические факторы, влияющие на рост и развитие растений.
2. Охарактеризуйте зоны кривой жизнедеятельности.
3. Назовите экологические группы растений по отношению к влаге.
4. Назовите экологические группы растений по отношению к свету.
5. Назовите экологические группы растений по отношению к температуре.
6. Назовите экологические группы растений по отношению к почвенным факторам.
7. Приведите примеры наземнополузучих растений.
8. На чем основана классификация жизненных форм растений по К. Раункиеру?
9. Дайте определение термина «жизненная форма».
10. Перечислите группы пластичности растительных видов.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите **один** правильный ответ.

1. Экология растений — это наука

1) об отношениях между растениями и окружающей средой
2) о живой природе, о закономерностях органической жизни
3) о животном мире
4) о взаимоотношениях человека, животных, растений и микроорганизмов между собой и с окружающей средой

2. Растения открытых местообитаний или световые растения называют

1) гелиофитами
2) сциофитами

3) сциогелиофитами
4) эпифитами

3. Мезофилл листа гелиофитов имеет

1) плотное строение за счет развитой палисадной паренхимы, образующейся как у верхней, так и у нижней стороны листа
2) рыхлое строение за счет развитой палисадной паренхимы, образующейся как у верхней, так и у нижней стороны листа
3) плотное строение за счет развитой палисадной паренхимы верхней стороны листа
4) плотное строение за счет развитой палисадной паренхимы нижней стороны листа

4. Мезотермы — это

1) теплолюбивые, но не жаростойкие растения
2) жаростойкие растения
3) не требовательные к теплу растения, произрастающие в условиях умеренно холодного климата
4) особо холодостойкие растения

5. Раункиер для классификации жизненных форм растений использовал признак

1) положение почек возобновления по отношению к поверхности почвы
2) форма роста и длительности жизни вегетативных органов
3) положение плодов по отношению к поверхности почвы
4) типы корневых систем

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Номер задания	Номер ответа
1	1
2	1
3	1
4	1
5	1

РАЗДЕЛ II

ОСНОВЫ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ И ГЕОБОТАНИКИ

Тема 2. Основы флористической географии и геоботаники

Цель: познакомиться с основными принципами формирования ареалов растений, фитоценозов и типами растительности России.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЗАНЯТИЮ

1. Формирование ареалов. Границы ареалов.
2. Типы и размеры ареалов.
3. Влияние человека на флору.
4. Флористическое районирование земного шара.
5. Структура фитоценозов.
6. Динамика фитоценозов.
7. Классификация растительности.
8. География растительности.
9. Растительность России.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

I. Основы флористической географии

Флористическая география, или география растений (фитогеография), изучает закономерности распространения ботанических таксонов (видов, родов, семейств и т. д.) по земной поверхности, а также состав флоры различных территорий. Основными разделами географии растений являются учение об ареалах (фитохорология), учение о флорах (флористика) и историческая география растений.

1. Учение об ареалах

Ареал — это область географического распространения систематической единицы (вида, рода, семейства и т. д.). География растений имеет дело, прежде всего, с ареалами различных видов. Зная ареалы видов какого-либо рода, можно составить представление об ареале всего рода в целом. Так же обстоит дело и с ареалом семейства, который складывается из ареалов отдельных родов.

Местонахождение — это конкретный географический пункт, где найдено или наблюдалось отдельное растение. Документом, подтверждающим нахождение в конкретном пункте определённого растения, служит, прежде всего, гербарный образец с указанием места его сбора. Пункты местонахождений отдельных растений, относящихся к изучаемому виду, могут быть нанесены на карту в виде точек. Карты с нанесёнными на них точками — местонахождениями — получили название *точечных карт ареалов* (рис. 58).

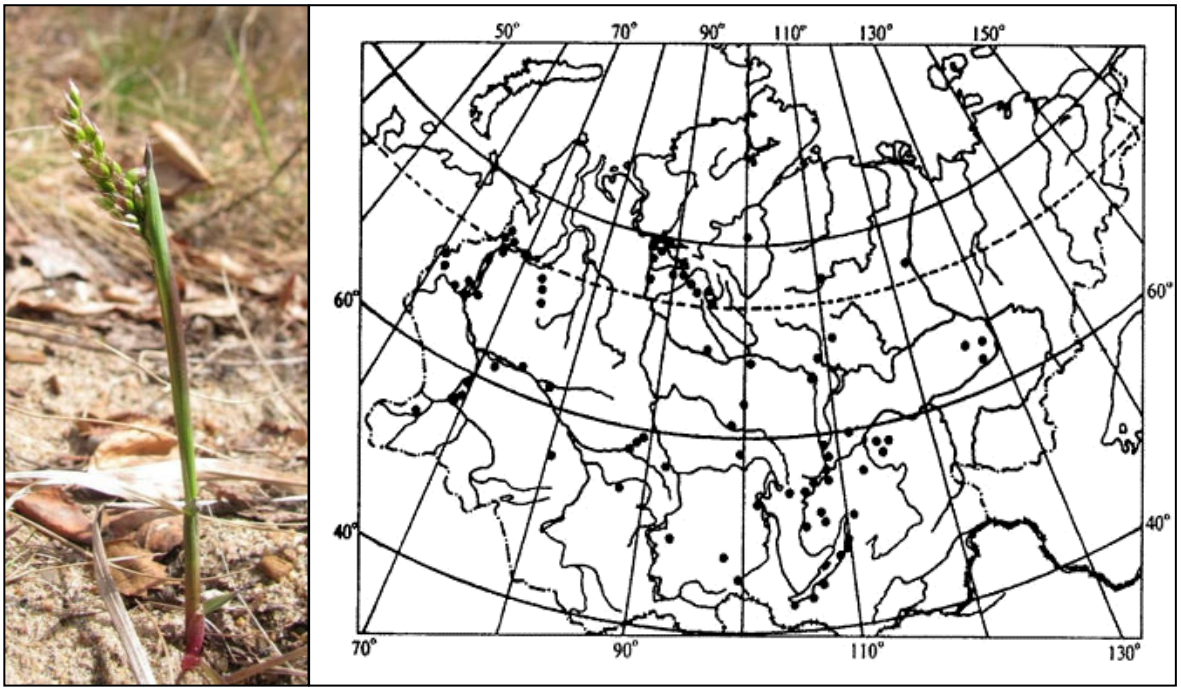

Рис. 58. Точечная карта ареала зубровки арктической
(Hierochloe arctica C. Presl, семейство Poaceae)

Если соединить контурной линией все периферийные точки — местонахождения, — то такую карту ареала называют *точечно-контурной* (рис. 59). Если распространение вида в пределах ареала не имеет существенного значения в окончательном варианте карты, территорию ареала обводят контурной линией и заштриховывают. Такая карта ареала называется *контурно-штриховой* (рис. 60).

Ни один вид не занимает всю территорию своего ареала сплошь. Это связано с тем, что даже в небольшом, относительно однородном географическом районе не наблюдается полного выравнивания экологических условий.

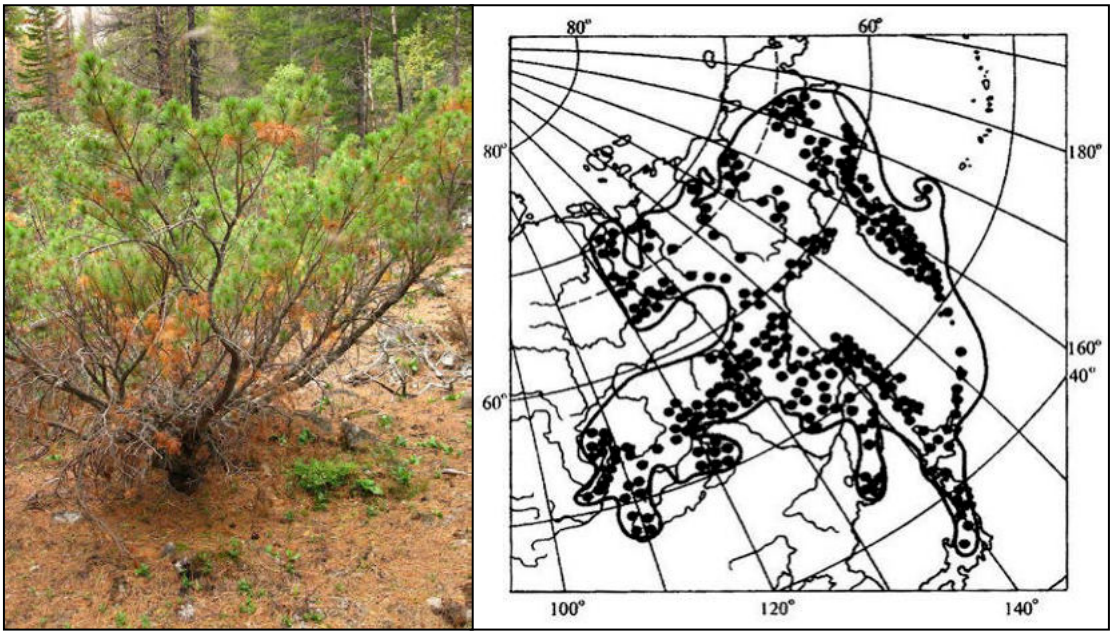

Рис. 59. Точечно-контурная карта кедрового стланика
Pinus pumila (Pall.) Regel, семейство Pinaceae)

Как правило, ареалы растений охватывают значительные части суши со сложной топографией и множеством разнообразных местообитаний.

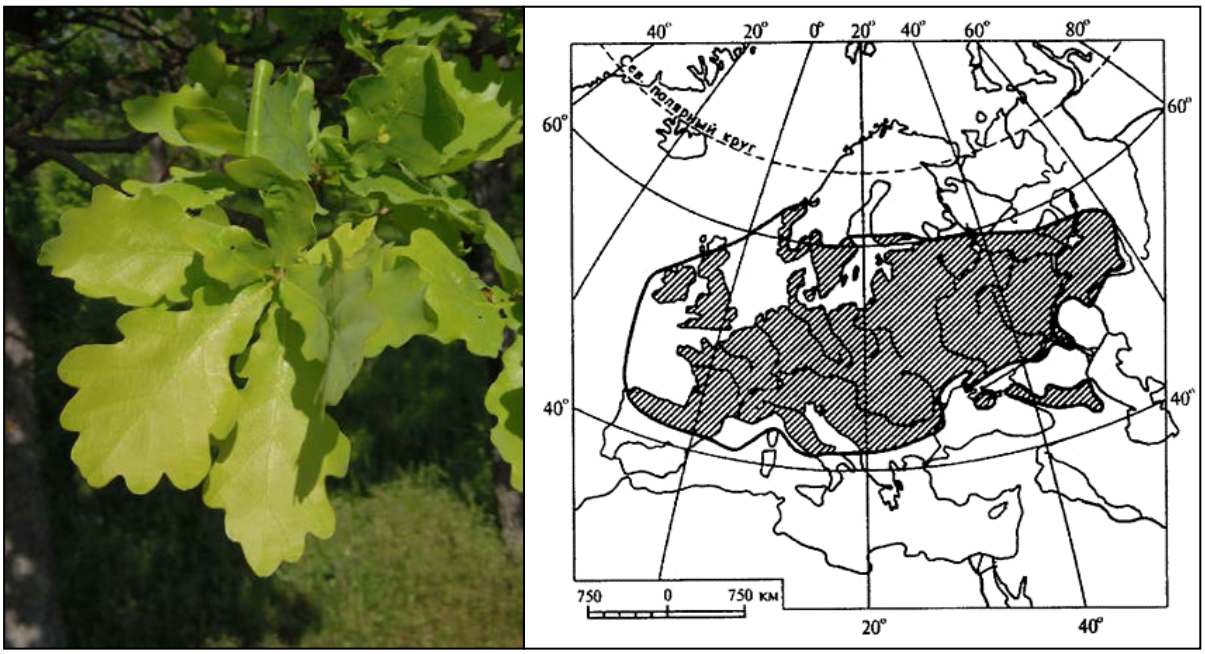

Рис. 60. Контурно-штриховая карта ареала дуба черешчатого
(Quercus robur L., семейство Fagaceae)

Каждый вид нуждается по своей экологической природе в строго определенном местообитании, таким образом, неоднородность физико-географических условий на территории ареала неизбежно порождает прерывистое распределение особей и популяций вида, следовательно, можно говорить о топографической прерывистости ареала.

Однако топографическая прерывистость ареала не нарушает его географической целостности. Ареал считается *сплошным* при непрерывном географическом распространении вида, хотя и при наличии прерывистости топографической. Растения водоёмов, солончаков, болот, песчаных почв, приуроченные к специфическим местообитаниям, нередко обнаруживают особенно значительную прерывистость своего топографического распределения. Промежуточные пространства с иными местообитаниями заполняются популяциями других видов в соответствии с их экологической приспособленностью. В результате этого один и тот же географический район может входить в ареалы многих видов, т. е. ареалы разных растений обычно налагаются друг на друга в тех или иных частях. Например, в Западной Сибири произрастают такие древесные породы, как сибирский кедр, пихта, ель, сосна. Эти виды находятся здесь в пределах своего ареала, но в то же время каждый занимает своё местообитание: сосна на песчаных террасах рек, ель в поймах, на богатых наносных почвах, кедр и пихта на суглинках ближе к водоразделам. Ареалы этих видов налагаются только в определённой части равнины, тогда как размеры и общие очертания ареалов значительно расходятся.

Рассматривая географическое распространение растений, мы можем иногда встретиться с таким фактом, когда промежуток между отдельными местонахождениями вида охватывает значительную часть суши, которая не может быть включена в единый ареал данного вида, так как здесь имеет место *географическая прерывистость*. В этом случае говорят о *разрыве ареала*, или его *дизъюнкции*.

Дизъюнкция представляет собой довольно распространённое явление, особенно в родах и семействах. Подобный ареал имеют род кипарис (рис. 61), род саговник (Cycas) и многие другие. Разорванные ареалы обычно являются наследием геологического прошлого, т. е. представляют остатки некогда сплошных ареалов. Подтверждением этому являются ископаемые остатки растений, находимые на территориях современных разрывов ареалов.

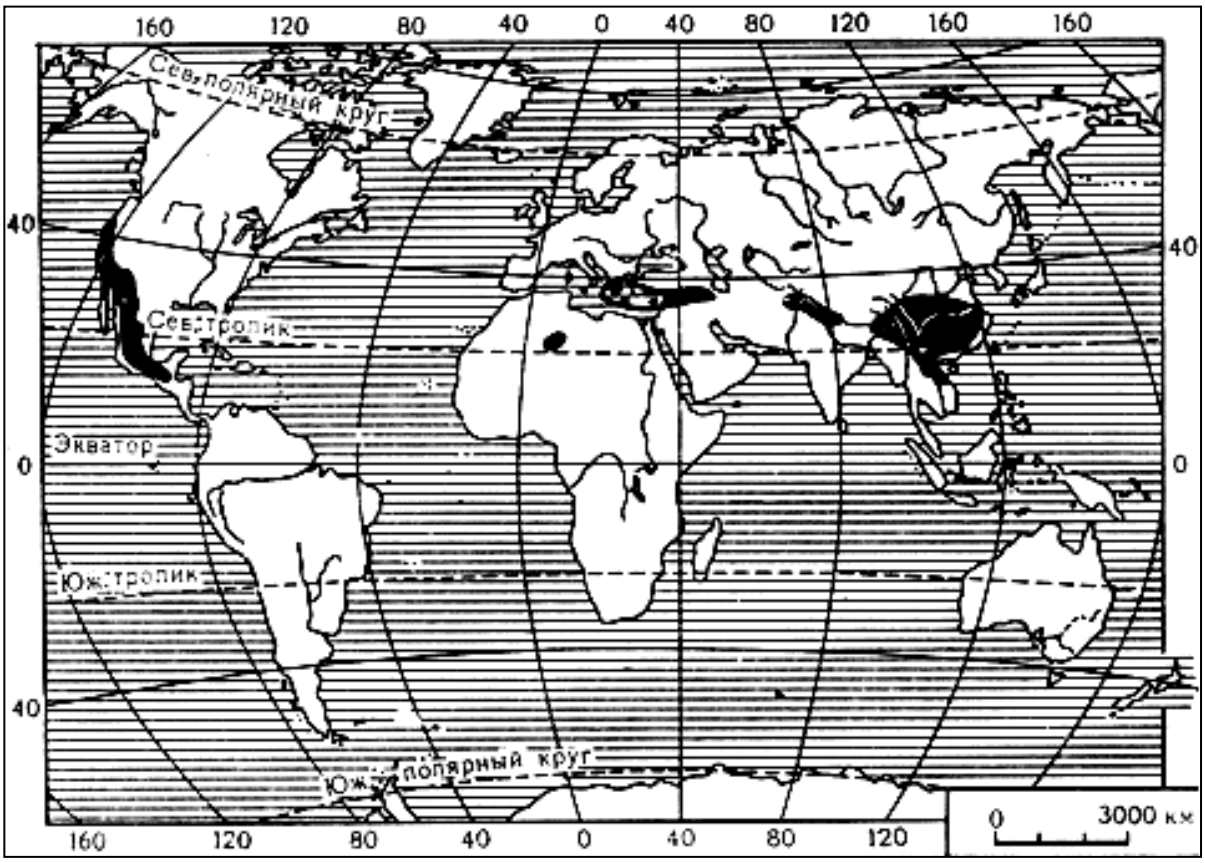

Рис. 61. Дизъюнктивный ареал рода кипарис (Taxodium)

1.1. Формирование ареалов. Границы ареалов

Ареал образуется в результате расселения вида и последовательного завоевания им определённого географического пространства и является результатом взаимодействия биологических особенностей вида с физико-географическими условиями в их историческом развитии. Следовательно, к основным факторам формирования ареалов можно отнести следующие моменты:

1. Биологические особенности растений:
   а) естественные способы распространения;
   б) экологическая амплитуда.
2. Современные физико-географические условия, в которых происходит расселение вида.
3. Возраст вида.
4. Изменения физико-географических условий материков в геоисторическом масштабе.
5. Деятельность человека.

В зависимости от тех причин, которые обусловливают границы ареалов, в географии растений различают следующие типы границ: климатические, непереходимые, почвенно-грунтовые, биотические, исторические.

1. *Климатические границы* возникают как следствие приспособленности растений к режиму тепла и влаги той природной зоны, где каждый данный вид существует в оптимальных условиях. У большинства растений Северного полушария их полярная граница является климатической, особенно это касается древесных пород: ели, лиственницы и др.

Зависимость границ ареалов от климата проявляется в том, что во многих случаях эти границы идут по определённым параллелям или повторяют изолинии каких-либо климатических показателей. Очень наглядный пример дают северная и южная границы семейства пальм, которые проходят по северному и южному тропикам.

2. *Непереходимые границы* возникают за счет физических преград, встающих на пути распространения растений. Сюда относятся обширные водные пространства — океаны, моря, высокие горные хребты, особенно в случае их широтного простирания. Эту же роль играют большие площади открытых ландшафтов пустынь, степей, тундр — для лесных растений и значительные лесные пространства — для растений степей и пустынь.

3. *Почвенно-грунтовые, или эдафические, границы* образуются при исчезновении необходимых местообитаний в связи с резким изменением химизма или физических свойств почв. Так, сильная засолённость северной половины Крымского полуострова является препятствием для расселения сюда многих степных видов, распространённых на юге Украины. Географически сплошная вечная мерзлота на северо-востоке Сибири является причиной образования здесь границ ареалов ряда древесных пород, обычных в остальной Сибири, таких, как ель, сосна, сибирский кедр.

4. *Биотические границы* иногда называют еще конкурентными, так как связывают их с невозможностью внедрения вида в какую-либо местность потому, что необходимые для него местообитания уже раньше успели занять популяции другого вида со сходными экологическими требованиями. Именно это обстоятельство нередко ограничивает роль естественных факторов географического распространения растений. Виды, обосновавшиеся ранее в данной местности, «не пускают» пришельцев, не дают им размножиться и продвинуться за какую-то достигнутую ими границу. Биотическая граница может возникнуть также в том случае, если вид в процессе своего расселения достигает района, где по какой-либо причине отсутствует необходимое для него насекомое-опылитель. Не имея возможности обеспечить себя потомством, вид не перейдёт через границу ареала этого насекомого.

5. *Исторические границы*, в отличие от предыдущих типов, обусловлены не современными причинами, а какими-нибудь событиями геологического прошлого, такими, как фазы горообразования, изменения конфигурации и связей материков, изменения климата. К историческим границам можно отнести также те случаи, когда вид в современную эпоху активно расселяется и не достиг еще потенциально возможных для него пределов. К такому типу можно отнести западную границу ареала сибирского кедра (рис. 62), который в своём расселении из Западной Сибири перевалил через Урал и Приуралье и еще не успел проникнуть дальше на запад.

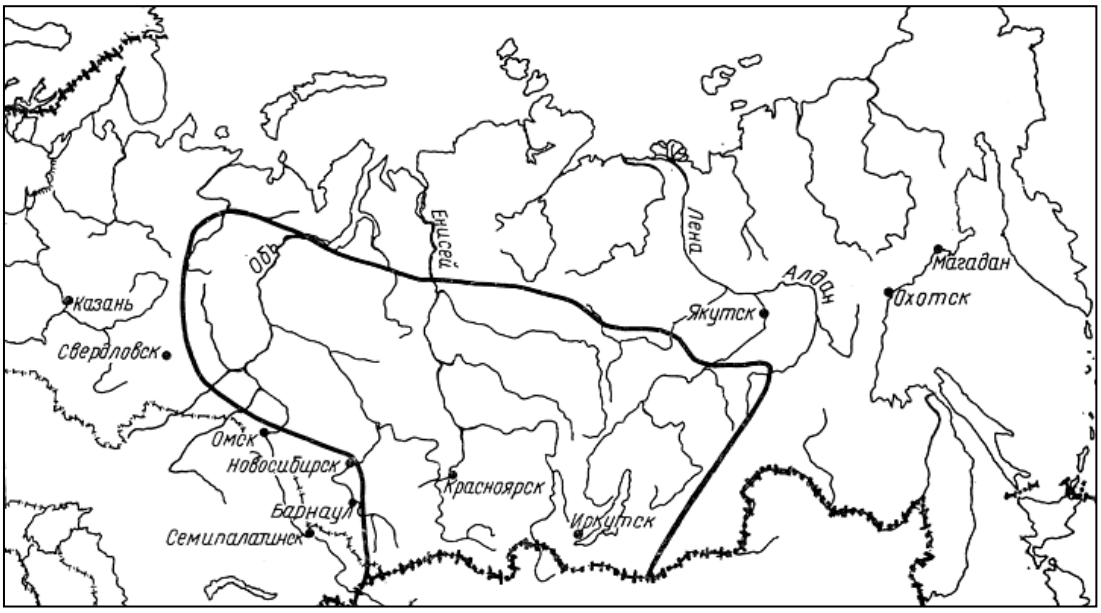

Рис. 62. Ареал кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour)

Таким образом, у одного и того же вида разные границы его ареала могут иметь разное происхождение и относиться к различным типам. Так, северная, южная и отчасти

восточная границы ареала сибирского кедра являются климатическими, северо-восточная — эдафической, а западная — исторической.

1.2. Типы и размеры ареалов

Ареал в своём развитии проходит определённые стадии. Первоначально, в момент своего возникновения, вид часто имеет незначительный по площади ареал (первичный ареал). Затем, если условия среды благоприятны, происходит расселение вида, и ареал постепенно расширяется. В конце концов вид достигает своих пределов распространения, ареал перестаёт существенно увеличиваться по площади, и его границы более или менее стабилизируются. Когда вид расселяется, его ареал находится в стадии *прогресса*. Однако ареалы могут претерпевать и обратные, *регрессивные*, изменения, сокращаясь по площади. Это происходит вследствие изменения окружающей среды в неблагоприятном для вида направлении (например, похолодание или иссушение климата). В конечном счёте от некогда обширного ареала может остаться лишь очень небольшая его часть. Такие ареалы называют *реликтовыми*. Примерами растений, имеющих подобные ареалы, могут быть гинкго двулопастный (Ginkgo biloba), мамонтово дерево, или секвойядендрон гигантский (Sequoiadendron giganteum), болотный кипарис (Taxodium distichum) и др.

Все ареалы делят на две основные группы:

1) сплошные;
2) несплошные.

Наиболее распространёнными формами среди *сплошных ареалов* являются:

1. *Опоясывающие* — вытянутые вдоль всей суши земного шара по широте, это ареалы целых семейств или родов (семейства берёзовых, сосновых, пальм и др.).
2. *Циркумполярные* — охватывающие полярную окраину северной суши полукольцом или почти кольцом.
3. *Овальные* — вытянутые в меридиональном направлении или чаще по широте на ограниченном отрезке того или иного климатического пояса, наиболее распространённая форма ареалов видов и родов, но встречается и у семейств.
4. *Лучистые и бахромчатые* — обычно неправильной формы с неравномерными, часто многочисленными выступами в разных направлениях, это ареалы активно расселяющихся видов.

К *несплошным ареалам* относят:

1. *Дизъюнктивные или разорванные* — регрессивные ареалы саговниковых, родов орех, каштан (Castanea) и др.
2. *Продырявленные* — встречаются у вымирающих папоротников и некоторых видов цветковых растений.
3. *Точечные* — слагаются из многочисленных, сильно разъединённых участков.
4. *Ленточные* — представляют собой фрагменты, оторванные от основного, сплошного, ареала на значительные расстояния и разъединённые большими пространствами, непригодными для обитания данного вида; чаще всего это ареалы древесных видов и сопутствующих им трав и кустарников, проникающих в тундры, пустыни, саванны вдоль рек, около которых и протягиваются узкими лентами ареалы этих растений.

Размеры ареалов могут колебаться в широком диапазоне. Особенно значительные площади занимают опоясывающие ареалы некоторых семейств, некоторые роды (береза, сосна) также имеют очень обширные сплошные ареалы. Но ареал вида обычно ограничен какой-либо климатической зоной, охватывая лишь отдельную часть ее.

Виды, встречающиеся на всех континентах, называют *космополитами* (рис. 63). К ним относятся некоторые водные растения, например, элодея канадская (Elodea canadensis), ряска малая (Lemna minor), тростник (Phragmites australis) и др. Обитатели водной среды никогда не испытывают недостатка во влаге и мало зависят от климата. Они могут хорошо расти в различных климатических зонах. Кроме того, эти растения способны быстро расселяться по территории, так как их семена, плоды, вегетативные органы легко разносятся

водой или птицами. Обширные ареалы имеют некоторые сорные растения, произрастающие на нарушенных местообитаниях, где ослаблена конкуренция между растениями, и сопутствующие человеку на всех материках, например, пастушья сумка (Capsella bursa-pastoris), крапива двудомная (Urtica dioica) и ряд других. Отдельные местонахождения этих растений, как правило, настолько удалены друг от друга, что соединять их в один сплошной ареал было бы неправильно. Подобные ареалы обычно показывают на картах рассеянными точками и называют *точечными*.

Если растение распространено в пределах примерно половины суши, то его относят к *полукосмополитам*. Последние наиболее часто встречаются среди некоторых споровых растений, например, папоротник орляк (Pteridium aquilinum), некоторые мхи.

Широко распространённые виды нередко называют *эврихорами* (от греч. эврис — широкий, хорос — пространство), а виды, ограниченные в распространении, — *стенохорами* (от греч. стенос — узкий). Все космополиты — эврихоры, но не все эврихоры являются космополитами, так как некоторые из них встречаются повсеместно лишь на одном из континентов. В природе количественно преобладают *мезохоры* (от греч. мезос — средний) и стенохоры. К этим двум группам относится около 70 % всех видов.

Среди стенохоров есть такие, ареал которых ограничен только каким-либо определённым регионом, и вне его они нигде больше не встречаются в диком состоянии. Подобные растения называют *эндемичными, или эндемиками* (эндемами). Можно говорить, например, об эндемиках Кавказа, Крыма, Средней Азии, Алтая и т. д. Эндемичными могут быть не только виды, но и другие таксоны (роды, семейства и т. д.).

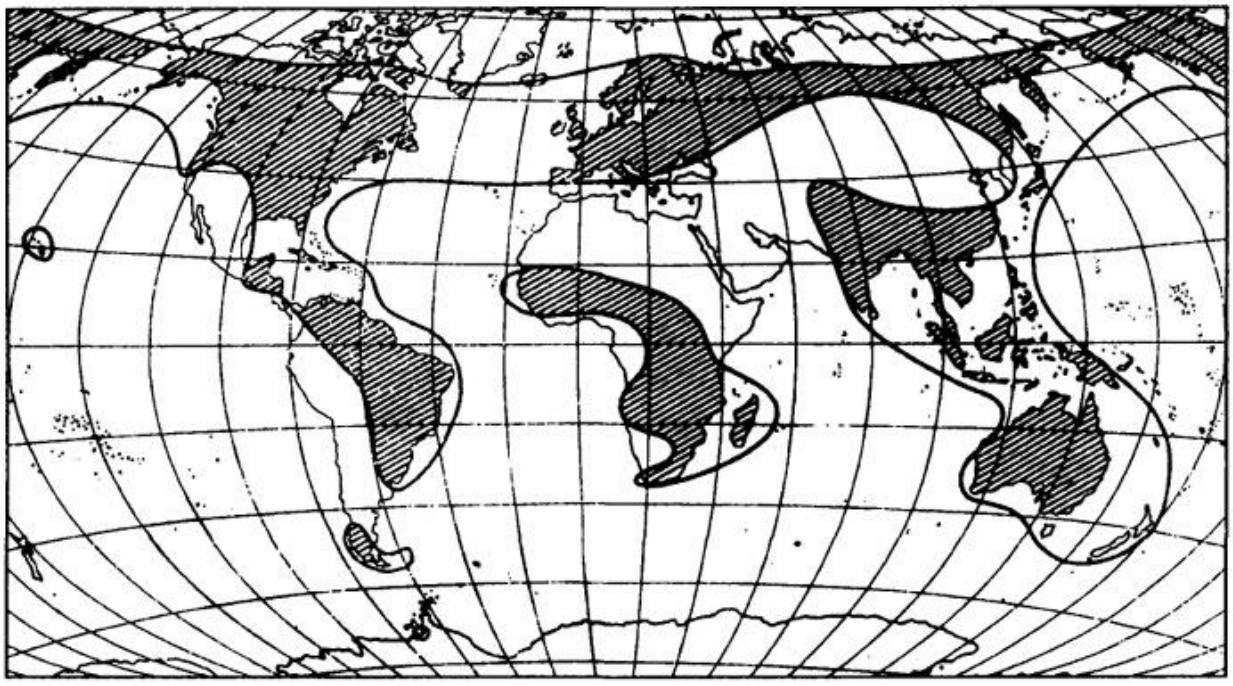

Рис. 63. Космополитный ареал рода росянка (Drosera)

Одни районы земного шара более богаты эндемиками, другие — менее, в третьих эндемики отсутствуют. Особенно велика доля эндемичных растений во флоре древних морских островов. Так, во флоре Новой Зеландии насчитывается около 75 % эндемичных видов. Древние острова особенно богаты эндемиками потому, что их растительный мир на протяжении очень длительного времени был полностью изолирован, и никакого обмена растениями с другими территориями не происходило. В этих условиях на островах в ходе эволюции возникли новые виды. Наряду с этим здесь могли сохраниться и некоторые растения, вымершие на остальной территории Земного шара.

Сравнительно велик процент эндемичных растений также в высоких поясах древних горных систем (субальпийском и альпийском). Причина этого явления — отсутствие обмена

растениями с окружающими равнинными территориями. Высокогорья подобны островам в океане, флора их изолирована. В горных системах более молодого возраста эндемиков значительно меньше.

Различают два типа эндемизма — *палеоэндемизм* (реликтовый эндемизм) и *неоэндемизм*.

Палеоэндемизм — это вымирающие таксоны, которые прежде были широко распространены, но сейчас встречаются лишь на очень ограниченных территориях. Например, гинкго двулопастный (Ginkgo biloba) — единственный современный представитель целого класса голосеменных растений, который в мезозойскую эру был широко распространён по всей Евразии и Северной Америке, — растёт в диком состоянии на очень небольшой территории в горах Восточного Китая. Мамонтово дерево (Sequoiadendron giganteum) встречается только в горах северной Калифорнии, тогда как в третичном периоде было распространено по всему Северному полушарию. Такие виды можно назвать *реликтовыми эндемиками*.

Неоэндемизм — это молодые виды. Их ареал ограничен главным образом по той причине, что они еще не успели достаточно широко распространиться по Земной поверхности. Примером неоэндемиков могут быть некоторые «молодые» виды первоцвета (Primula), колокольчика (Campanula), крупки (Draba), встречающиеся на Кавказе.

Необходимо также остановиться на явлениях *викаризма*. *Викарирующими* (замещающими) называют виды и другие таксоны, которые мало различаются по морфологическим признакам и близко родственны между собой, но территориально разобщены. В качестве примера можно назвать два вида сосны, которые распространены в Северной Америке (Pinus strobus и P. monticola). По морфологическим признакам они довольно похожи, но географическое распространение их различно. Ареал первого вида расположен в восточной части континента, второго — в западной. Хорошим примером викаризма служат также виды лиственницы (Larix), которые в разных частях Северного полушария образовали почти непрерывный ряд форм, замещающих одна другую. Образование викарирующих таксонов чаще всего происходит при разделении первоначально целостного ареала. В качестве изолирующего фактора могут служить морские трансгрессии, горообразование, оледенения и т. п.

2. Учение о флоре

Флорой называют совокупность видов растений, обитающих на определённой территории. Можно говорить о флоре отдельного района, области, страны или какого-либо физико-географического региона (например, флора Алтая, флора Европы, флора Московской области и т. п.). Нередко под флорой подразумевают также список растений, отмеченных на данной территории. Понятие «флора» теоретически охватывает все растения определённой территории, но на практике чаще распространяется только на сосудистые растения. Если речь идёт о флоре мхов, то говорят о *бриофлоре*, если о флоре водорослей, — *альгофлоре* и т. п.

К анализу флоры можно подходить с различных точек зрения. 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. Сравнивая приблизительно одинаковые по величине части суши по количеству видов произрастающих на них растений, выявляют флоры бедные и флоры богатые, т. е. оценивают их со стороны численности видов.

Наиболее богаты видами флоры тропических стран, по мере удаления от экваториальной области число видов быстро уменьшается. Самой богатой является флора Юго-Восточной Азии с архипелагом Зондских островов — более 45 тыс. видов сосудистых растений. На втором месте по богатству стоит флора тропической Америки (бассейн Амазонки с Бразилией) — около 40 тыс. видов. Флора Арктики — одна из самых бедных, в

ней насчитывается немногим более 600 видов, флора пустыни Сахара еще беднее — около 500 видов.

Богатство флоры определяется также в пределах территории. Чем разнообразнее условия среды, тем больше возможностей для существования различных растений, тем богаче флора. Поэтому флоры горных систем, как правило, богаче равнинных флор. Так, флора Кавказа насчитывает более 6000 видов, а на обширной равнине средней полосы европейской части России встречается лишь около 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 изменения климата, оледенений и т.д. Такие древние флоры находятся, например, на Дальнем Востоке и в Западном Закавказье. Молодые флоры, сформировавшиеся относительно недавно, значительно беднее видами.

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. Между флорами разных территорий наблюдаются существенные различия по систематическому составу. В странах умеренного климата, как правило, преобладают сложноцветные, бобовые, розоцветные, злаки, осоковые и крестоцветные. В засушливых областях обычны различные маревые. Тропические флоры богаты представителями орхидных, молочайных, мареновых, бобовых, злаков. В саваннах и степях на первое место выступают злаки.

Помимо выяснения систематической структуры флоры, осуществляется ее анализ 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. Среди растений, образующих флору, можно выделить группы видов со сходными 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.

Флора России включает разнообразные географические элементы. Наиболее обычны:

1. *Арктические элементы* — виды, ареалы которых расположены в безлесной арктической тундре, например, злак дюпонция (Dupontia fisheri). Некоторые из этих растений проникают на юг в зону хвойных лесов, где встречаются главным образом на болотах. В этом случае говорят о *субарктических элементах*, например, морошка (Rubus chamaemorus) и береза карликовая (Betula nana). Нередко арктические элементы имеют также фрагменты ареалов в альпийском поясе гор Европы и Сибири. Такие виды относят к *арктоальпийским элементам*, например, родиола розовая (Rhodiola rosea), ива травянистая (Salix herbacea) и др.
2. *Бореальные элементы* являются компонентами обширной зоны хвойных лесов (тайги), протянувшейся через всю Северную Европу и Сибирь. Характерными примерами бореальных видов являются ель (Picea obovata), сосна (Pinus sylvestris), линнея северная (Linnaea borealis) и др.
3. *Среднеевропейские (неморальные) элементы* — виды, характерные для зоны широколиственных лесов Средней Европы и Европейской части России, например, дуб обыкновенный (Quercus robur), копытень европейский (Asarum europaeum) и др.
4. *Понтические элементы* — виды, ареалы которых связаны со степной зоной Евразии, например, адонис весенний (Adonis vernalis), лабазник обыкновенный (Filipendula vulgaris), степная вишня (Cerasus fruticosa).
5. *Средиземноморские элементы* — виды, ареалы которых охватывают присредиземноморские и причерноморские страны, например, земляничник мелкоплодный (Arbutus andrachne), самшит (виды рода Buxus) и др.

6. *Туранско-централъноазиатские элементы* — виды, ареалы которых преимущественно ограничены пустынными и полупустынными районами Средней и Центральной Азии, например, многие виды полыни (Artemisia), облепиха (Hippophae rhamnoides) и др.
7. *Маньчжурские элементы* — виды, ареалы которых включают зарубежную Маньчжурию и российский Дальний Восток, например, маньчжурский орех (Juglans mandshurica), амурский бархат (Phellodendron amurense).

При анализе флоры более ограниченных территорий выделяют иные географические элементы. Принципы их выделения и наименования очень различаются, в этом отношении нет единообразия.

При ботанико-географическом анализе флоры горных массивов учитывают распределение видов по вертикали.

Флоры анализируют также с точки зрения их экологического состава. При этом выявляют доли участия в составе флоры различных экологических групп и жизненных форм растений. Близкие в экологическом отношении виды объединяют в группы, которые называются *экологическими элементами флоры*, например, высокогорный, степной, пустынный элементы и др.

В состав флоры того или иного района могут входить растения, различные по своему происхождению. При генетическом анализе флоры все ее элементы делят на *автохтонные* (виды, возникшие на данной территории) и *аллохтонные* — виды, первоначально появившиеся за пределами территории флоры и проникшие туда в результате последующего расселения (миграции). Группы видов, имеющих одинаковое происхождение, получили название *генетических элементов флоры*.

Каждая флора объединяет элементы, различные не только по своему географическому распространению, экологическим требованиям и происхождению, но и по возрасту. Выяснение возраста того или иного элемента флоры, т. е. примерного времени его возникновения (для автохтонных) или проникновения на территорию данной флоры (для аллохтонных элементов), осуществляется путем возрастного анализа флоры.

Процесс формирования флор (флорогенез) сложен, и в разных случаях он протекает по-разному. Если климат какой-либо территории резко изменяется, одна флора сменяет другую. Часть видов прежней флоры погибает, часть переселяется в другие районы, некоторые приспосабливаются к новым условиям и остаются. Вместе с тем появляется много растений из других областей, хорошо приспособленных к изменившейся природной обстановке. Если эти пришлые виды составляют основу новой флоры, такая флора носит миграционный характер. Типичной миграционной флорой является флора Арктики и большинства равнинных районов Евразии, подвергшихся в четвертичном периоде оледенению. Здесь растительный покров был полностью уничтожен, и формирование флоры шло исключительно за счет переселения растений с соседних территорий.

Наряду с этим в тропических и отчасти в субтропических широтах имеются территории, не испытавшие существенных геологических и климатических изменений на протяжении сотен миллионов лет. По происхождению большинства слагающих ее видов такая флора является автохтонной. По своему возрасту она считается древней, так как ее современный состав сложился очень давно и с тех пор существенно не изменялся. В систематическом отношении автохтонные флоры отличаются большой целостностью.

Миграционные флоры, напротив, обычно являются молодыми и разнородными в систематическом отношении. Например, флора Кергеленских островов, лежащих уединённо в Южном полушарии, включает 25 видов, относящихся к 18 родам и 11 семействам.

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.

Присутствие во флоре в значительном количестве эндемичных видов указывает на древность флоры. Это свидетельство того, что данная флора длительное время развивалась изолированно от остального растительного мира. Особенно богаты эндемичными видами флоры древних островов. Так, на Гавайских островах указывается 82 % эндемиков, во флоре Новой Зеландии — 82 %, на Мадагаскаре — 66 %. Такие флоры выделяют в категорию эндемичных. Из материковых флор самой эндемичной является флора Австралии, в которой около 75 % видов являются эндемиками.

Количеством эндемиков определяется своеобразие, самобытность флоры, которые не зависят от ее богатства. Степень эндемизма зависит от степени изолированности территории, от наличия преград, затрудняющих расселение растений и обмен видами между смежными областями как в современную эпоху, так и в прошлом.

Одна из задач возрастного анализа — выявление реликтовых элементов флоры, или реликтов. Под *реликтами* подразумеваются виды, входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших 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. О том, что то или иное растение относится к реликтам, судят, прежде всего, по палеоботаническим данным.

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), а также секвойя (Sequoia sempervirens) и мамонтово дерево (Sequoiadendron giganteum).

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 (Liriodendron tulipiferum), болотный кипарис (Taxodium), некоторые магнолии (Magnolia) и многие другие растения. Очень богат третичными реликтами японо-китайский рефугиум (различные виды дуба, бука, каштана, магнолий и т. д.).

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

Во флоре Сибири центром концентрации третичных реликтов являются горы Южной Сибири: Приуралье, Горная Шория, Алтай, Саяны. Здесь сохранились липа (Tilia cordata и T. sibirica), копытень европейский (Asarum europaeum), щитовник мужской (Dryopteris filix-mas), бруннера сибирская (Brunnera sibirica), воронец колосистый (Actaea spicata), подмаренник душистый (Galium odoratum), двулепестник парижский (Circaea lutetiana) и др.
Еще меньший возраст имеют реликты ледникового периода, или гляциальные реликты. Эти сравнительно холодостойкие растения пережили оледенение на территориях, которые не были покрыты ледником, но располагались неподалёку от него. После того, как ледник отступил, они остались на своём прежнем месте. В качестве примера таких реликтов можно назвать багульник (Ledum palustre), клюкву (Oxycoccus), бруснику (Vaccinium 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 тёплый и сухой период послеледниковья 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, в Якутии и в других районах.

При флористических исследованиях часто используется метод так называемых *конкретных флор*, разработанный А.И. Толмачевым. *Конкретной флорой* называют совокупность растений небольшой территории (на равнинах — порядка 100–500 км^2), 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 в одних и тех же местообитаниях повторяется почти полностью определённая совокупность видов. При изучении конкретной флоры выявляются и обследуются все основные местообитания, характерные для данного района. На территории конкретной флоры при тщательном исследовании выявляются практически все присутствующие здесь виды.

2.1. Влияние человека на флору

Воздействие человека на флору в современную эпоху очень велико, 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 распашка земель, вырубка лесов, выпас скота и т. д. Сильно воздействуют на флору также рекреация, массовый туризм, сбор цветов, лекарственных растений и т. п. 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 не свойственных прежде той или иной местности. Это заносные, или *адвентивные*, виды. Они широко распространяются вдоль шоссейных и особенно железных дорог, по окраинам полей, в населённых 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 (Chamomilla suaveolens), попавшей в своё 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 отдалённых 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.

2.2. Флористическое районирование Земного шара

Флористическим районированием называют разделение поверхности Земного шара на флористические регионы различного ранга (фитохорионы). Каждый регион представляет собой территорию, в пределах которой флора более или менее однородна, однотипна, имеет свою специфику и в большей или меньшей степени отличается от флоры других регионов. При флористическом районировании выделяют территориальные единицы различного ранга, которые находятся в строгом соподчинении.

Самой крупной единицей флористического районирования является *царство*. На Земном шаре выделяют шесть царств: *Голарктическое* (Holarctis), *Палеотропическое* (Palaeotropis), *Неотропическое* (Neotropis), *Капское* (Capensis), *Австралийское* (Australis) и *Голантарктическое* (Antarctis) (рис. 64).

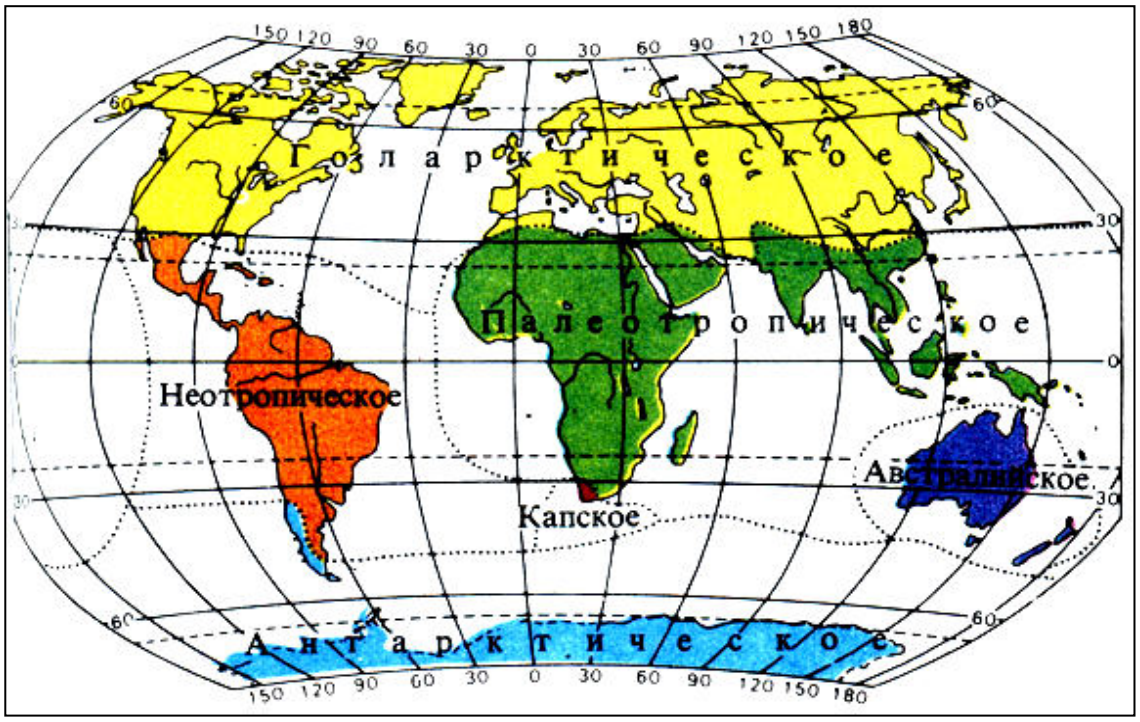

Рис. 64. Флористические царства Земли

Флористические царства подразделяют на *области*, области — на *провинции*, провинции — на *округа*. Флористические округа можно подразделять на *флористические районы*, а последние — на *районы конкретных флор*.

Для царств характерны эндемичные семейства, и очень высок родовой и видовой эндемизм. Области, как правило, эндемичных семейств не имеют, но степень родового и видового эндемизма очень высока. Во флорах провинций и округов преобладают эндемичные виды. Различия во флоре соседних флористических районов еще меньше.

Необходимо отметить, что чётких границ между отдельными территориальными единицами (царствами, областями и т. п.) в природе обычно нет и проводить их приходится более или менее условно. Состав флор меняется в пространстве то быстрее, то медленнее, но чаще всего постепенно, нерезко.

Флористические царства представляют собой территории, очень сильно различающиеся одна от другой по флоре. Эти различия нельзя объяснить какими-то современными факторами, например, климатическими условиями. В одном и том же экваториально-тропическом поясе располагаются разные флористические царства (Палеотропическое, Неотропическое, отчасти Голарктическое), флора которых совершенно различна. Наряду с этим в пределах одного и того же флористического царства (например, Голарктического) встречаются разные климатические пояса и природные зоны (от тундры до пустыни).

В формировании флоры того или иного царства решающую роль играли исторические факторы. Флора каждого царства формировалась своими путями, часто в условиях большей или меньшей изоляции. Свободному обмену растениями, их миграциям препятствовали морские просторы, разделявшие континенты и их части, горные хребты, обширные пустыни и т. д. Имели значение и динамические процессы в земной коре. На протяжении геологической истории все время менялись очертания материков. Первоначально единые континенты впоследствии разделялись на части, а огромные массивы суши передвигались от одного материка к другому (так произошло, например, с современным полуостровом Индостан). Наряду с горизонтальными перемещениями земной коры происходили и вертикальные. Опускание участков суши приводило к морским трансгрессиям, поднятие — к образованию гор. Так или иначе, в разные геологические эпохи возникали преграды для свободного переселения растений, для обмена флорой. Иногда происходило и обратное: вследствие поднятия земной коры появлялись своеобразные «мосты» — участки суши, соединявшие различные территории, прежде разделённые морем. По этим «мостам» начинались миграции растений. Все это сыграло исключительно важную роль в формировании флоры отдельных царств и фитохорионов более низкого ранга.

Наряду с перечисленными обстоятельствами, большое значение имела также и общая эволюция растительного мира — возникновение новых видов и других таксонов. При отсутствии обмена флорой эволюция на разных изолированных территориях шла различными путями, что приводило к своеобразию флоры каждой из обособленных территорий. Наконец, в ходе геологической истории происходило вымирание (элиминация) определенных таксонов. Какой-либо вид, род и т. д. мог полностью исчезнуть в одном регионе, но сохраниться в другом.

Территории флористических царств, как правило, не совпадают с очертаниями современных материков. Одно и то же царство может включать в себя части разных континентов, нередко сильно удалённые друг от друга (например, Палеотропическое царство). Наряду с этим в пределах одного континента может располагаться несколько царств (например, в Африке, Южной Америке, Азии). Все эти факты указывают на ведущую роль исторических факторов в формировании флоры.

2.2.1. Голарктическое царство

Это царство самое обширное по площади среди всех остальных. Оно занимает больше половины всей суши Земного шара и охватывает всю внетропическую часть Северного полушария. Однако голарктическая флора довольно бедна — всего около 30 тыс. видов.

В Голарктическом царстве насчитывается более 30 эндемичных семейств сосудистых растений (гинкговые, эвкоммиевые, пионовые, диапенсиевые, адоксовые, сусаковые и др.). Однако все эти семейства мелкие, весьма малочисленные по числу представителей, нередко включающие только один вид.

Гораздо лучше характеризуют флору Голарктического царства некоторые, хотя и не эндемичные, но широко распространённые здесь семейства. Они, как правило, сравнительно крупные. Подавляющее большинство видов этих семейств приурочено именно к Голарктису. К таким семействам относятся лютиковые, берёзовые, гвоздичные, маревые, гречишные, ивовые, крестоцветные, зонтичные и ряд других. Из хвойных следует назвать семейства сосновых (сюда входят роды сосна (Pinus), ель (Picea), пихта (Abies), лиственница (Larix) и др.) и кипарисовых (роды можжевельник (Juniperus), кипарис (Cupressus), туя (Thuja) и др.) (рис. 65).

Во флоре Голарктического царства насчитывается очень много эндемичных родов. Они есть в большинстве семейств, встречающихся на территории Голарктиса. К числу эндемичных относятся роды чесночница (Alliaria) и лунник (Lunaria) из семейства крестоцветных, сольданелла (Soldanella) из семейства первоцветных, сныть (Aegopodium) и купырь (Anthriscus) из семейства зонтичных, медуница (Pulmonaria) из семейства бурачниковых, гнездовка (Neottia) и кокушник (Gymnadenia) из семейства орхидных.

Имеется также очень большое число эндемичных видов.

Голарктическое царство подразделяют на три подцарства: Бореальное, Древнесредиземноморское, Мадреанское. *Бореальное подцарство* — самое большое по площади и богатое во флористическом отношении. В его состав входит почти вся Европа, значительная часть Азии и Северной Америки. В пределах подцарства выделяют четыре области: Циркумбореальную, Восточноазиатскую, Атлантическо-Североамериканскую и область Сахалинских гор.

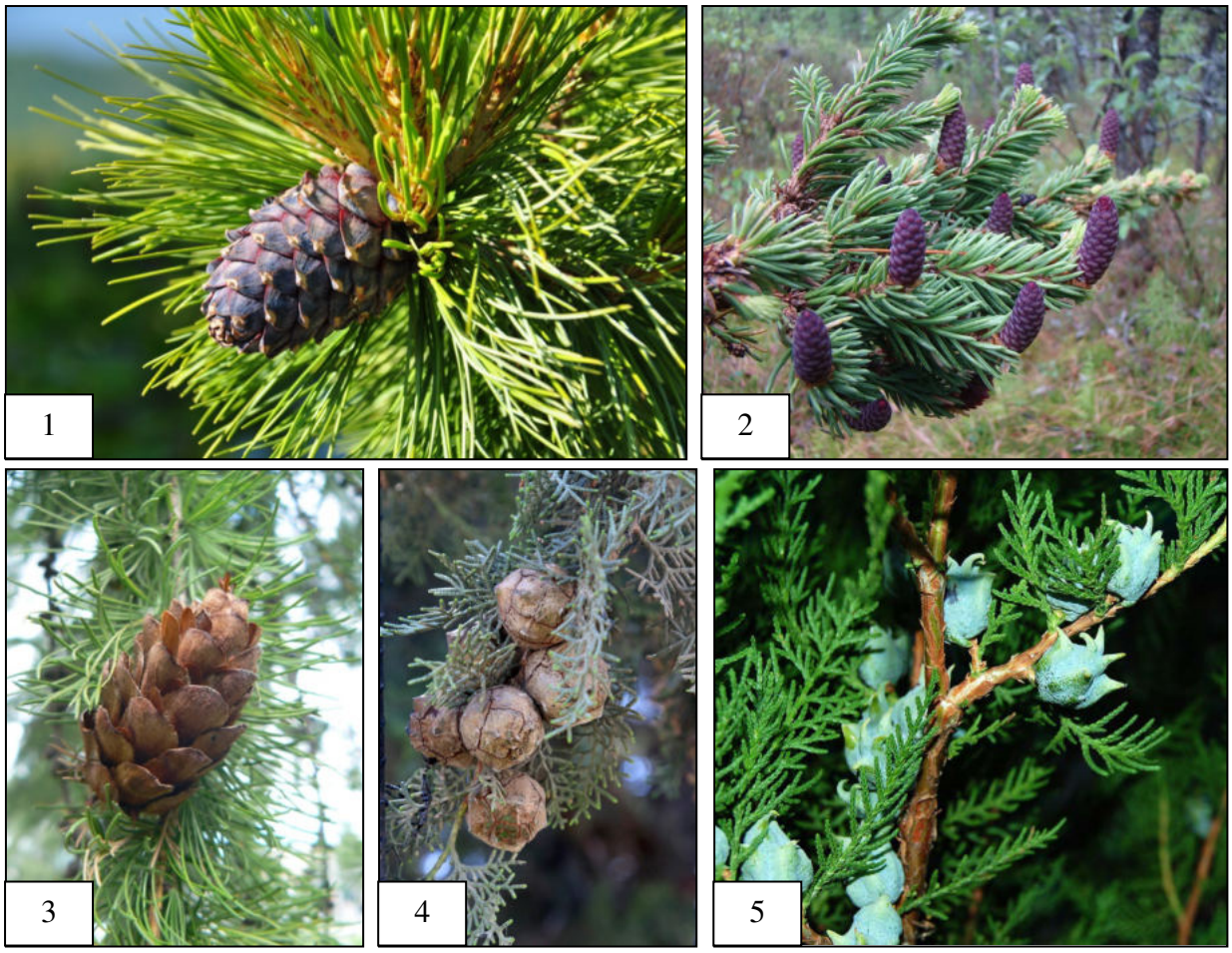

Рис. 65. Хвойные Голарктического царства: 1 – сосна сибирская, 2 – ель сибирская, 3 – лиственница сибирская, 4 – кипарис вечнозелёный, 5 – туя восточная

Циркумбореальная область — наиболее крупная, территория России почти целиком входит в её состав. В ее флоре нет эндемичных семейств, а эндемичных родов сравнительно немного. Характерными родами, имеющими широкое распространение в данной области, являются дуб (Quercus), береза (Betula), ольха (Alnus), клён (Acer), тополь (Populus), ива (Salix), боярышник (Crataegus), груша (Pyrus), яблоня (Malus), рябина (Sorbus) и многие другие (рис. 66).

Древнесредиземноморское подцарство делят на 5 областей: Макаронезийскую, Средиземноморскую, Сахаро-Аравийскую, Ирано-Туранскую и Центральноазиатскую. *Мадреанское царство* представлено только 1 областью — Мадрианской.

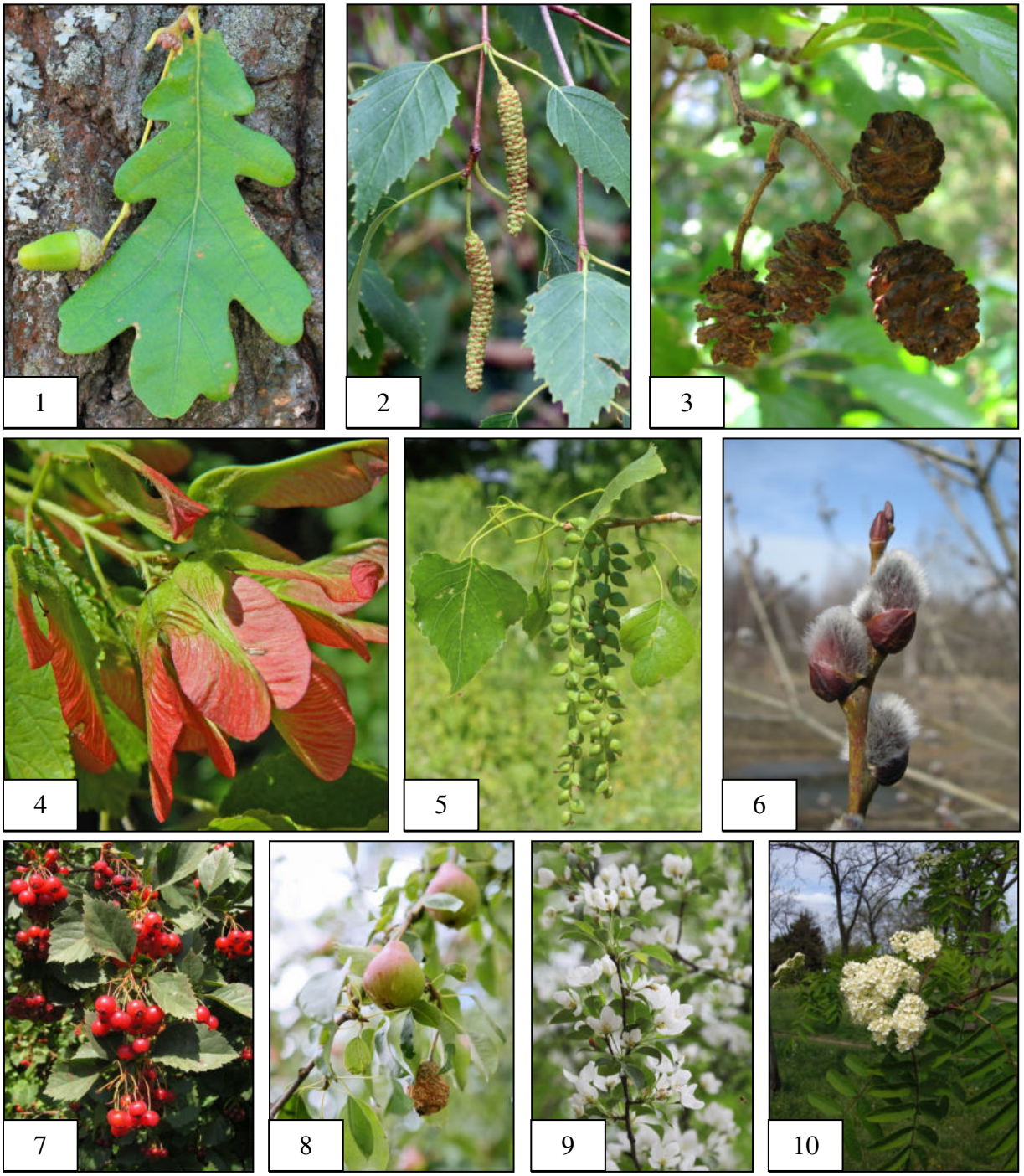

Рис. 66. Характерные растения Голарктического царства: 1 – дуб черешчатый, 2 – береза повислая, 3 – ольха клейкая, 4 – клён татарский, 5 – тополь чёрный, 6 – ива козья, 7 – боярышник кроваво-красный, 8 – груша обыкновенная, 9 – яблоня лесная, 10 – рябина обыкновенная

2.2.2. Палеотропическое царство

Это царство занимает огромную территорию на материках и островах Старого Света и уступает по площади только Голарктическому. Оно включает Африку (кроме северной части и крайнего юга), остров Мадагаскар, Индию, Индокитай, многочисленные крупные и мелкие острова между Азией и Австралией, многие островные территории в Тихом океане (от Гавайских островов на севере до островов Фиджи и Новой Каледонии на юге). Таким образом, территория царства сильно расчленена, а отдельные его части далеко разбросаны в пределах тропического пояса — от Африки до Полинезии. Тем не менее, флора разных районов царства имеет много общего.

Прежде всего, необходимо отметить исключительное богатство флоры

рассматриваемой территории. Здесь встречаются многие десятки тысяч видов. Флора царства достаточно своеобразна, насчитывает около 40 эндемичных семейств. В качестве примера можно назвать семейства непентесовых (своеобразные насекомоядные растения), банановых, пандануссовых. Число эндемичных родов и особенно видов настолько велико, что не поддаётся точному учёту.

В рассматриваемом царстве богато представлено семейство тутовых, особенно род фикус (Ficus), насчитывающий более 1000 видов. Широко распространены семейства диптерокарповых, бальзаминовых, молочайных, аралиевых, ароидных, имбирных и др. Характерны для Палеотрописа некоторые роды пальм, например борассус (Borassus), гифене (Hyphaene), рафия (Raphia) и др. Встречаются многие роды саговников (цикадовых) — очень древних голосеменных растений, по внешнему облику несколько напоминающих пальмы (рис. 67).

Рис. 67. Пальмы и голосеменные Палеотропического царства:
1 – Пальмировая пальма, 2 – Рафия, 3 – саговник поникающий

Палеотропическое флористическое царство является родиной некоторых широко распространённых культурных растений (например, банана, кофе и др.). Из тропической Азии происходят многие растения, используемые как пряности (черный перец, корица, гвоздика, имбирь, мускатный орех и др.) (рис. 68).

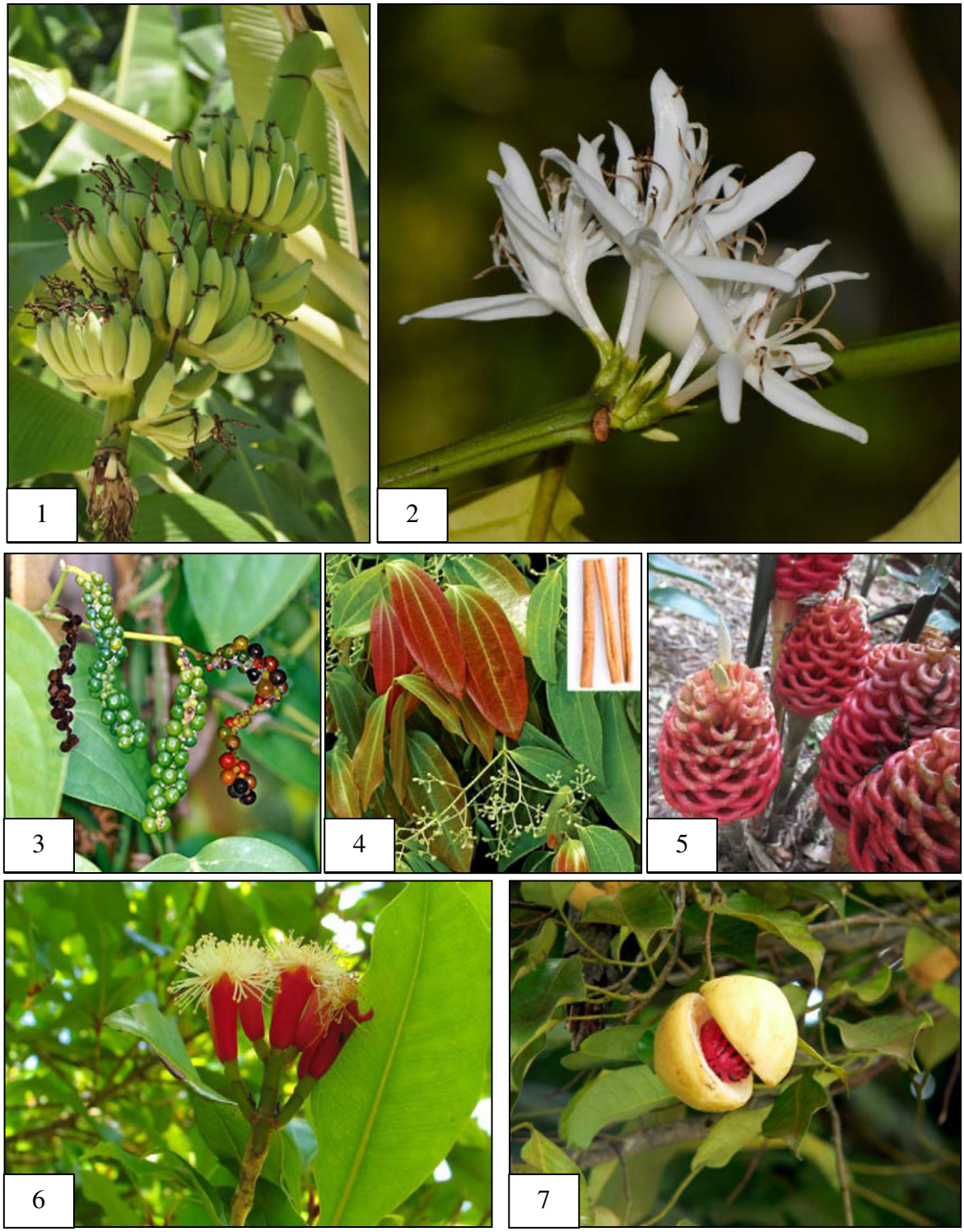

Рис. 68. Культурные растения Палеотропического царства: 1 – банан заострённый, 2 – кофе аравийский, 3 – перец чёрный, 4 –корица, 5 – имбирь замечательный, 6 – сизигиум ароматный (корица), 7 – мускатное дерево

Палеотропическое царство подразделяют на пять подцарств: Африканское, Мадагаскарское, Индо-Малезийское, Полинезийское и Новокаледонское.

2.2.3. Неотропическое царство

Сюда входит преобладающая часть Южной Америки (к северу от 30° южной широты), Центральная Америка вплоть до юга Мексики, острова Карибского моря и южная

оконечность полуострова Флорида. Неотропическое царство довольно обширно по площади, но все же уступает в этом отношении Палеотропису и тем более Голарктису.

Флора царства необычайно богата и по числу видов сопоставима только с флорой Палеотрописа. Здесь насчитывается много десятков тысяч видов, принадлежащих к нескольким сотням семейств. Точное число видов неизвестно. О видовом богатстве царства можно судить хотя бы по тому, что флора только одной Бразилии содержит более 40 000 видов.

Неотропическая флора имеет общее происхождение с палеотропической (Южная Америка и Африка некогда были единой сушей). Эта общность происхождения проявляется в том, что существует довольно много семейств, которые распространены в тропиках как Старого, так и Нового Света, т. е. являются пантропическими. В качестве примера можно назвать семейства аноновых, перечных, страстоцветных, бомбаксовых, ризофоровых, анакардиевых, сапиндовых, пальм и др. Довольно много и общих родов (не менее 450).

Однако неотропическая флора в течение очень длительного времени развивалась самостоятельно, в условиях изоляции от других флор, и поэтому отличается большим своеобразием. Здесь насчитывается около 25 эндемичных семейств, огромное количество эндемичных родов и особенно видов.

В Неотропическом царстве широко распространены такие семейства, как настурциевые, кактусовые, синюховые, ароидные, бромелиевые и др. Именно в Неотрописе встречается в естественных сообществах подавляющее большинство представителей семейства кактусовых. К числу характерных для Неотрописа относится род бегония (Begonia), представленный здесь очень многими видами, а также роды фуксия (Fuchsia), юкка (Yucca), агава (Agave) (рис. 69).

В Неотрописе имеются и свои особые роды пальм, например хамедорея (Chamaedorea), маурития (Mauritia), сабаль (Sabal) и др. (рис. 69).

Неотропис — родина некоторых широко известных культурных растений (ананас, дерево какао, гевея и др.). Отсюда происходят и многие теплолюбивые декоративные растения (настурции, антуриумы, канны, фуксии, монстеры, бегонии, кактусы, агавы и прочие).

Неотропическое царство подразделяют на 5 областей: Карибскую, Гвинейского нагорья, Амазонскую, Бразильскую и Андийскую.

2.2.4. Капское царство

Это царство — самое маленькое по площади среди всех остальных. Оно занимает небольшую территорию на крайнем юге Африки. Однако флора его исключительно богата (около 7000 видов) и своеобразна. Она резко отличается от флоры соседних территорий, расположенных к северу. Здесь много оригинальных, самобытных элементов — производных древней флоры Южного полушария. В Капском флористическом царстве насчитывается 7 эндемичных семейств. Эндемичных родов более 210.

Среди них 6 родов семейства крестоцветных, 20 — вересковых, 4 — толстянковых, 14 — бобовых, 8 — рутовых, около 40 — сложноцветных, 14 — ирисовых и т. д. Эндемичен для Капского царства и род амариллис (Amaryllis), куда относятся знакомые многим комнатные растения. Интересно отметить, что имеется 14 эндемичных родов из очень древнего семейства протейных (основная масса видов этого семейства сосредоточена в Австралии). Особенно богаты видами такие эндемичные роды, как протея (Protea) и леукадендрон (Leucadendron). В первом насчитывается около 50 видов, во втором — до 70.

Большое видовое разнообразие наблюдается также в некоторых родах, которые не являются эндемичными и относятся к разным семействам.

Рис. 69. Характерные растения Неотропического царства: 1 – бегония садовая, 2 – фуксия магелланская, 3 – юкка щепная, 4 – агава американская пёстрая, 5 – хамедорея, 6 – маурития

Так, в роде вереск (Erica) насчитывается свыше 600 видов, в роде пеларгониум (Pelargonium) — более 200. Многими видами представлены роды крестовник (Senecio), цмин (Helichrysum), хавортия (Hawortia), гастерия (Gasteria), ромулея (Romulea), морея (Moraea) и др. (рис. 70).

Характерно обилие видов, относящихся к семействам амариллисовых, ирисовых и рестионовых. Представители последнего семейства по внешнему облику несколько напоминают злаки или осоки. Это семейство, как и протейные, широко распространено также в Австралии. Таким образом, у капской флоры есть явные черты сходства с флорой Австралийского континента. Это можно объяснить тем, что в отдалённые геологические эпохи юг Африки и Австралия входили в состав древнего материка Гондваны.

Своеобразие, самобытность флоры Капского царства объясняется прежде всего тем, что растительный мир данной территории длительное время развивался в условиях изоляции. Преградой для обмена флорой с остальной частью Африканского континента в настоящее время служат пустыни, расположенные к северу от Капского царства. Именно они препятствуют смешению капской флоры с соседними флорами.

Богатейшая и своеобразная флора Капского царства служит источником многих декоративных растений, выращиваемых в разных уголках Земли. Отсюда происходят разнообразные пеларгонии, хаворции, гастерии и т. д. Особенно много культивируется капских луковичных и клубнелуковичных растений (амариллисы, кливии, кринумы, гладиолусы и др.).

В царстве лишь одна флористическая область — Капская область.

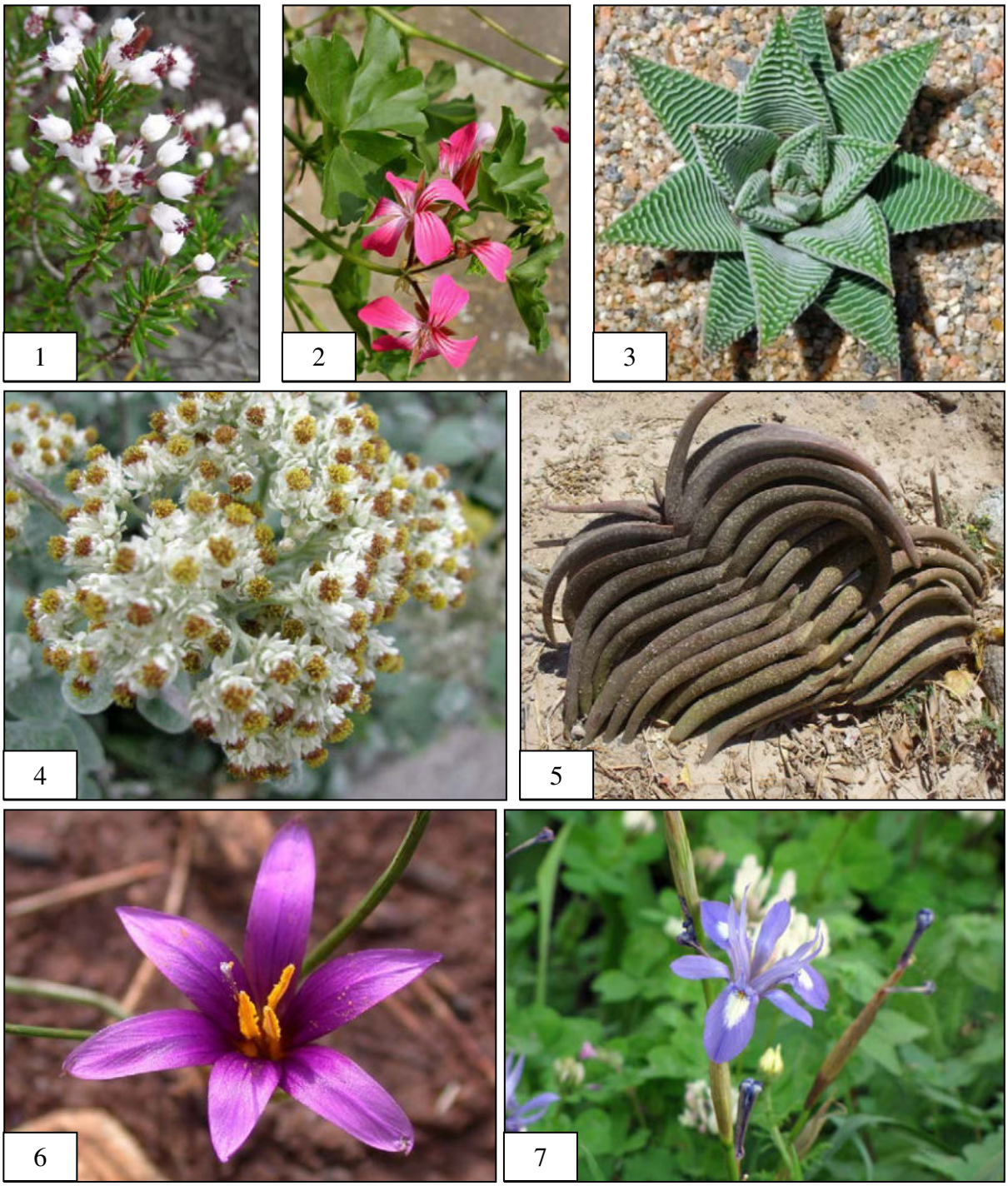

Рис. 70. Характерные растения Капского царства: 1 – эрика пучкоцветная,
2 – пеларгония щитовидная,3 – хавортия, 4 – цмин, 5 – гастерия, 6 – ромулея финикийская,
7 – морея голубоглазковая

2.2.5. Австралийское царство

В состав его входит Австралия и соседний остров Тасмания, а также некоторые мелкие острова. Австралийское царство занимает совершенно изолированное положение. Оно отделено от остальной суши более или менее обширными морскими просторами. Территория царства довольно велика, по размерам она лишь немногим меньше Европы.

Флора Австралийского царства очень богата (около 15000 видов), чрезвычайно самобытна, оригинальна и содержит множество древних растений. Первоначальное ядро флоры возникло в результате преобразования элементов древней флоры, распространённой на континенте Гондвана.

Австралийская флора отличается очень высоким эндемизмом на всех уровнях. Здесь имеется более десятка эндемичных семейств, например, семейство цефалотовых, представленное только одним видом (насекомоядное травянистое растение, у которого «ловчие снаряды» напоминают маленькие кувшинчики). Эндемичных родов насчитывается около 570. В их числе — несколько крупных родов из семейства протейных, очень характерного для Австралии, а также из семейств бобовых, рутовых, миртовых, гудениевых и т. д. Очень высок видовой эндемизм австралийской флоры. Доля эндемичных видов в целом достигает 75–80 %, в некоторых районах эта цифра еще выше.

В составе австралийской флоры немало характерных семейств. Среди них нужно назвать в первую очередь семейство протейных. Большинство видов этого семейства (свыше 700) сосредоточено именно здесь. Наиболее богатые видами роды протейных — гревиллея (Grevillea), хакея (Hakea), банксия (Banksia) (рис. 71). Представители этого семейства имеют очень своеобразный, нередко причудливый облик.

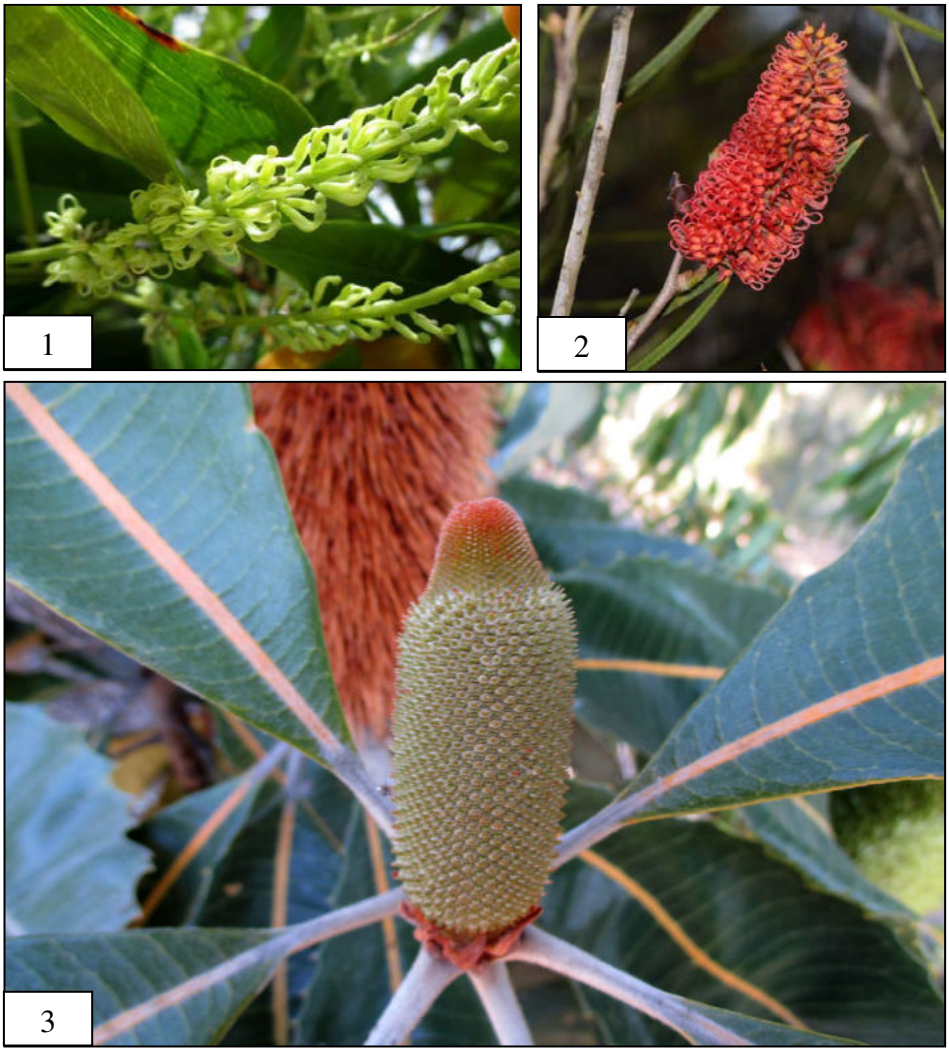

Рис. 71. Представители семейства Протейных: 1 – гревиллея Бейли,
2 – хакея толстощёкая, 3 – банксия мощная

Характерны для Австралийского царства и некоторые другие семейства, например, эпакридовых (близкое к вересковым), гудениевых (сходное с колокольчиковыми), ксанториевых. К последнему семейству относятся так называемые травяные деревья. Эти оригинальные растения имеют вертикальный деревянистый ствол, увенчанный наверху большой «шапкой» узких и длинных листьев.

К числу характерных для австралийской флоры относится семейство казуариновых. Оно включает деревья своеобразного облика, несколько напоминающие по внешнему виду хвойные.

Но все же самыми характерными для австралийской флоры следует считать эвкалипты и акации. Эвкалиптов насчитывается здесь более 600 видов (род Eucalyptus относится к семейству миртовых). Большинство их — деревья, но есть также и кустарники. Почти все эвкалипты — вечнозелёные растения. Акации (Acacia), как и эвкалипты, весьма многочисленны (более 500 видов) и очень разнообразны (рис. 72). Это вечнозелёные деревья и кустарники. У многих акаций вместо настоящих листьев развиваются филлодии — плоские зеленые черешки разнообразной формы.

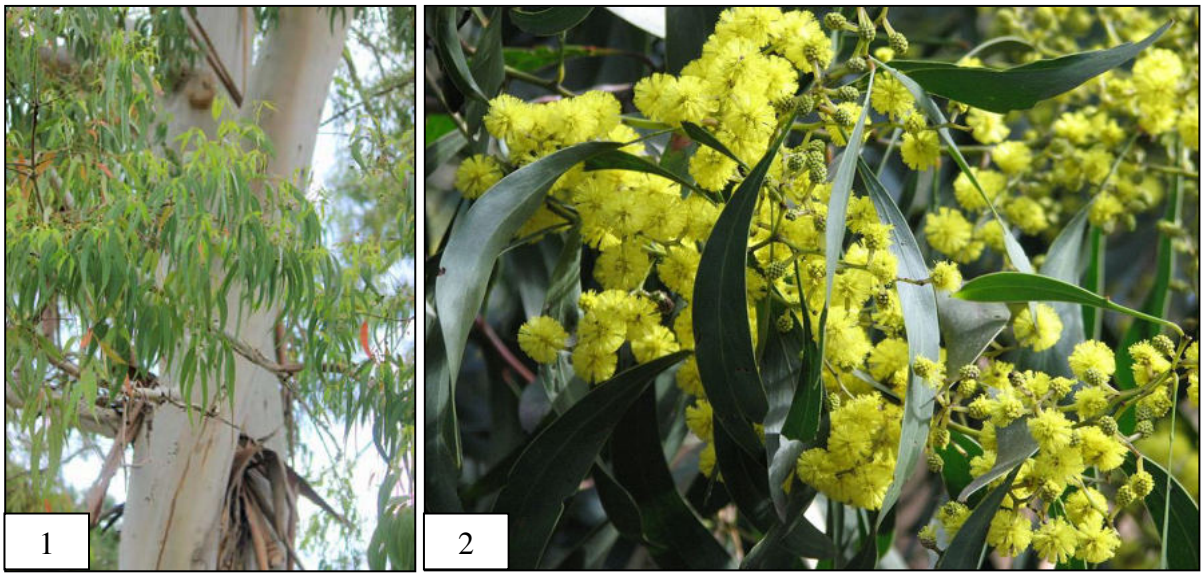

Рис. 72. Характерные деревья австралийской флоры: 1 – эвкалипт прутовидный, 2 – акация густоцветковая

Одна из примечательных особенностей флоры Австралийского царства — отсутствие некоторых широко распространённых на других континентах семейств растений и даже более крупных таксонов. Здесь нет, например, хвощей, бамбуков, представителей подсемейства яблоневых семейства розоцветных. Отсутствуют семейства вересковых, бегониевых, валериановых, чайных. Это явление иногда обозначают термином «дефектность флоры».

Флора Австралийского царства имеет черты сходства с капской флорой. Но еще большее сходство заметно с флорой южной части Южной Америки. Можно назвать целый ряд семейств, общих для этих двух далёких друг от друга территорий (араукариевые, подокарпусовые, винтеровые, протейные, рестионовые и др.). Много и общих родов. Все это можно объяснить тем, что между Австралией и Южной Америкой некогда происходил обмен флорой через древнюю Антарктиду, не покрытую ледником. В большинстве случаев общие таксоны, о которых говорилось выше, представляют собой реликты древней флоры южного континента Гондвана.

В Австралийском царстве различают 3 флористических области: Северо-Восточноавстралийскую, Юго-Западноавстралийскую и Центральноавстралийскую.

2.2.6. Голантарктическое царство

Это царство расположено в Южном полушарии, причем в относительно высоких широтах. Оно включает южную часть Южной Америки (примерно от 30° южной широты), Новую Зеландию, незначительные не покрытые льдами участки Антарктиды и многочисленные мелкие острова, находящиеся в южной части Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Территория царства сравнительно невелика и чрезвычайно сильно раздроблена. Отдельные части царства расположены очень далеко друг от друга, разделены огромными морскими просторами. Тем не менее, флора всех этих участков суши имеет явные черты сходства. Есть много общих родов и даже видов. В качестве примера таких

родов можно назвать колобантус (Colobanthus) из семейства гвоздичных, азореллу (Azorella) из семейства зонтичных, в качестве примера видов — лютик бесстебельный (Ranunculus acaulis), осоку трехраздельную (Carex trifida) (рис. 73).

Сходство флоры отдельных частей Голантарктического царства, очень удалённых друг от друга, можно объяснить историческими причинами. Современная флора рассматриваемого царства произошла от древней умеренной голантарктической флоры, которая формировалась в Южном полушарии на гигантском континенте Гондвана. Впоследствии материк разделился на отдельные части, и флора их оказалась разобщённой. Разделение суши происходило, главным образом, в течение первой половины третичного периода, когда цветковые растения уже были господствующей группой в растительном мире Земли.

Голантарктическое царство значительно уступает по числу видов всем остальным царствам. Здесь насчитывается в общей сложности немногим более 2000 видов, однако своеобразие флоры достаточно велико.

Рис. 73. Растения, типичные для Голантарктического царства: 1 – колобантус кито, 2 – азорелла трёхвильчатая, 3 – осока трёхраздельная, 4 – лютик

Имеется 10 эндемичных семейств. Все они очень малочисленные, насчитывают немного видов, а иногда только один. Эндемичных или почти эндемичных родов довольно много, большинство их характеризуется разорванным ареалом. Эндемизм на видовом уровне очень высокий — около 75 %.

Для Голантарктического царства характерен род антарктический, или южный, бук (Nothofagus). Представители этого рода — деревья и кустарники, близкородственные букам Северного полушария. Одни из них вечнозелёные, другие листопадные. В пределах рассматриваемого царства виды антарктического бука встречаются только в Южной Америке и Новой Зеландии (рис. 74).

Среди примечательных представителей флоры Голантарктического царства можно назвать род подокарпус (Podocarpus) — один из древних примитивных родов хвойных, виды подокарпусов встречаются в Южной Америке и Новой Зеландии (рис. 74).

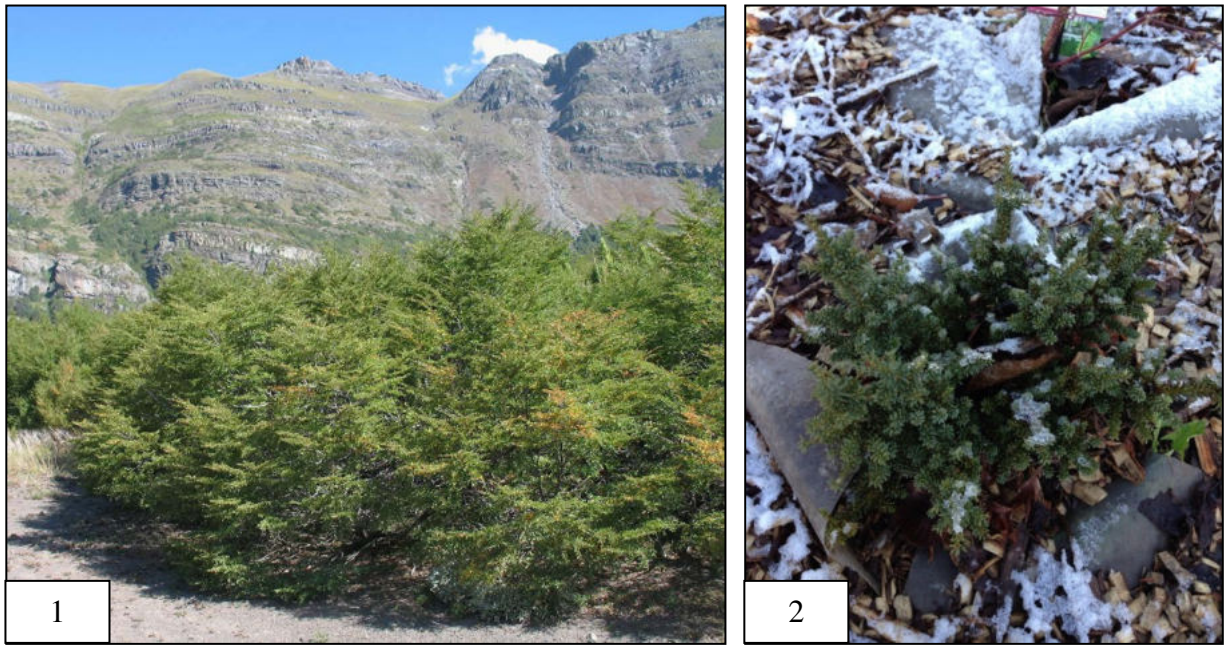

Рис. 74. Кустарники Голантарктического царства: 1 – нотофагус антарктический, 2 – подокарпус

В Голантарктическое царство входят следующие области: Хуан-Фернандесская, Чилийско-Патагонская, Область субантарктических островов и Новозеландская.

II. Основы геоботаники

Геоботаника — раздел ботанической географии, изучающий сложение и распространение по поверхности Земли растительного покрова.

Термин «геоботаника», происходящий от греческих слов geo — земля и botane — относящийся к растениям, был одновременно предложен в 1866 г. русским ботаником Ф.И. Рупрехтом и немецким ботаником А. Гризебахом. Разделами геоботаники являются:

1) *фитоценология* — учение о растительных сообществах (фитоценозах);

2) *география растительности* — учение о закономерностях географического распределения растительных сообществ и сочетании их в пространстве.

С другой стороны, геоботанику делят на:

1) *общую геоботанику*, изучающую общие закономерности растительного покрова Земли,

2) *специальную геоботанику*, исследующую отдельные типы растительности — леса, луга, болота, посевы и посадки полевых культур — и подразделяющуюся на лесоведение, луговедение, болотоведение, агрофитоценологию и т. д.

Геоботаника имеет дело с двумя основными объектами исследований: растительным сообществом, или *фитоценозом* (от греч. phyton — растение и koinos — общий) и растительным покровом, или *растительностью*.

Известно, что растения в природе распределяются не случайно, а в соответствии с их экологическими потребностями локализуются в подходящих для них местообитаниях. При этом в пределах одного местообитания обычно поселяются особи различных видов растений местной флоры, для которых условия местообитания оказываются более или менее благоприятными и которые могут произрастать совместно. В результате в каждом местообитании формируется особая группировка взаимосвязанных растений, которую и называют *растительным сообществом*, или *фитоценозом*.

Таким образом, под *фитоценозом* понимают всякую конкретную группировку растений в пределах одного местообитания, характеризующуюся определённым видовым составом, строением и определённой системой взаимоотношений растений друг с другом и со средой.

Любая более или менее крупная территория расчленяется на значительное число разнообразных местообитаний, в каждом из которых образуется особый фитоценоз. Всю совокупность фитоценозов той или иной территории называют ее растительным покровом, или растительностью. Так, например, совокупность фитоценозов на территории Западно-Сибирской равнины образует растительный покров Западно-Сибирской равнины. Совокупность фитоценозов всей земной суши образует растительный покров Земли, для обозначения которого используется также термин «фитосфера».

1. Основы фитоценологии

Фитоценозы являются частью более сложных природных систем — биогеоценозов, совокупность которых образует биосферу Земли. *Биогеоценоз* — система, состоящая из косной (неживой) среды — экотопа и живых организмов, образующих биоценоз. В состав биоценоза входят *растительность* (фитоценоз), *животное население* (зооценоз) и *совокупность микроорганизмов* (микробиоценоз). Ведущую роль в биогеоценозе играет фитоценоз, обладающий огромной биомассой. Фитоценоз сильно влияет на атмосферу, почву, определяет видовой состав животных, микроорганизмов, а также многие особенности обмена веществ и энергии 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.

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

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 как между особями одного вида, так и между особями разных видов. Несмотря на наличие межвидовой конкуренции, практически в каждом естественном фитоценозе возможно сосуществование нескольких или многих видов растений. Возможность эта обусловлена тем, что каждый вид в фитоценозе занимает своё особое место, которое называют *экологической нишей*.

1.1. Структура фитоценозов

Конституционная структура фитоценозов

Важнейшим признаком фитоценоза является его видовой (флористический) состав. Число видов растений в сообществе называют его *видовым богатством*. Оно зависит от ряда

факторов. Большую роль играют общие физико-географические и исторические условия, от которых зависит видовое богатство флоры каждого конкретного района. Так, например, видовая насыщенность фитоценозов влажных тропических лесов, формирующихся в условиях исключительно богатой тропической флоры, оценивается сотнями видов высших растений, а видовая насыщенность сибирских таёжных лесов, формирующихся на фоне бедной бореальной флоры, варьирует, как правило, в пределах 15–30 видов.

Флористическое разнообразие фитоценозов зависит также от условий местообитаний: чем они благоприятнее, тем сложнее видовой состав, и, наоборот, в неблагоприятных местообитаниях формируются флористически простые фитоценозы.

Каждый вид в фитоценозе представлен, как правило, более или менее значительным числом особей. Совокупность особей одного вида, входящих в состав определённого растительного сообщества, называется *ценопопуляцией* (ценотической популяцией). Каждая ценопопуляция занимает в фитоценозе определенное положение, т. е. играет определённую роль, которая зависит от следующих признаков ценопопуляции: количественного участия, возрастного состава, фенологического состояния, жизненного состояния, эколого-биологических особенностей.

Количественное участие видов в растительных сообществах, обычно называемое в геоботанике *обилием*, выражается различными показателями: численностью особей, проективным покрытием поверхности почвы их надземными частями, массой, объёмом. В большинстве фитоценозов есть виды, которые по численности особей преобладают над другими. 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 таёжной 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. Очень трудно выделить доминирующие виды в дождевых тропических лесах, в некоторых типах лугов и ряде других сообществ.

Особи, входящие в состав ценопопуляции, как правило, находятся на разных стадиях онтогенеза, или в разных возрастных состояниях, начиная от еще не проросших и прорастающих семян и кончая старыми отмирающими экземплярами. Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называют *возрастным спектром ценопопуляции*. В зависимости от соотношения возрастных групп различают три типа ценопопуляции: инвазионный, нормальный и регрессивный. *Инвазионные популяции* состоят исключительно или в основном из молодых особей, еще не достигших половозрелого состояния и не дающих генеративного потомства. *Нормальные ценопопуляции* характеризуются гармоничным сочетанием молодых, половозрелых и стареющих особей. В *регрессивных ценопопуляциях* преобладают стареющие особи при полном или почти полном отсутствии молодых возрастных групп. Принадлежность ценопопуляции к определенному возрастному типу характеризует ее позицию и жизнеспособность в фитоценозе.

Анализ возрастного состава ценопопуляции имеет важное значение при изучении фитоценозов. Он позволяет выяснять состояние отдельных ценопопуляции и фитоценоза в целом, прогнозировать направление их дальнейшего развития, помогает разрабатывать режим рационального использования фитоценозов, решать задачи их оптимизации и охраны. Каждый растительный организм в течение вегетационного периода проходит ряд стадий сезонного роста и развития, начиная от прорастания генеративных зачатков или от возобновления роста перезимовавших почек и побегов до отмирания растения или подготовки к новому зимнему периоду. Эти стадии развития растений, адаптированные к сезонной динамике факторов среды, называют фенологическими фазами, или *фенофазами*. Результаты фенологических исследований отражают в виде так называемых *фенологических спектров*, на которых показывается последовательность и длительность прохождения фенологических фаз особи, ценопопуляции или фитоценоза в целом. Характер

фенологических спектров зависит, с одной стороны, от видовой специфичности растений и, с другой стороны, — от особенностей сезонных изменений экологических условий. Поэтому анализ фенологических спектров ценопопуляции позволяет выявлять экологию видов, фенологическое состояние ценопопуляции в каждый конкретный момент времени, их годовой цикл развития, изменение роли ценопопуляции в течение вегетационного периода, а также фазы сезонного развития всего фитоценоза.

Жизненность ценопопуляции определяется жизненным состоянием образующих ее особей, а под *жизненностью особей* понимают их свойства, проявляющиеся в мощности особей и различных перспективах их развития. Жизненность особей характеризуется такими показателями, как возрастное состояние, диаметр, высота и степень разветвлённости побегов, размер листовых пластинок, число генеративных побегов и т. д.

Жизненность ценопопуляции изменяется во времени и при переходе от одного фитоценоза к другому. Поэтому изучение жизненного состояния помогает определить положение и роль каждой ценопопуляции в конкретном фитоценозе.

Каждая ценопопуляция в фитоценозе играет определённую роль, влияя на формирование его внутренней среды (фитосреды) и на другие ценопопуляции. Роль ценопопуляции зависит не только от ее количественного участия, но и от эколого-биологических особенностей вида.

Обычно в составе фитоценоза различают три группы видов, обладающих сходным средообразующим воздействием и сходной степенью влияния на другие ценопопуляции фитоценоза:

1. *Эдификаторы* — ценопопуляции, слагающие основу фитоценоза, играющие главную роль в формировании фитосреды, оказывающие большое влияние на другие ценопопуляции. Они являются доминантами и образуют основную фитомассу в фитоценозе.

Чаще всего это растения верхних ярусов, например, лиственница в лиственничном лесу, ель в еловом лесу. Иногда эдификаторами могут быть растения нижнего яруса, например, сфагнум на верховом болоте. Эдификаторами являются устойчиво доминирующие виды, оказывающие большое влияние на формирование фитосреды.

2. *Ассектаторы* — ценопопуляции, характерные для фитоценоза, постоянно присутствующие в нем, но не обильные и потому не имеющие большого фитоценотического значения.

3. *Адвентивные растения* — ценопопуляции случайные, не свойственные данному фитоценозу, быстро исчезающие из него, например, полевые сорняки на естественных лугах, крапива в водораздельных лесах и т. д.

Пространственная структура фитоценозов

Фитоценозы расчленяются на отдельные морфологические части как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях, в соответствии с этим различают *вертикальную* и *горизонтальную* структуры фитоценозов.

Вертикальная структура фитоценозов обусловливается тем, что произрастающие в нем растения имеют неодинаковую высоту, а их корневые системы проникают в почву на разную глубину. В результате фитоценоз расчленяется в вертикальном направлении на отдельные более или менее отграниченные друг от друга слои — *ярусы*, что приводит к более полному использованию растениями ресурсов местообитания.

Наиболее чётко ярусность выражена 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.

Обычно в лесу выделяют:

1) древостой, или *древесный ярус*;
2) подлесок, или *кустарниковый ярус*;
3) *травяно-кустарничковый ярус* (травы, кустарнички и полукустарнички);
4) *мохово-лишайниковый ярус*.

В фитоценозах есть также *внеярусные растения*, к ним относятся лианы и эпифиты.

В некоторых типах фитоценозов вертикальная структура бывает выражена слабо. Так, например, во влажных тропических лесах, где плотность растительного населения особенно велика, вертикальная структура приобретает непрерывный характер и ее можно расчленить на ярусы лишь условно. Нечётко выделяется ярусность во многих травянистых фитоценозах, в которых на непрерывность вертикальной структуры в пространстве накладывается ее изменяемость во времени.

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

Горизонтальная структура фитоценозов обусловливается характером распределения растений по их площади. В естественных фитоценозах, как правило, ценопопуляции распределяются неравномерно, когда в одних точках особи образуют скопления (группы), между которыми особи данной ценопопуляции не встречаются совсем или встречаются значительно реже.

Неравномерность распределения растений в фитоценозах обусловлена целым рядом причин:

1) особенностями размножения растений и формой их роста;
2) неоднородностью экотопа в разных точках, в которых особи находят неодинаковые условия существования;
3) взаимоотношениями растений друг с другом;
4) деятельностью животных;
5) разнообразными влияниями человека.

В зависимости от типа распределения доминантных ценопопуляций возникает два типа горизонтальной структуры — *диффузный* и *мозаичный*. *Диффузная структура* характеризуется более или менее однородным (гомогенным) горизонтальным строением. *Мозаичная структура* характеризуется явно неоднородным (пятнистым) распределением доминантных ценопопуляций, в результате чего в фитоценозе выделяются мелкие участки, отличающиеся друг от друга по составу и строению. Наличие мозаичности имеет большое значение в функционировании фитоценозов, так как в мозаичных ценозах усложняется эколого-биологический состав ценопопуляции, полнее используются ресурсы местообитания, повышается устойчивость фитоценоза.

1.2. Динамика фитоценозов

Каждый фитоценоз представляет собой не застывшее явление природы, а систему, находящуюся в состоянии постоянной динамики. Изменчивость фитоценоза во времени — это одна из наиболее характерных его особенностей. Фитоценозы претерпевают разнообразные изменения, которые можно разделить на *модификации* и *смены*.

Модификации

К *модификациям* относят обратимые изменения фитоценозов. Это сравнительно непродолжительные и неглубокие, главным образом количественные изменения признаков фитоценозов. Вызываются они обратимыми изменениями экологических условий и являются следствием приспособительных реакций растений на изменения этих условий. При восстановлении экологических условий в исходное состояние возвращаются в исходное состояние и все обратимые признаки фитоценозов.

В зависимости от продолжительности модификаций различают *суточную*, *сезонную* и *разногодичную* изменчивость.

Суточная изменчивость обусловлена сменой дня и ночи, с которой сопряжено изменение различных факторов местообитания. Прежде всего, изменяются условия освещения, а вместе с ними изменяются температура, влажность, воздействие животных и другие факторы. Растения реагируют на суточные изменения экологических условий изменением интенсивности процессов жизнедеятельности. Кроме того, у ряда видов растений существуют суточные ритмы в цветении, в расположении листьев или соцветий.

Все это ведет к незначительным изменениям во внешнем облике и структуре фитоценозов, в то время как видовой состав в течение суток остаётся неизменным.

Сезонная изменчивость фитоценозов, так же как и суточная, характеризуется строгой периодичностью. Она обусловлена двумя причинами — сезонными изменениями экологических условий и особенностями сезонного роста и развития растений. Сезонной динамике подвержены различные признаки, но не в одинаковой степени. Флористический состав является одним из наиболее стабильных признаков, так как он практически не зависит от фенологического развития растений. Резко меняются по сезонам года состав вегетирующих и покоящихся ценопопуляций, возрастной состав (особенно у ценопопуляций однолетних растений), количественные соотношения ценопопуляций.

Сезонная динамика морфологической структуры у разных фитоценозов выражена неодинаково. Наиболее устойчива структура у фитоценозов, образованных вечнозелёными растениями. Таковы, например, вечнозелёные хвойные леса с напочвенным покровом из мхов, вечнозелёных кустарников и кустарничков. В течение всего года их структура остаётся практически неизменной. Менее устойчива структура листопадных лесов и зарослей кустарников. И, наконец, очень резко меняется по сезонам года морфологическая структура травяных фитоценозов.

К изменчивым признакам в сезонной динамике фитоценозов относится также *аспект*, под которым понимают внешний вид фитоценоза, его физиономичность в каждое конкретное время года. Смена аспектов фитоценозов определяется сезонной динамикой их структуры и сменой фенологического состояния ценопопуляций. Смену аспектов переживают все фитоценозы, но не в одинаковой степени. Для травянистых фитоценозов, в особенности для степных и пустынных с большим участием эфемерных растений, характерна резкая смена аспектов, а для вечнозелёных хвойных лесов — слабая, визуально трудно различимая смена аспектов.

К *разногодичным изменениям*, называемым также *флюктуациями*, относят более продолжительные, по сравнению с сезонными, модификации фитоценозов. Это такие изменения, которые осуществляются в течение нескольких соседних лет и для которых временным масштабом измерения является один год. Флюктуации, так же как и сезонные изменения, являются обратимыми и не ведут к смене одного фитоценоза другим. Однако, в отличие от сезонной изменчивости, флюктуации не отличаются строгой периодичностью, а совершаются то в одну, то в другую сторону от какого-то среднего состояния фитоценоза.

Флюктуациям подвержены почти все признаки фитоценозов, но не в одинаковой степени. Наиболее устойчив флористический состав фитоценоза, достаточно сильно могут флюктуировать признаки структуры, продуктивность, характер фитосреды и т. д. Травянистые фитоценозы подвержены более резким разногодичным изменениям, нежели лесные. Наименее подвержены флюктуациям фитоценозы, образованные вечнозелёными растениями.

Флюктуации могут быть вызваны различными причинами. Главнейшую роль играют внешние причины, прежде всего циклические изменения 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 остаётся под водой более длительный период, чем обычно, то в травостое большую роль начинают играть гигрофиты и даже болотные виды. Флюктуации фитоценозов бывают настолько резкими, что создается впечатление смены одного фитоценоза другим. Однако, в отличие от смен, флюктуации всегда завершаются через сравнительно непродолжительное время возвратом к исходному состоянию.

Смены

К *сменам* относят необратимые изменения фитоценозов, которые постепенно накапливаются в фитоценозе и в конечном счёте ведут к замещению его другим фитоценозом. В отличие от модификаций, смены носят более глубокий характер, так как

затрагивают не только изменение количественных соотношений ценопопуляций, но всегда сопровождаются существенными изменениями флористического состава фитоценозов. Способность к сменам — одно из важнейших свойств фитоценозов, обусловленное двумя причинами: во-первых, тем, что фитоценозы представляют собой открытые системы, испытывающие различные воздействия внешних факторов, поэтому направленные изменения факторов вызывают смены фитоценозов; во-вторых, тем, что сами растения способны существенно изменять среду, в результате чего возникают смены. Поскольку обе эти причины действуют постоянно в каждом фитоценозе, постольку ни один фитоценоз не может существовать вечно, рано или поздно он сменяется другим фитоценозом. Такие смены носят название *сукцессии*.

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

В зависимости от причин, их вызвавших, различают *автогенные* и *аллогенные* сукцессии. *Автогенные сукцессии* вызываются внутренними факторами, заложенными в самих фитоценозах, в свойствах слагающих фитоценоз растений, в особенностях влияния их на среду. Примером автогенных сукцессий могут служить: зарастание водоёмов, заболачивание леса или луга, восстановление исходного типа фитоценоза после пожара, вырубки и т. п.

Аллогенные сукцессии обусловлены внешними по отношению к фитоценозам факторами. В зависимости от действующего фактора различают: *климатогенные* (наступление или отступление ледника), *эдафогенные* (засоление водоёмов), *зоогенные* (подпруживание рек бобрами, в результате чего затопляются участки поймы), *антропогенные* (распашка, сенокошение, вырубка леса и т. д.) сукцессии.

Каждому фитоценозу свойственна не только изменчивость, но и устойчивость. Устойчивость фитоценозов в первую очередь зависит от продолжительности жизни их эдификаторов. Так, фитоценозы, образованные однолетними растениями, менее устойчивы, чем фитоценозы с господством многолетних растений. С другой стороны, большое влияние на устойчивость растительных сообществ оказывает степень устойчивости занимаемых ими местообитаний. Например, пойменные лесные фитоценозы, местообитания которых изменяются сравнительно быстро в связи с регулярным отложением аллювиальных наносов, отличаются малой устойчивостью — продолжительность их существования измеряется несколькими годами или десятилетиями. В то же время, устойчивость зональных темнохвойных лесов, занимающих устойчивые водораздельные местообитания таёжной зоны, измеряется столетиями.

Устойчивые растительные сообщества, наиболее приспособленные к данным условиям среды, носят название *климаксовых* или *коренных сообществ*.

Любой фитоценоз, соответствующий определенному местообитанию, может служить индикатором 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 ерниково-сфагновые заросли встречаются в условиях развития мощной многолетней мерзлоты с минимальным летним оттаиванием. В таёжной зоне в районах островного развития мерзлоты те же самые сообщества служат индикаторами сходных условий.

2. Классификация растительности

При классификации фитоценозов учитывают, прежде всего, признаки самих растительных сообществ и отчасти экологические особенности местообитаний.

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 определённого флористического состава и структуры, развивающихся в одинаковых условиях существования. Например, все конкретные участки **еловых лесов** с напочвенным покровом из зелёных мхов и ярусом черники можно отнести к одной ассоциации: *ельник чернично-зеленомоховой*. На **лугах** также можно выделить различные физиономически и флористически однородные участки растительности, которые объединяют в ассоциацию. Например, участки с обилием злаков при участии разнотравья относят *к разнотравно-злаковой ассоциации*.

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 подчинённого яруса при тождестве основных особенностей остальных ярусов, в том числе господствующего 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, сосны обыкновенной, берёзы повислой и т. д.

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

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

Тип растительности включает в себя классы формаций, характеризующиеся одинаковым обликом. Типами растительности являются, например, леса, кустарники, степи, луга, болота, тундры и т. п. Обычно их объединяют в четыре мегатипа: древесно-кустарниковый, травяной, лишайниково-моховый и пустынный.

3. География растительности

Распределение растительности по поверхности Земного шара подчинено определённым закономерностям. В основе распределения растительности лежат *горизонтальная (широтная) зональность* и *вертикальная зональность, или поясность*.

Широтная зональность связана с климатом, который определяется прежде всего углом падения солнечных лучей на поверхность Земли. С изменением угла падения солнечных лучей изменяется количество поступающей солнечной радиации и уровень температур. На экваторе наблюдается максимум солнечной радиации и максимальные среднегодовые температуры воздуха, а с удалением от экватора их величина постепенно уменьшается, намечается сезонность в распределении радиации и температур, изменяются другие показатели климата. Изменение климата ведет к изменению растительного покрова, который расчленяется в широтном направлении на растительные зоны. Так, например, на равнинах северной Евразии выделяются такие зоны, как тундрово-арктическая, бореально-

лесная (бореальная), широколиственно-лесная (неморальная), степная, пустынная. Каждая зона характеризуется своим зональным типом растительности или классом формаций.

Долготные изменения климата обусловлены ослаблением влияния на климат океанов по мере удаления от них вглубь континента. Океаны оказывают существенное влияние на два климатических показателя — влажность и температурный режим. Вблизи океанов климат более влажный и более мягкий — с менее жарким летом и менее холодной зимой. По мере удаления от океанов вглубь материков климат становится более сухим и более суровым — континентальным, поскольку колебания сезонных и суточных температур постепенно возрастают.

Долготные изменения климата также влияют на растительный покров, что хорошо иллюстрируется так называемыми схемами идеального континента (рис. 75).

На этой схеме все материки Восточного полушария объединяются в один континент, который изображается в виде перевёрнутого яйца, так как в Восточном полушарии к северу от экватора располагается большая часть суши, нежели к югу от него. Предполагается, что весь континент представлен невысокой равниной и омывается на западе и на востоке в одинаковой степени тёплыми морями. В этом случае распределение растительности будет определяться только количеством тепла в связи с географической широтой и степенью континентальности климата.

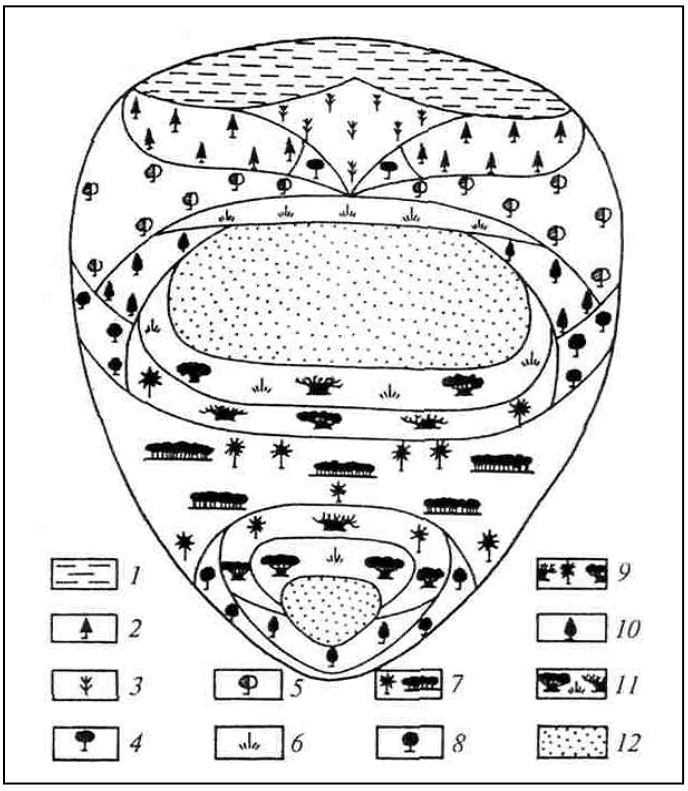

Рис. 75. Обобщенная идеальная схема растительности для материков Восточного полушария:
1 – тундры; 2 – темнохвойные леса; 3 – лиственничные леса и редколесья; 4 – сосновые леса;
5 – летнезеленые леса; 6 – степи; 7 – влажнотропические леса; 8 – лавролистные леса;
9 – дождезеленые муссонные леса; 10 – склерофильные (твердолистные) леса; 11 – саванны;
12 – пустыни

При анализе схемы идеального континента выявляются наиболее общие закономерности географии растительного покрова Восточного полушария. Вдоль экватора через весь континент простирается обширная зона влажных тропических лесов. В центре идеального континента по обе стороны от экватора располагаются зоны пустынь и степей, которые от тропических влажных лесов отделяются зонами саванн и дождезелёных муссонных лесов, а на севере сменяются сосновыми, лиственничными и темнохвойными

лесами бореально-лесной зоны, которая на северной окраине суши уступает место тундрово-арктической зоне.

По окраинам материков, в условиях более влажного и мягкого климата, на всем пространстве от экватора до полярных тундр безраздельно господствуют леса. При этом зона влажных тропических лесов сменяется зонами влажных субтропических (лавролистных) лесов, а далее к северу располагаются выклинивающиеся у берегов океанов зоны твердолистных (склерофильных) лесов, затем зоны летнезеленых широколиственных лесов и, наконец, зоны темнохвойных лесов, тоже сужающиеся к берегам океанов.

Реальное распределение растительного покрова в Восточном полушарии сильно отличается от рассмотренной схемы идеального континента. Связано это с тем, что на распределение растительного покрова оказывают влияние не только широтные и долготные изменения климата, но и другие факторы, например, наличие холодных и теплых океанических течений, горный рельеф и др.

В естественном растительном покрове Земного шара различают, кроме *зональной*, еще *незональную (интра- и экстразональную) растительность*. *Зональная*, или климатически обусловленная, растительность занимает *плакоры* — хорошо дренированные водораздельные пространства с почвами среднего механического состава. В доагрикультурный период в пределах каждой зоны зональная растительность, как правило, господствовала по площади. В настоящее время вследствие уничтожения естественного растительного покрова человеком на больших территориях зональная растительность в некоторых районах уже не является господствующей (например, в степной зоне европейской части России степей сохранилось сравнительно мало).

Интразональной растительностью называют такую растительность, которая развивается в особых, экстремальных условиях среды (например, в стоячих водоёмах, на засоленных и избыточно увлажнённых почвах, на скалах, песках и т. п.) и в то же время нигде не образует своей отдельной зоны (не является зональной). Она определяется в меньшей степени климатом и в гораздо большей — субстратом, на котором растёт. Поэтому интразональная растительность распространена в почти неизменном виде на одинаковых почвах в различных зонах. Водные фитоценозы очень сходны от бореальной области до тропиков. Довольно сходна растительность засоленных почв и песчаных дюн в разных климатических областях. Тем не менее, интразональная растительность в разных климатических зонах, как правило, несёт на себе отпечаток зонального климата.

Зональная растительность может встречаться и за пределами своей климатической зоны, если находит там подходящие местообитания, тогда она носит название *экстразональной*. Например, небольшие участки степи в лесной зоне, развивающиеся на склонах южной экспозиции, или лесная растительность в степной зоне, если грунтовые воды вблизи рек восполняют недостаточное количество осадков.

Таким образом, зональная растительность создаёт основной фон, а интра- и экстразональная обычно встречается в виде вкраплений и связана с какими-то особыми условиями среды.

Климат изменяется не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. То же самое происходит с растительностью. Зональной растительности на равнинах соответствуют высотные пояса в горах. По мере подъёма вверх климат становится холоднее, вегетационный период сокращается, тёплое время года начинается позднее. Меняются также и условия увлажнения, в одних случаях с подъёмом вверх климат становится более влажным, в других, наоборот, более сухим.

Есть некоторое сходство в чередовании поясов растительности в горах и растительных зон на равнинных пространствах. Например, поднимаясь в горы на Кавказе, мы наблюдаем почти такие же смены растительности, что и при движении с юга на север по равнине в европейской части России. В том и другом случае широколиственные леса сменяются хвойно-широколиственными и хвойными, а дальше лес исчезает совсем, уступая место безлесному пространству. Однако полной аналогии между высотными поясами и

широтными зонами все-таки нет. Так, в Европейской части России хвойные леса сменяются тундрой, а на Кавказе — высокогорными лугами. Тем не менее, общая причина смены поясов в горах и чередования зон на равнинах одна и та же — изменение климата в пространстве.

Необходимо также отметить и еще одно различие между поясами и зонами: зоны значительно шире, имеют гораздо большую протяжённость в пространстве. Это обусловлено тем, что в горизонтальном направлении климат изменяется несравненно медленнее, чем в вертикальном.

Горные системы, расположенные в пределах разных растительных зон, имеют свою специфику в отношении высотной поясности растительности (набор поясов, их общее число, последовательность чередования и др.). Каждой растительной зоне и каждому крупному региону в пределах зоны присущ особый тип высотной поясности. Тип поясности может быть океаническим, если горная система расположена близ побережья океана, и континентальным, если горы находятся вдали от океана, в центральной части материка.

4. Растительность России

В пределах России выделяют ряд растительных зон: зона арктических пустынь, зона тундр, зона хвойных (бореальных) лесов, зона летнезелёных лиственных лесов, зона степей, зона полупустынь и пустынь.

Зона арктических пустынь

Ближайшая к полюсу растительная зона, она характерна для многих островов Северного Ледовитого океана и полуострова Таймыр. Природные условия здесь очень суровы. Обычно только два месяца в году имеют среднюю температуру выше 0 °С. Температура самого тёплого месяца (августа) составляет не более 4–5 °С. Зима очень долгая, крайне суровая, малоснежная (рис. 76).

Рис. 76. Зона арктических пустынь

Самая характерная особенность полярных пустынь — отсутствие сплошного растительного покрова. Растениями занято обычно не более 50–60 % поверхности. Встречаются лишайники, мхи, водоросли и очень немногие цветковые растения. Растительность образует отдельные пятна на фоне обнажённого грунта. Структура растительных сообществ в этих пятнах очень проста. Хорошо развит мохово-лишайниковый покров, причем основу его составляют лишайники. Из цветковых растений особенно характерны лисохвост альпийский (Alopecurus alpinus), мак полярный (Papaver polare), ива полярная (Salix polaris), щучка коротколистная (Deschampsia brevifolia) и др. Флора сосудистых растений очень бедна (рис. 77).

Рис. 77. Цветковые растения зоны арктических пустынь: 1 – лисохвост альпийский, 2 – мак полярный, 3 – ива полярная, 4 – щучка коротколистная

Почвенные процессы слабо развиты, а почвенный профиль практически не выражен.

Редкие мхи и лишайники практически не дают «материала» для образования перегноя, их гумусовый горизонт редко бывает толще 1 см. Большое влияние на формирование почв арктических пустынь оказывает многолетняя мерзлота, оттаивающая в кратковременный летний период (1–2 месяца) не более чем на 0,5 м. Из-за недостаточного увлажнения в арктических почвах отсутствует оглеение (оглеение — процесс восстановления окисных почвенных соединений, главным образом железа, в закисные), почвы имеют нейтральную кислотную реакцию, иногда карбонатны или даже засолены. Местами под пятнами водорослей выделяют специфические «почвы-плёнки» со слабозаметными признаками почвообразования

Зона тундр

Зона тундр идёт непрерывной полосой к югу от зоны полярных пустынь. Климат здесь характеризуется отрицательными среднегодовыми температурами, холодным и коротким летом, вегетационный период продолжается только два-три месяца. Самый тёплый месяц (июль) имеет среднюю температуру +10 – +14 °С. Зима очень долгая и суровая, причем обычно малоснежная. Сильные ветры сдувают снег с повышенных участков в понижения. Почва промерзает на большую глубину, широко распространена вечная мерзлота. В течение лета обычно оттаивает только самый верхний, очень тонкий слой почвы. Осадков в тундре выпадает сравнительно мало (не более 200–300 мм). Однако испарение вследствие низких температур еще меньше. Почвы тундры обычно сильно увлажнены. Условия жизни растений в тундре крайне неблагоприятны. Короткое холодное лето затрудняет созревание плодов и семян. Поэтому во флоре тундр очень мало однолетних растений. Подавляющее большинство видов — многолетники. Вследствие крайне суровых природных условий растения тундры отличаются очень медленным ростом. Так, побеги карликового кустарничка ивы полярной удлиняются за год всего на 1–5 мм. Ничтожен прирост ветвей кустарничков и в толщину. За 80–90 лет жизни они достигают диаметра меньше 1 см (рис. 78).

Рис. 78. Зона тундр

Отрицательно влияют на растения в тундре и сильные ветры, достигающие скорости урагана (до 40 м/с). Зимой они несут по поверхности земли огромную массу снежинок. Этот поток мельчайших кристалликов льда наносит сильные повреждения надземным органам растений, не защищённым снеговым покровом. Те части растений, которые возвышаются

над снегом, обычно погибают. Сильные ветры оказывают неблагоприятное воздействие на растения и летом, так как вызывают чрезмерное испарение воды. Потеря воды особенно опасна потому, что корни находятся в холодной, переувлажнённой почве и медленно поглощают влагу.

Главный лимитирующий фактор для растений в тундре — недостаток тепла. Однако летом поверхность почвы в большей или меньшей степени нагревается лучами солнца, и приземный слой воздуха, как и самый верхний слой почвы, оказывается наиболее теплым. Поэтому в тундре широко распространены растения со стелющимися побегами, розеточные растения, а также подушковидные, распластанные формы. Корни и другие подземные органы тундровых растений обычно располагаются в почве очень неглубоко, часто у самой поверхности.

Большую роль в растительном покрове тундры играют кустарнички: дриада, или куропаточья трава (Dryas octopetala), водяника (Empetrum nigrum), брусника (Vaccinium vitis-idaea), голубика (Vaccinium uliginosum), разнообразные карликовые ивы (рис. 79). Дриада и голубика нередко являются господствующими растениями на обширных пространствах.
Довольно велика роль многолетних травянистых растений, таких, как лисохвост альпийский, дюпонция Фишера (Dupontia fisheri), осока Биджлэу (Carex bigelowii), различные виды мака (Papaver), мытника (Pedicularis), остролодочника (Oxytropis), копеечника (Hedysarum) и др. Очень обильна в тундре морошка (Rubus chamaemorus) (рис. 80).

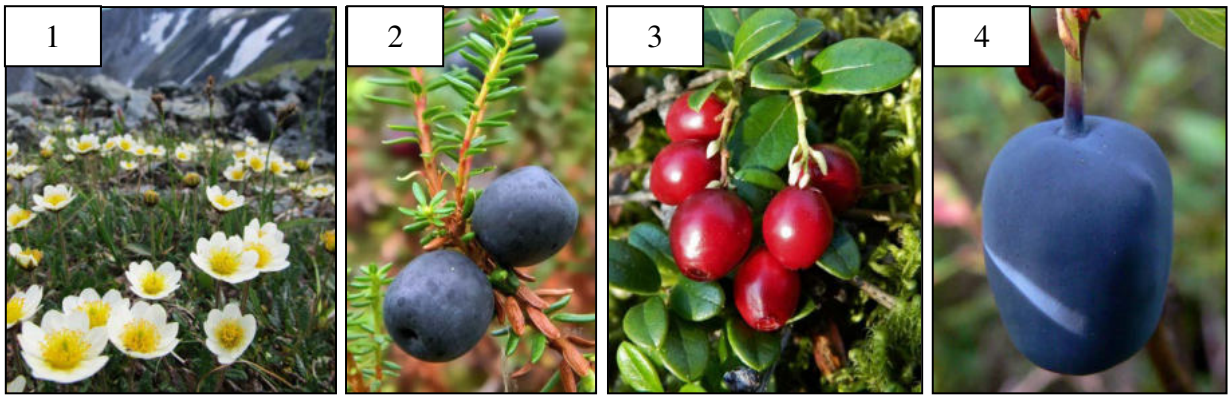

Рис. 79. Кустарнички зоны тундр: 1 – куропаточья трава, 2 – водяника чёрная,
3 – брусника обыкновенная, 4 – голубика обыкновенная

Меньшее распространение имеют в тундре кустарники. К их числу относятся карликовая берёзка (Betula nana), некоторые ивы (например, Salix herbacea) (рис. 80). В южных частях тундры карликовая берёзка нередко господствует на больших пространствах, образуя так называемые *ерниковые тундры*.

За исключением самых северных районов тундры, на почве развивается сплошной покров из мхов и лишайников. Среди напочвенных лишайников наиболее распространены различные виды ягеля, или «оленьего мха» (Cladonia), а также виды родов цетрария (Cetraria), алектория (Alectoria) и др. (рис. 80).
Зона тундр обычно подразделяется на подзоны.

1. Самая северная подзона — *арктические тундры*. Здесь нет сомкнутого растительного покрова, а видовой состав растений особенно беден. Характерными растениями являются дриада и различные виды мака.
2. Следующая, более южная подзона — *мохово-лишайниковые тундры*. Почва покрыта сплошным ковром мхов и лишайников. На этом фоне встречаются некоторые травянистые растения и кустарнички, нередко почти целиком погруженные в мохово-лишайниковый покров.
3. Расположенная далее к югу *подзона кустарниковых тундр* характеризуется большим участием низкорослых кустарников, в особенности карликовой берёзки. Высота кустарниковых растений невелика и редко превышает 50 см.

4. Самой южной подзоной является *лесотундра*. Здесь на фоне сомкнутого растительного покрова, образованного мхами, лишайниками, травянистыми растениями, кустарничками и кустарниками, растут отдельные, далеко отстоящие друг от друга деревья. Они невысоки и имеют сильно угнетённый вид. В Сибири в лесотундре произрастает лиственница, а в европейской части России — ель (на Кольском полуострове — береза извилистая (Betula tortuosa)).

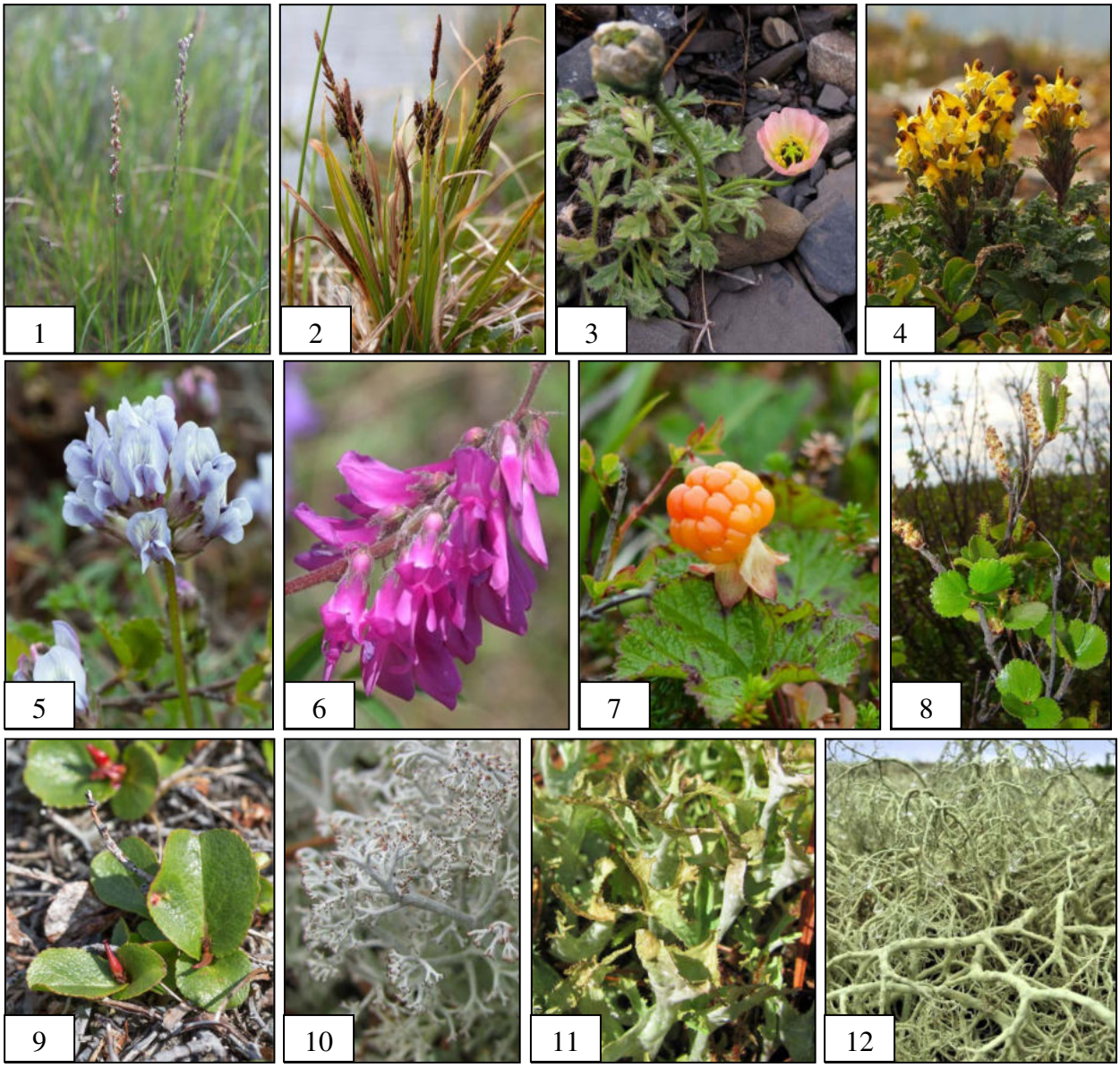

Рис. 80. А – многолетние травянистые растения тундры: 1 – дюпонция Фишера, 2 – осока Биджлэу, 3 – мак полярный, 4 – мытник Эдера, 5 – остролодочник грязноватый, 6 – копеечник копеечниковый, 7 – морошка обыкновенная;
Б –кустарники тундрым: 8 – берёза карликовая, 9 – ива травянистая; В – лишайники тундры: 10 – кладония оленья, 11 – цетрария исландская, 12 – алектория бледно-охряная

Помимо равнинных, встречаются и *горные тундры*. В горах Сибири растительность тундрового характера развивается на так называемых гольцах.

В тундре бывает песчаная, глинистая, торфяная, каменистая почва. На западе России это глинисто-песчаные равнины с множеством рек, болот и озёр. На востоке встречаются горные хребты и скалы. Тундровые почвы совсем неплодородны. На высоких местах, где снег сдувается ветром, почва совсем не имеет растительности. На поверхность выступает только мёрзлая глина или песок. Такие участки называют «глиняными медальонами».

Зона бореальных хвойных лесов или тайга

Южнее зоны тундр располагается зона бореальных хвойных лесов, или тайга. Это самая крупная по площади растительная зона земного шара. В России она простирается непрерывной широкой полосой от Карелии на западе до Чукотки на востоке (рис. 81).

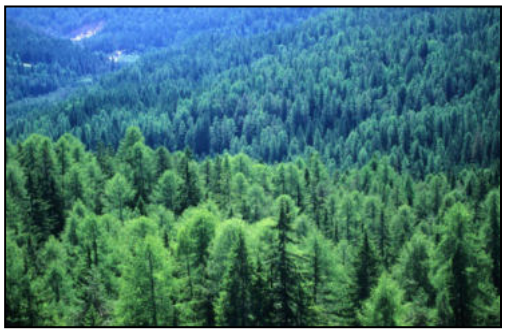

Рис. 81. Зона бореальных лесов

Климат тайги достаточно влажный и в то же время сравнительно холодный. Количество выпадающих осадков больше, чем испарение. Зима морозная, а лето тёплое, но не жаркое. Продолжительность летнего периода со среднесуточной температурой выше 10 °С составляет от 40 до 120 дней. Там, где этот период сокращается до 30 дней и менее, тайга сменяется тундрой.

Зона хвойных лесов характеризуется относительно бедными и при этом влажными почвами, которые принадлежат большей частью к подзолистому типу. Они содержат довольно мало питательных веществ и имеют более или менее кислую реакцию. На поверхности почвы почти всегда имеется хорошо выраженный слой подстилки.

Растительный мир таёжной полосы своеобразен. Для настоящей тайги характерно абсолютное господство хвойных деревьев и почти полное отсутствие широколиственных древесных пород. Число видов деревьев, образующих лесной фитоценоз, очень ограничено (обычно не более двух-трёх). Древостой часто одноярусный, кустарниковый ярус (подлесок) большей частью развит слабо. Травяно-кустарничковый ярус, напротив, обычно густой, причем очень велика роль кустарничков, которые часто доминируют. Моховой покров почти всегда имеется и нередко сплошь покрывает поверхность почвы на обширных пространствах.

Древесный ярус таёжных лесов Евразии формируют представители всего четырех родов хвойных: ели, сосны, пихты и лиственницы. Ель и пихта, создающие сильное затенение, образуют так называемую *темнохвойную тайгу*. Различают также *светлохвойную тайгу*, где древесный ярус сложен деревьями, не очень сильно затеняющими почву (лиственница, сосна обыкновенная).

Темнохвойные леса

Основными лесообразователями зональных темнохвойных лесов являются: ель европейская и сибирская (Picea abies, P. obovata), пихта сибирская (Abies sibirica), сосна сибирская, или сибирский кедр (Pinus sibirica) (рис. 82). Ель европейская занимает самое западное положение, доминируя в европейской тайге. Далее к востоку к ней примешивается, а порой и сменяет ее ель сибирская, уступающая за Уралом доминирующую роль сначала пихте, а затем, еще восточнее, сибирскому кедру.

Наиболее однообразны по составу древостоя *европейские еловые леса*, которые разделяют на три подзоны: северной, средней и южной тайги. Наиболее типично выражены черты бореального темнохвойного леса в подзоне средней тайги. Густой тенистый полог, образуемый сомкнутыми кронами елей, обусловливает высокую влажность воздуха и почвы и слабую освещённость, что благоприятствует развитию напочвенного мохового покрова, подавляющего рост трав и кустарничков.

Основными доминантами травяного покрова являются мелкие таёжные тенелюбы: кислица обыкновенная (Oxalis acetosella), седмичник европейский (Trientalis europaea), майник двулистный (Maianthemum bifolium), линнея северная (Linnaea borealis), нежные

лесные папоротнички, брусника и черника (Vaccinium myrtillus). В целом видовой состав растений беден и однообразен, сложение леса простое, подлесок почти отсутствует.

Южная тайга отличается более сложной структурой, увеличением количества ярусов за счет формирования развитого подлеска из видов широколиственных пород: липы (Tilia), лещины (Corylus), дуба (Quercus), вяза (Ulmus), клёна (Acer). Еловый ярус более разрежен, в лесу больше света, поэтому травы здесь обильнее. Кроме таёжных тенелюбов появляется крупнотравье (сныть (Aegopodium podagraria), медуница (Pulmonaria), копытень (Asarum europaeum), борец (Aconitum) и др.), а роль мохового покрова значительно снижается.

Для подзоны *северной тайги* характерны угнетённость и разомкнутость елового полога. Подлесок отсутствует, на почве развит сплошной моховой покров из зелёных мхов, часто разрастаются лишайники. Далее к северу еловые леса переходят в редколесья, отделяющие таёжную зону от тундровой.

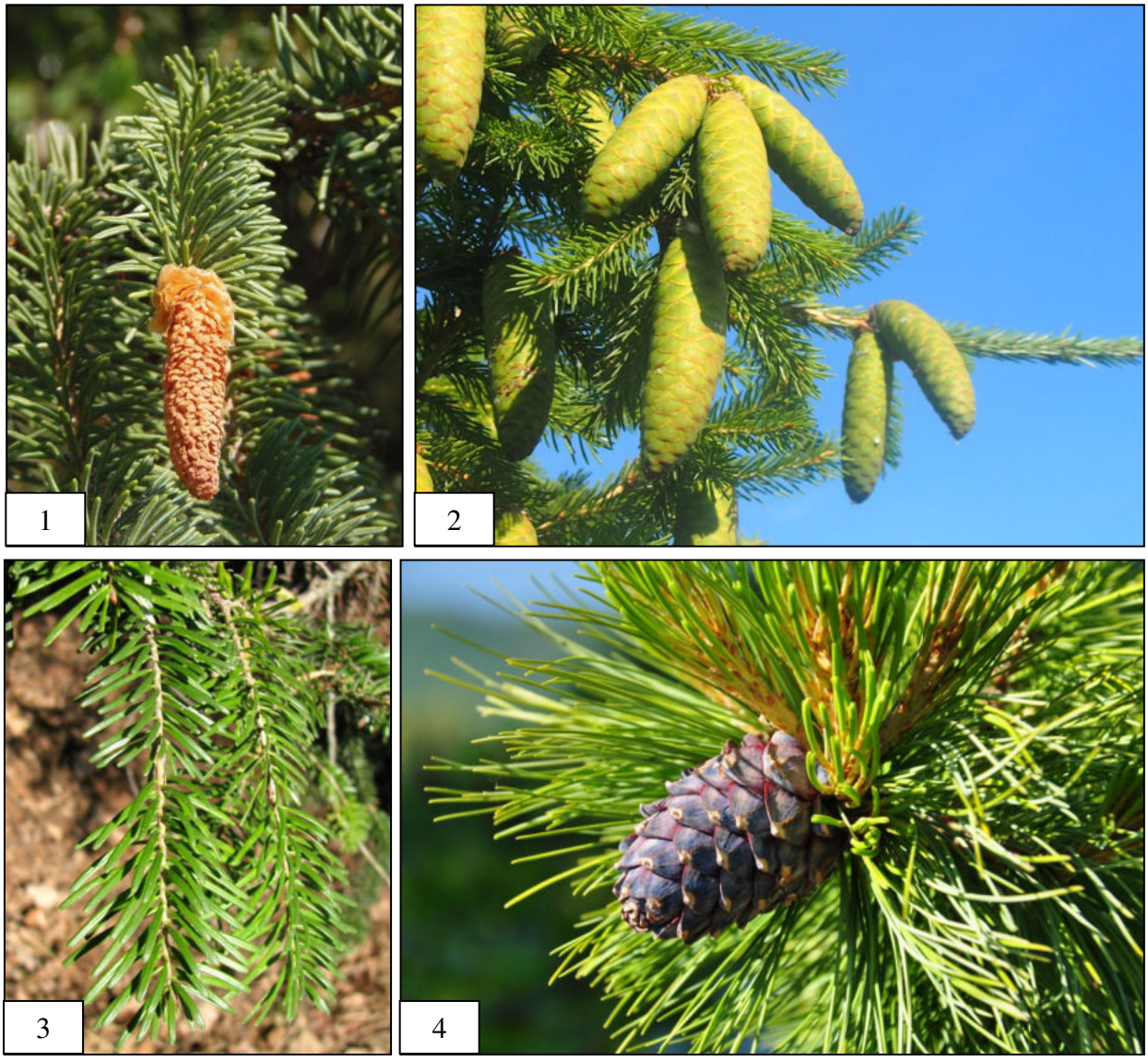

Рис. 82. Лесообразователи зональных темнохвойных лесов: 1 – ель европейская, 2 – ель сибирская, 3 – пихта сибирская, 4 – сосна сибирская

К востоку от Урала сибирская ель утрачивает эдификаторную роль и только на северной окраине в редколесьях делит господство с сибирской лиственницей. В таёжной зоне она выступает как самостоятельный лесообразователь лишь в поймах рек, а в зональных темнохвойных лесах сопутствует пихте и сибирскому кедру с небольшой долей участия в древостое.

По общему облику и составу растений нижних ярусов *западносибирская тайга* имеет много общего с европейской. Здесь также выражен характерный фитоклимат, определяющий широкое распространение мхов и таёжного мелкотравья из таких тенелюбов, как седмичник европейский, майник двулистный, линнея северная, папоротнички (Gymnocarpium dryopteris), среди кустарничков основная роль принадлежит бруснике, чернике, на севере — голубике, водянике, толокнянке (Arctostaphylos uva-ursi). Подлесок развит слабо, состоит из редких кустов рябины (Sorbus sibirica), шиповника (Rosa majalis, R. acicularis), караганы древовидной (Caragana arborescens), бузины (Sambucus sibirica), красной смородины (Ribes hispidulum), ив (Salix).

Традиционное разделение таёжной зоны, принятое для европейской территории, на подзоны южной, средней и северной тайги, применительно к Западной Сибири не вполне укладывается в рамки существующих закономерностей таёжной растительности. В целом, леса с доминированием пихты сибирской тяготеют к южной половине таёжной зоны, а с господством сибирского кедра — к ее северной части. Пихтовым лесам сопутствуют в основном травянистые растения, а кедровым — мхи и кустарнички. Поэтому в таёжной зоне Западной Сибири условно различают две подзоны: *мелкотравной пихтовой тайги*, по географическому положению соответствующей европейской южной тайге, и подзону *кустарничково-зеленомошной кедровой тайги*, аналогичную среднетаёжной подзоне. Место европейской северной тайги в Западной Сибири занимает елово-лиственничное редколесье.

Кроме зонального положения на равнине темнохвойные бореальные леса занимают определенное место в системе вертикальной поясности, будучи приурочены в горах Южной Сибири к среднегорьям. Особый интерес среди них представляют так называемые *черневые леса*, образующие в системе Алтае-Саянской горной страны пояс между 400–700 м над уровнем моря. Они имеют преимущественно смешанный осиново-пихтовый древостой и хорошо развитый травяной ярус, в котором кроме лесного крупнотравья (сныть, борец, живокость (Delphinium)) участвуют неморальные элементы — спутники широколиственных лесов (копытень европейский, двулепестник парижский (Circaea lutetiana), подмаренник душистый (Galium odoratum)), являющиеся здесь третичными реликтами. В довольно разнообразном по составу подлеске (рябина, калина (Viburnum opulus), жимолость (Lonicera), карагана) нередко присутствует липа — также реликт.

На восточной окраине России бореальные темнохвойные леса занимают относительно небольшое пространство вдоль южного побережья Охотского моря и на Сахалине (за исключением его южной оконечности). В типичной охотской тайге господствует аянская ель (Picea ajanensis), на юге к ней присоединяется пихта белокорая (Abies nephrolepis), на Сахалине — пихта сахалинская (A. sachalinensis).

Светлохвойные леса

Среди зональных бореальных формаций огромное место принадлежит лиственничным лесам из лиственницы даурской (Larix gmelinii) (рис. 26). Они сменяют темнохвойную тайгу в восточной половине Евразии — там, где при возрастающей континентальности климата годовое количество осадков падает до 200–300 мм, а годовые перепады температур по среднемесячным показателям достигают амплитуды в 50–60° при январских средних ниже -30 °С. Этому соответствует повсеместное распространение вечной мерзлоты, обусловливающей низкие температуры деятельного слоя почв.

Ареал же сибирской лиственницы (Larix sibirica) в значительной мере совпадает с областью климата, благоприятного для темнохвойных пород, с которыми лиственница не выдерживает конкуренции (рис. 83). Роль ее возрастает к востоку параллельно с уменьшением лесообразующего значения темнохвойных, которые близ границы своего распространения уступают первенство сибирской лиственнице. В предгорных и низкогорных районах южно-сибирских гор сибирская лиственница выступает как самостоятельный строитель светлых разреженных лесов с богатым злаковым или разнотравным травостоем и подлеском из жимолости, таволги (Spiraea) и других кустарников. Участвует последняя и в

северных редколесьях, где она делит господство с елью как в европейской части, так и в Западной Сибири.

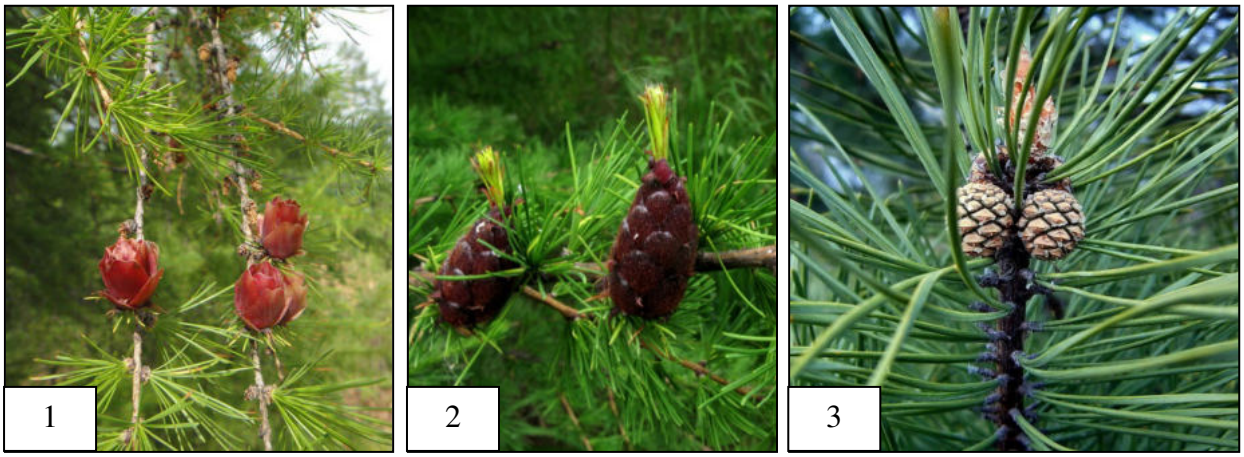

Рис. 83. Лесообразователи зональных светлохвойных лесов: 1 – лиственница даурская, 2 – лиственница сибирская, 3 – сосна лесная

Даурская лиственница, напротив, образует множество сообществ и на равнинах, и в горах, на заболоченных северных низинах, и в резко континентальном климате Якутии. Она поднимается до вертикального предела древесной растительности и образует ее северную границу в лесотундре.

Для древостоя коренных лиственничников характерна монодоминантность, полог ровный, ветви равномерно располагаются от вершины до нижней части стволов, нередко не оставляя места для других деревьев. В зависимости от густоты полога выражен ярус то крупных, то мелких кустарников или кустарничков. Мхи играют значительно меньшую роль, чем в темнохвойной тайге. Они обильны лишь на заболоченных почвах, зато для лишайников в светлых лиственничных лесах имеется благоприятная обстановка, и они образуют сплошные ковры всюду, где рост кустарников ограничен низкими температурами почвы и вечной мерзлотой.

В Забайкалье среди кустарников подлеска широкое распространение имеет рододендрон даурский (Rhododendron dauricum), кусты которого весной покрываются массой лилово-розовых цветков еще до образования листвы, создавая яркий аспект на фоне голого, не одетого хвоей лиственничного леса. Здесь же и особенно дальше к северо-востоку широко распространены лиственничники с кедровым стлаником (Pinus pumila).

За пределами ареала кедрового стланика в лиственничных лесах часто играют роль доминантов кустарникового яруса различные виды кустарниковых и карликовых берёзок, называемых в Сибири ерником. Особенно распространена береза тощая (Betula exilis), заменяющая к востоку от Енисея европейско-западносибирский вид Betula nana. На северо-востоке Сибири из ерников обычна береза растопыренная (B. divaricata), часто к ней присоединяется кедровый стланик.

Многочисленны ассоциации кустарничковых лиственничников с брусникой, голубикой, толокнянкой, багульником (Ledum palustre). На Крайнем Севере большие площади занимают ягельные лиственничники со сплошным лишайниковым ковром из кустистых кладоний.

Сосна обыкновенная (Pinus sylvestris) обладает низкой конкурентоспособностью по отношению к темнохвойным породам и играет роль лесообразующей породы только в неплакорных условиях (рис. 83). В пределах европейской части России и Западной Сибири она образует отдельные массивы на огромном пространстве от зоны предтундровых редколесий до южных степей, произрастая на песчаных почвах вдоль речных долин. Только в центре южной Сибири, в бассейне Ангары, сосна оказывается в оптимальных условиях, образуя здесь зону сосновых лесов.

Бореальные леса играют исключительную роль в лесной промышленности, здесь заготавливают приблизительно 70 % деловой древесины. В тайге сосредоточена большая часть запасов ягодных дикорастущих растений. В этой зоне находятся основные части ареалов многих лекарственных растений, например, брусники, черники, щитовника мужского (Dryopteris filix-mas), лапчатки прямостоячей (Potentilla erecta) и др.

Летнезеленые лиственные леса

Летнезеленые лиственные леса подразделяются на *широколиственные* и *мелколиственные*. Первые, как правило, являются зональными коренными растительными сообществами. Мелколиственные леса чаще всего являются производными, возникая на месте уничтоженных рубками или пожарами коренных лесов. Однако леса такого типа могут быть и первичными, зональными, растительными сообществами.

Широколиственные леса

Широколиственные леса развиваются в тех районах умеренного пояса, где климат достаточно тёплый и влажный. Средняя температура самого тёплого месяца достигает 15–20 °С, а иногда и больше. При этом не менее четырех летних месяцев имеют среднюю температуру выше 10 °С.

В России широколиственные леса встречаются в европейской части, где они, в виде клиновидно суживающейся полосы, доходят до Урала, и на Дальнем Востоке, на юге Приморского края. Широколиственные леса Европы более бедны древесными породами, чем леса такого же типа в Азии и Северной Америке, так как испытали на себе воздействие оледенения.

В европейской части России широколиственные леса представлены главным образом дубравами. Основной лесообразующей породой является дуб обыкновенный, или черешчатый (Quercus robur) (рис. 84).

Рис. 84. Широколиственный лес: 1 – дубрава, 2 – дуб черешчатый

Его мощные деревья с раскидистыми сильно ветвистыми кронами образуют относительно разреженный верхний ярус, что позволяет участвовать в древостое другим широколиственным породам; в лесу бывает до 5–7 ярусов; обычно хорошо развит подлесок из крупных кустарников и травяной ярус из высоких и низких трав.

Самым распространённым и постоянным спутником дуба является липа сердцелистная (Tilia cordata), обычны также клёны (Acer platanoides, A. tataricum), ясень обыкновенный (Fraxinus excelsior), в подлеске наиболее характерны орешник, или лещина (Corylus avellana), бересклет бородавчатый (Euonymus verrucosa), калина (Viburnum opulus), виды жимолости (Lonicera), боярышник (Crataegus) и др.

Травяной покров богат и разнообразен по составу, степень его развития зависит от степени освещённости под пологом кустарников. Там, где последние не слишком сомкнуты,

господствуют высокие травы, так называемое широкотравье (сныть обыкновенная), крупные папоротники (щитовник мужской) и злаки.

Характерно обилие весенних эфемероидов, которые начинают вегетацию до развёртывания листвы на деревьях, таких, как пролеска сибирская, или голубой подснежник (Scilla sibirica), чистяк (Ficaria verna), зеленчук жёлтый (Galeobdolon luteum), ветреницы (Anemonoides altaica, A. caerulea), хохлатки (Corydalis), гусиный лук (Gagea lutea). Весной, когда деревья и кустарники еще не оделись листвой и в лесу много света, цветущие эфемероиды часто образуют на почве красочный ковёр. Характерными растениями дубрав также являются осока волосистая (Carex pilosa), копытень европейский (Asarum europaeum), медуница неясная (Pulmonaria obscura), ландыш майский (Convallaria majalis), фиалка удивительная (Viola mirabilis), подмаренник душистый (Galium odoratum) и многие другие.

Засухоустойчивость дуба обыкновенного позволяет ему, продвигаясь к югу, образовывать лесостепные дубравы, в которых подлесок и травостой носят остепненный характер.

Широколиственные леса юга Приморского края характеризуются большим видовым богатством деревьев и кустарников (до 40 в одном сообществе), полидоминантностью и многоярусным расположением (до 13–14 ярусов). По сложности структуры и внешнему облику эти леса похожи на субтропические, что усугубляется присутствием древесных лиан из родов виноград (Vitis), лимонник (Schisandra), актинидия (Actinidia), достигающих толщины 15–20 см. К этому следует добавить присутствие на деревьях эпифитных папоротников.

Из древесных пород здесь встречаются виды дуба (Quercus mongolica), ясеня (Fraxinus mandshurica), липы (Tilia amurensis, T. mandshurica), клёна (Acer mandshuricum, A. ginnala, A. mono), ильма (Ulmus japonica), ореха (Juglans mandshurica) и др. Нередок феллодендрон, или амурский бархат (Phellodendron amurense), — третичный реликт. В подлеске широко распространены разнообразные кустарники из семейства аралиевых, аралия высокая (Aralia elata), элеутерококк колючий (Eleutherococcus senticosus), а также виды лещины, бересклета, жимолости и др.

Особенностью этих лесов является то, что помимо типичных неморальных лиственных деревьев почти повсеместно присутствуют близкие к ним экологически хвойные — корейский кедр (Pinus koraiensis) и пихта цельнолистная (Abies holophylla).

Мелколиственные леса

Мелколиственные леса образованы различными видами берёзы, ольхи (Alnus), а также осиной (Populus tremula). Самыми распространёнными эдификаторами в Евразии являются виды берёзы: б. повислая (Betula pendula) и отчасти б. пушистая (B. pubescens) (рис. 85). Благодаря высокой пластичности они быстро заселяют площади, освободившиеся на месте уничтоженных человеком хвойных лесов, образуя вторичные березняки. Вторичными являются в большинстве и осиновые леса, приуроченные к более тяжёлым и плодородным почвам.

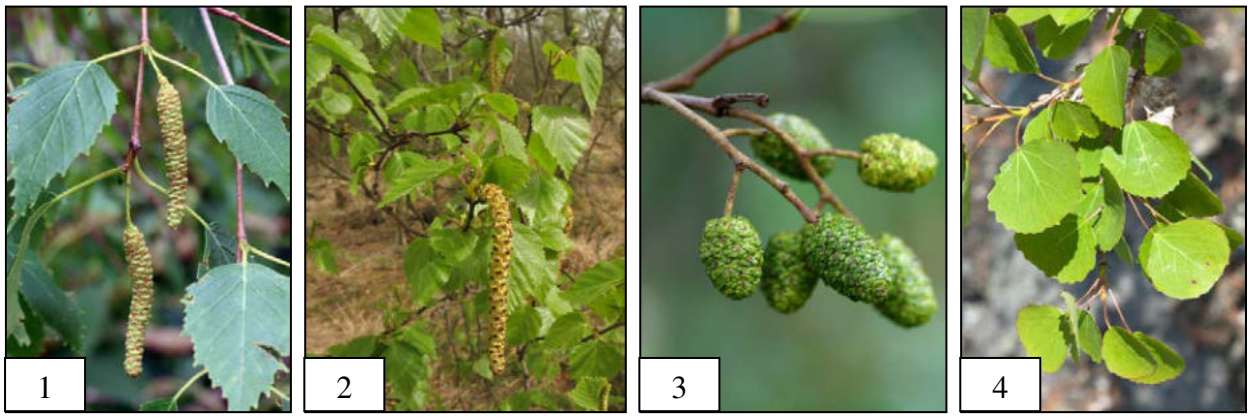

Рис. 85. Лесообразователи зональных мелколиственных лесов: 1 – берёза повислая, 2 – берёза пушистая, 3 – ольха клейкая, 4 – осина обыкновенная

Однако мелколиственные леса могут быть и первичными, зональными, растительными сообществами. Это, в первую очередь, полоса берёзовых лесов, протянувшаяся от Урала до бассейна Оби и представляющая как бы восточное продолжение широколиственной зоны Европы. К коренным сообществам относятся также леса из каменной березы (B. ermanii), встречающиеся на Камчатке, и леса из березы Шмидта (B. schmidtii), распространенные на Дальнем Востоке.

Степи

Степи представляют собой пространства с растительным покровом из более или менее ксерофильных травянистых растений. Степная растительность встречается в тех районах умеренного пояса, где лето сравнительно жаркое и сухое, а зима более или менее холодная. Климат характеризуется континентальностью и засушливостью. Количество выпадающих осадков меньше, чем испарение, поэтому на протяжении всего летнего периода растения испытывают недостаток влаги. Почвы степей, различные типы чернозёмов и каштановые почвы, отличаются высоким плодородием.

Основу растительного покрова обычно составляют дерновинные злаки, значительную роль играет разнотравье. Встречаются некоторые кустарники, но в небольшом количестве. Нередко присутствуют эфемеры и эфемероиды, которые развиваются в весеннее время, когда в почве достаточно влаги. Характерная особенность степей — отсутствие деревьев, которые не могут здесь расти из-за неблагоприятных условий водоснабжения.

Степная зона располагается к югу от лесной зоны в средней части материков и нигде не выходит к берегам океана. В России она образует довольно широкую полосу в европейской части и в Западной Сибири. В Восточной Сибири степи имеют лишь островное распространение.

По мере продвижения с севера на юг климат степной зоны становится все более засушливым, вследствие этого изменяется и растительный покров.

Лесостепь или луговая степь

Самая северная часть степной зоны образует подзону луговых степей, или лесостепь. Она характеризуется тем, что в ней травянистые фитоценозы сочетаются с небольшими лесными участками, образованными к западу от Урала дубом, а в Западной Сибири — берёзой. Лесостепь представляет переходную зону, в которой леса и степи занимают относительно равные позиции.

Луговые степи имеют довольно высокий и густой травяной покров, в котором преобладает разнотравье. По внешнему облику они напоминают луга. Типичными растениями луговых степей являются: лабазник обыкновенный (Filipendula vulgaris), шалфей луговой (Salvia pratensis), кострец береговой (Bromopsis riparia), овсец опушенный (Helictotrichon pubescens) и др. (рис. 86).

Настоящая степь

Далее к югу располагается подзона настоящих степей. Здесь резко возрастает роль узколистных дерновинных злаков. Господствуют типчак (Festuca valesiaca) и различные ковыли (Stipa salesskii, S. capillata). Среди разнотравья также преобладают более засухоустойчивые виды: вероника беловойлочная (Veronica incana), зопник колючий (Phlomis pungens), некоторые полыни (Artemisia glauca, A. austriaca) (рис. 87).

В настоящих степях выражена сезонность в вегетации; во время летней засухи растения переходят в состояние покоя, степь «выгорает», приобретая жёлто-бурый колорит; ранней весной цветут эфемеры и эфемероиды.

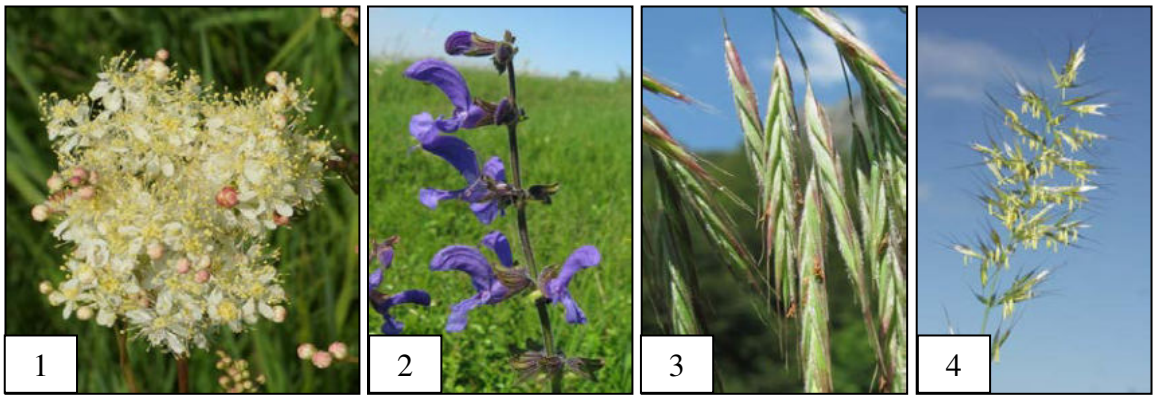

Рис. 86. Типичные растения луговых степей: 1 – лабазник обыкновенный, 2 – шалфей луговой, 3 – кострец береговой, 4 – овсец опушенный

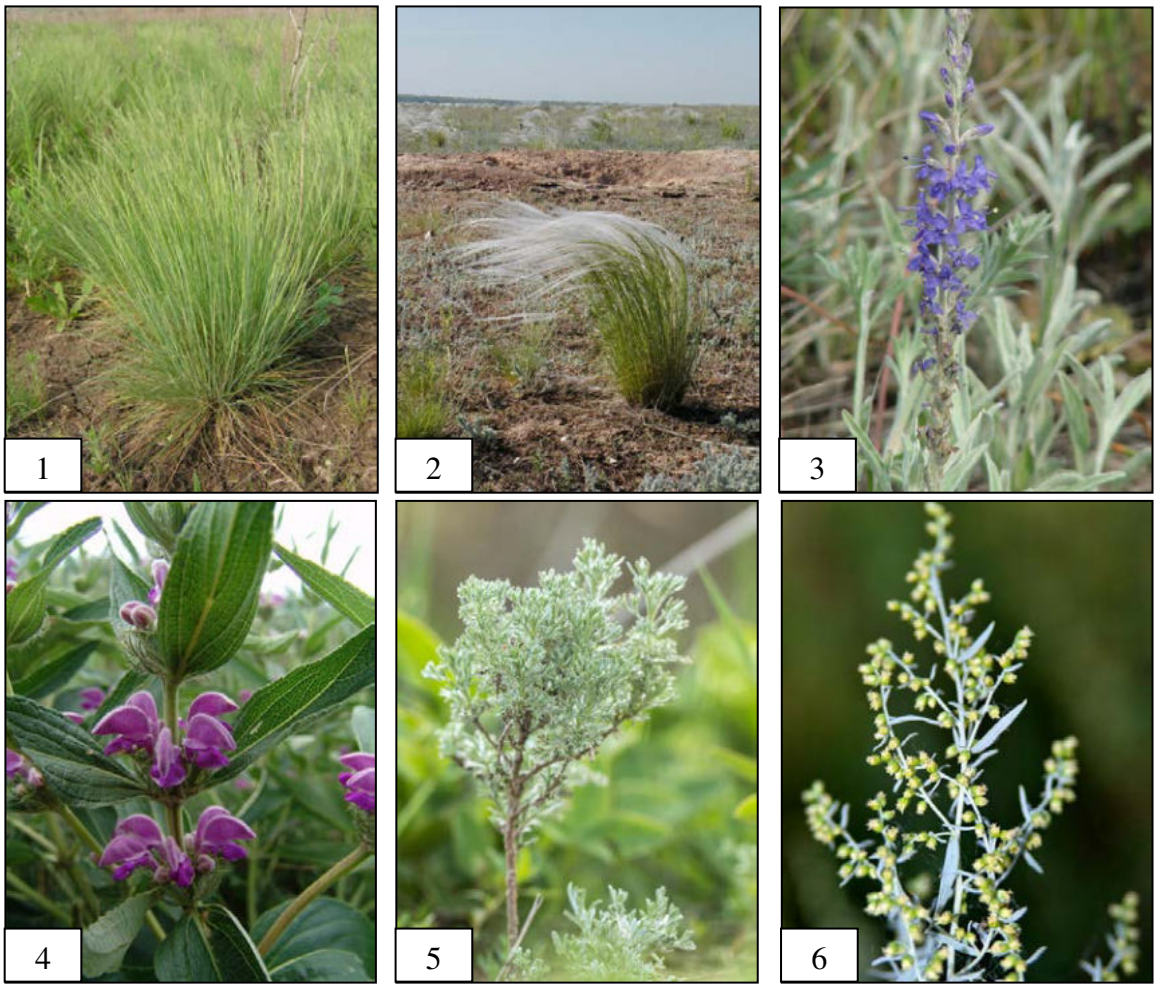

Рис. 87. Травянистые растения настоящих степей: 1 – овсяница валлисская, 2 – ковыль, 3 – вероника беловойлочная, 4 – зопник колючий, 5 – полынь австрийская, 6 – полынь сизая

Самой южной является подзона опустыненных ковыльно-типчаковых степей. Здесь абсолютно господствуют узколистные дерновинные злаки: типчак и ковыли. Разнотравья очень мало. Травяной покров разреженный и низкий. Все более заметную роль начинают играть полукустарниковые полыни (Artemisia frigida, A. incana), знаменующие приближение полупустыни (рис. 88).

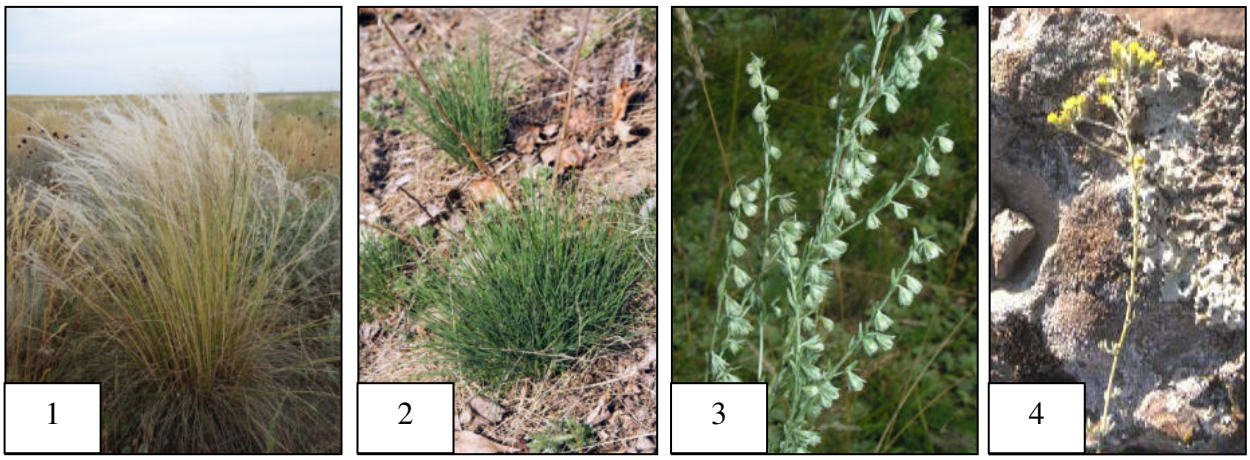

Рис. 88. Травянистые растения опустыненных ковыльно-типчаковых степей:
1 – ковыль, 2 – типчак, 3 – полынь холодная, 4 – полынь седая

Нителистниковые степи

Растительность островных степей Восточной Сибири, напротив, очень своеобразна. Здесь встречается, например, совершенно особый тип — нителистниковые степи, в которых основу растительного покрова составляют не злаки, а полукустарник — нителистник сибирский (Filifolium sibiricum) (рис. 89). Во флоре степей Восточной Сибири широко распространены монгольские элементы.

В настоящее время большая часть степей распахана и используется в качестве сельскохозяйственных угодий. В степной зоне произрастают многие лекарственные растения, например, горицвет весенний (Adonis vernalis), термопсис ланцетный (Thermopsis lanceolata), ромашка аптечная (Chamomilla recutita) и др. (рис. 89).

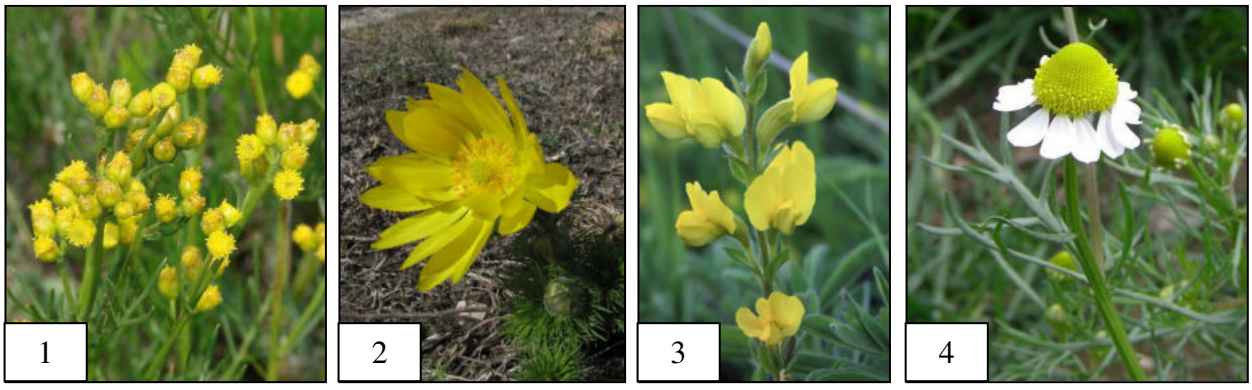

Рис. 89. Травянистые растения нителистниковых степей: 1 – нителистник сибирский,
2 – адонис весенний, 3 – термопсис ланцетный, 4 – ромашка аптечная

Полупустыни и пустыни

Полупустыни и пустыни распространены в районах с крайне засушливым, резко континентальным климатом. Количество осадков в 3–4 раза меньше, чем испарение. Лето исключительно жаркое, а зима более или менее морозная. Очень велики различия между низкими зимними и высокими летними температурами, а также колебания температуры в течение суток в летнее время. При сильном испарении почвенных растворов в верхних горизонтах почв накапливаются соли. Происходит засоление почв.

Характерная особенность растительного покрова *пустынь* — его сильная разрежённость. Растения располагаются на более или менее значительном расстоянии друг от друга и не смыкаются своими надземными частями.

В России полупустыни и пустыни находятся в Прикаспии и Восточном Предкавказье.

Полупустыни расположены на севере зоны и характеризуются переходными чертами от степей к пустыням. Здесь распространена разреженная полынно-злаковая растительность. Почвы содержат меньше гумуса и менее плодородны. Для растительного покрова характерна резко выраженная пятнистость. На песчаных почвах растительность напоминает степную (преобладают злаки), на суглинистых и глинистых — пустынную.

В направлении к югу климат становится все более засушливым, степные злаки исчезают из растительного покрова, полупустыни сменяются настоящими пустынями. Обычно различают две подзоны — *северных* и *южных пустынь*.

Северные пустыни

Северные пустыни характеризуются более или менее равномерным увлажнением на протяжении года, низкими зимними температурами, наличием снежного покрова зимой, хотя и маломощного и неустойчивого. Общая сумма осадков невелика — 160–250 мм в год, растения почти все время испытывают недостаток влаги.

Зональной здесь является растительность, развивающаяся на глинистых почвах, — полынные и полынно-солянковые пустынные сообщества. В пустыне этого типа господствуют полукустарники: различные виды полыни (Artemisia terrae-albae, A. incana) и безлистные и почти безлистные представители семейства маревых — биюргун (Anabasis salsa), кокпек (Atriplex cana), терескен (Krascheninnikovia) и др. (рис. 90) Внешний облик северной глинистой пустыни своеобразен: на желтовато-коричневом фоне разбросаны отдельные округлые приземистые «кусты» растений серовато-зеленой и зеленой окраски.

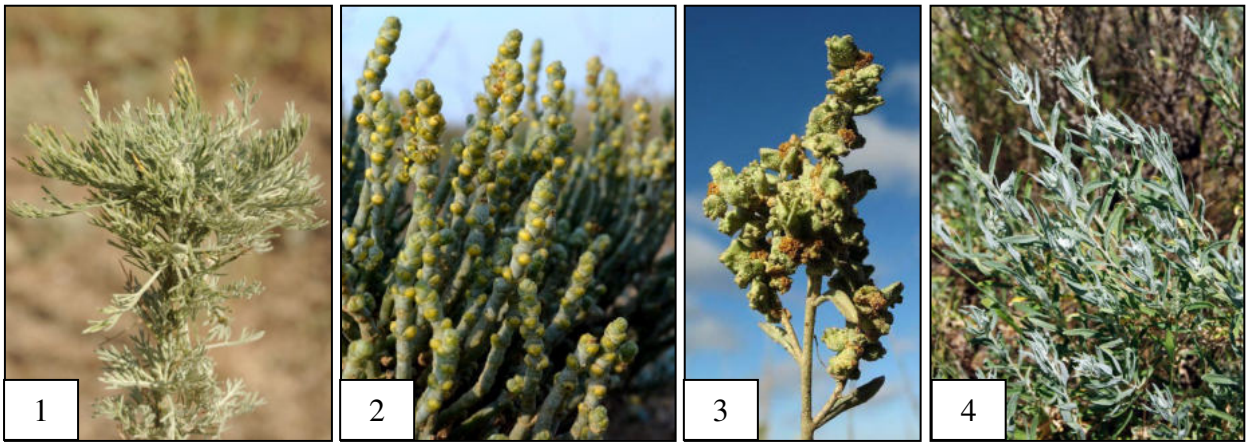

Рис. 90. Растения северных пустынь: 1 – полынь белоземельная, 2 – ежовник солончаковый, 3 – лебеда белая, 4 – крашенинниковия терескеновая

На засоленных почвах формируются солянковые сообщества, где доминируют виды солянок (Salsola), анабазиса (Anabasis) и другие галофиты.

Для северных пустынь характерно отсутствие или незначительное участие в растительном покрове эфемеров и эфемероидов.

На сильно засоленных влажных почвах формируются эдафически обусловленные солончаковые пустыни. Здесь господствуют суккулентные галофиты из семейства маревых: сарсазан (Halocnemum strobilaceum), солерос (Salicornia europaea), виды сведы (Suaeda), черный саксаул (Haloxylon aphyllum) — веткопадный безлистный крупный кустарник или деревце высотой до 6–8 м (рис. 91).

Рис. 91. Растения солончаковых пустынь: 1 – сарсазан шишковатый, 2 – солерос европейский, 3 – саксаул чёрный

Южные пустыни

Подзона южных пустынь расположена за пределами России, на территории Средней Азии. Климат здесь более тёплый, зима относительно мягкая, солнечная, большей частью бесснежная. Осадков немного (60–200 мм), причем около половины их годового количества выпадает весной. Лето очень жаркое и сухое, засуха продолжается 3–4 месяца.

Эфемеровые пустыни

Зональными здесь являются эфемеровые пустыни, растительность которых образована почти исключительно травянистыми многолетниками — эфемероидами. Внешний облик такой пустыни резко меняется по сезонам. Весной, когда в почве много влаги, пустыня представляет собой сплошной зелёный газон с густым, но низким травяным покровом. К лету надземная часть растений полностью отмирает, остаётся только голая поверхность глинистой почвы, твёрдая и сухая.

Песчаные пустыни

Наибольшее распространение в южной подзоне пустынь имеют песчаные пустыни. Они наиболее благоприятны для жизни растений. Здесь господствуют высокие кустарники и небольшие деревья: джузгун (Calligonum), песчаная акация (Ammodendron conollyi), черкез (Salsola richteri), белый саксаул (Haloxylon persicum) и др. (рис. 92).

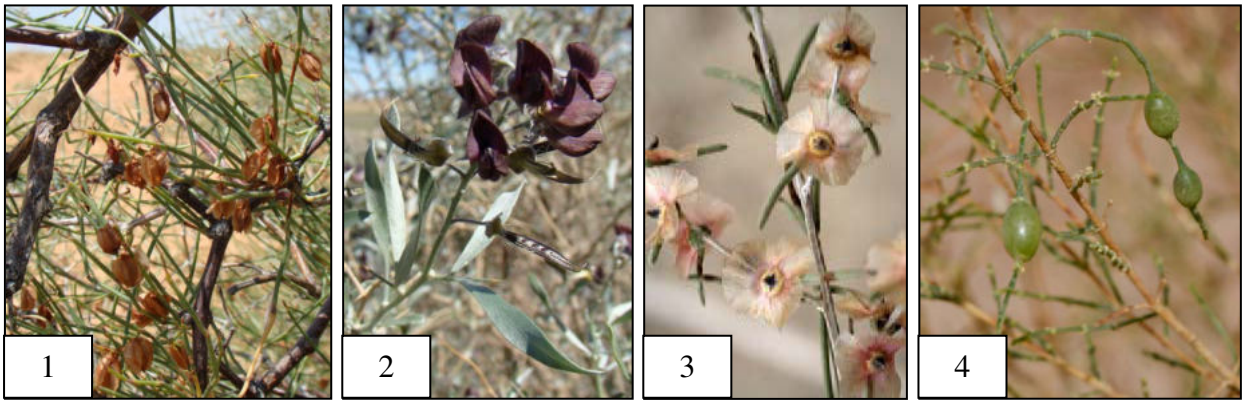

Рис. 92. Высокие кустарники и небольшие деревья песчаных пустынь: 1 – жузгун безлистный, 2 – песчаная акация двулистная, 3 – солянка Рихтера, 4 – саксаул белый

Пустыни и полупустыни служат естественными пастбищами для многих видов домашних животных. Из лекарственных растений здесь заготавливают солодку гладкую (Glycyrrhiza glabra), цитварную полынь (Artemisia cina), анабазис безлистный (Anabasis aphylla), гармалу (Peganum harmala) и др.

Интразональные растительные сообщества

Помимо зональной растительности, в России широкое распространение имеют интразональные растительные сообщества – *луга* и болота.

Луга

К лугам относят растительные сообщества, образованные в основном многолетними мезофильными травами, растущими в течение всего вегетационного периода без летнего перерыва.

По происхождению луга подразделяются на *естественные* (природные) и *искусственные* (сеяные). Естественные луга бывают первичными и вторичными. *Первичные естественные луга* возникают в наиболее благоприятных для луговых трав климатических и почвенных условиях, например, на длительно заливаемых поймах рек, на морских побережьях, в некоторых высокогорьях. *Вторичные природные луга* формируются в результате деятельности человека за счет заселения луговыми травами вырубок, гарей, осушённых болот и т. д.

По положению в рельефе различают луга *материковые*, *пойменные* и *горные*.

Материковые луга располагаются на равнинных междуречьях. Они подразделяются на *суходольные луга*, занимающие повышенные участки, увлажняемые только атмосферными осадками, и *низинные луга*, приуроченные к понижениям рельефа и увлажняемые не только атмосферными осадками, но и близко расположенными к поверхности почвы грунтовыми водами.

Пойменные луга формируются на заливаемых полыми водами днищах речных долин, называемых речными поймами.

Горные луга наиболее характерны для высокогорных районов с влажным и достаточно мягким климатом, где они нередко образуют особые пояса растительности (альпийский и субальпийский).

По видовому составу и структуре луга, как тип растительности, подразделяются на:

1) *настоящие луга*, образованные типичными мезофитами;
2) *остепненные луга*, объединяющие фитоценозы с господством засухоустойчивых мезофитов;
3) *болотистые луга*, образованные в основном относительно влаголюбивыми мезофитами.

Доминантами луговых сообществ часто являются злаки: кострец безостый (Bromopsis inermis), пырей ползучий (Elytrigia repens), мятлик луговой (Poa pratensis), овсяница луговая (Festuca pratensis), ежа сборная (Dactylis glomerata), щучка дернистая (Deschampsia caespitosa) и др. Часто встречаются бобовые: виды клевера (Trifolium), люцерна серповидная (Medicago falcata), горошек мышиный (Vicia cracca), чина луговая (Lathyrus pratensis) и др. (рис. 93).

Луга являются ценными кормовыми угодьями, используемыми в качестве сенокосов и пастбищ. Из лекарственных растений на лугах заготавливают кровохлёбку лекарственную (Sanguisorba officinalis) и змеевик большой (Bistorta major).

Болота

Болотами называют территории, характеризующиеся избыточно увлажнённой почвой. Для болот характерны отсутствие кислорода в почвенной влаге и специфические почвенные процессы, в том числе накопление торфа. На болотах развивается особая болотная растительность.

В зависимости от обеспеченности элементами минерального питания различают три основных типа болот: *верховые*, *низинные* и *переходные*.

Верховые болота

Верховые болота отличаются крайней бедностью почвы питательными веществами, доступными для растений. Растительный покров здесь развивается на более или менее мощном (1–10 м) слое торфа, который сильно насыщен водой и содержит мало минеральных веществ. Болота этого типа увлажняются только за счет атмосферных осадков (рис. 94).

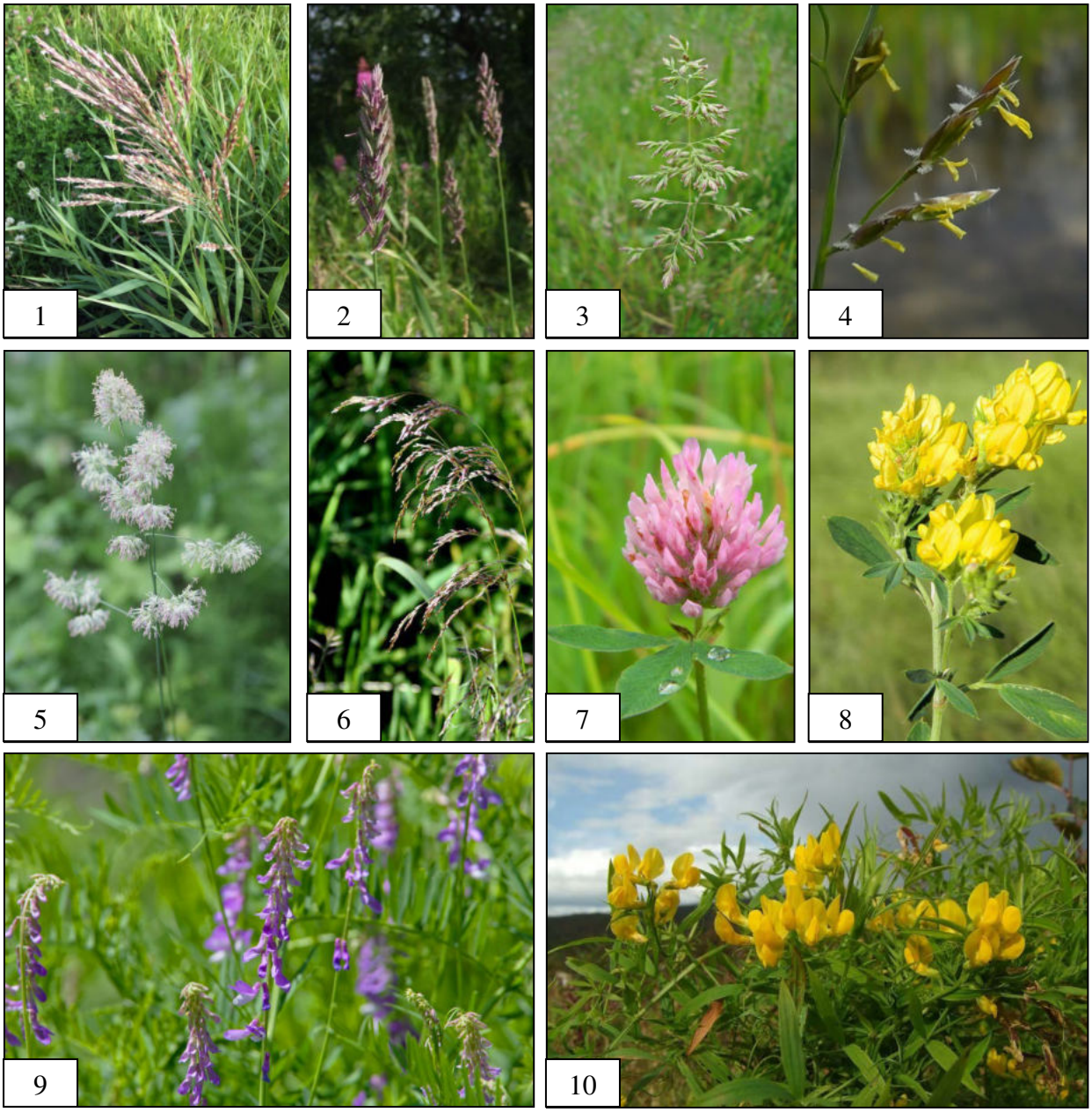

Рис. 93. Травянистые растения луговых сообществ: 1 – кострец безостый , 2 – пырей ползучий, 3 – мятлик луговой, 4 – овсяница луговая, 5 – ежа сборная, 6 – щучка дернистая, 7 – клевер луговой, 8 – люцерна серповидная, 9 – горошек мышиный, 10 – чина луговая

Характерная особенность верховых болот — сплошной ковёр сфагновых мхов. Обязательно присутствуют болотные кустарнички — багульник (Ledum palustre), подбел обыкновенный (Andromeda polifolia), болотный мирт (Chamaedaphne calyculata) и виды клюквы (Oxycoccus palustris и O. microcarpus) (рис. 95).

Рис. 94. Верховое болото

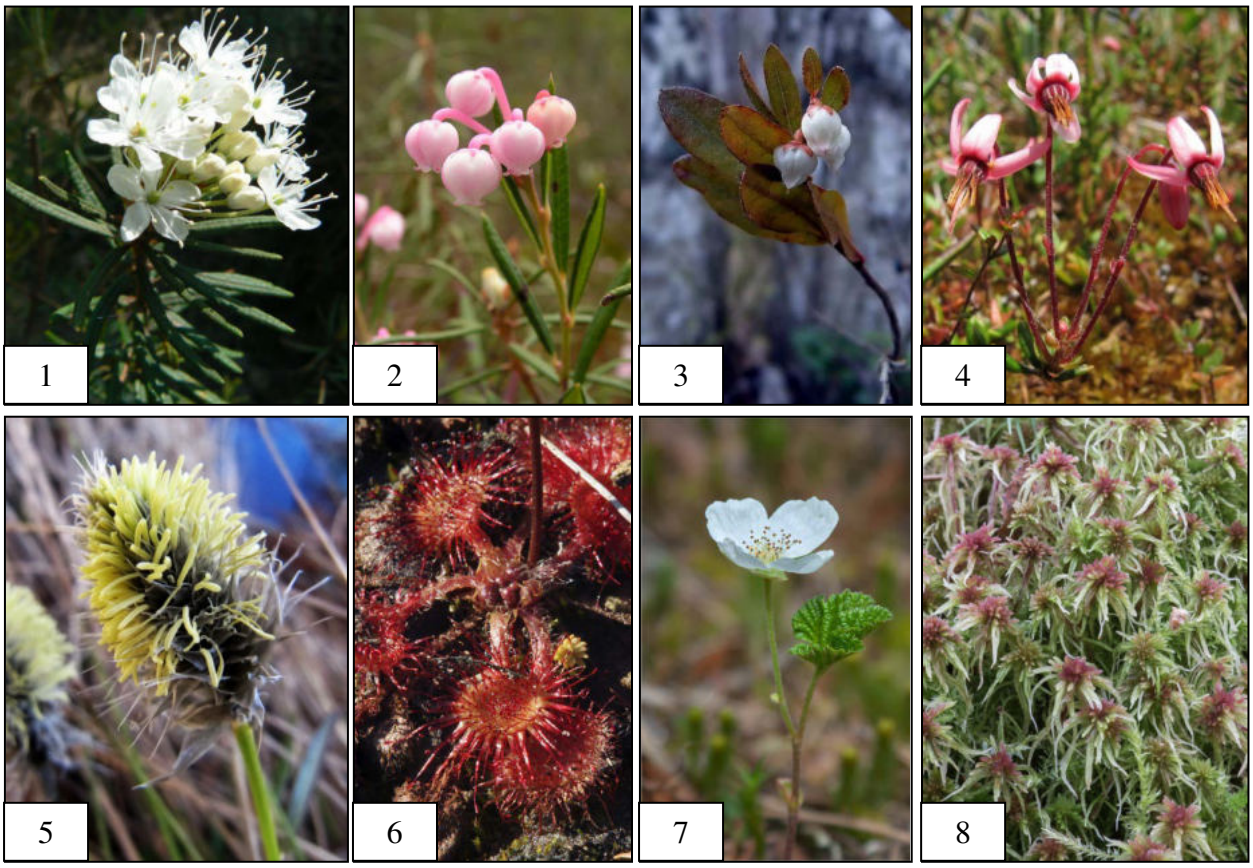

Рис. 95. Растения верховых болот: 1 – багульник болотный, 2 – подбел обыкновенный, 3 – болотный мирт обыкновенный, 4 – клюква болотная, 5 – пушица влагалищная, 6 – Росянка круглолистная, 7 – морошка, 8 – сфагнум Руссова

Из травянистых растений обычны пушица влагалищная (Eriophorum vaginatum), насекомоядное растение росянка (Drosera rotundifolia, D. anglica) и морошка (Rubus chamaemorus). На верховых болотах обыкновенны низкорослые (2–5 м высотой) формы сосны обыкновенной (рис. 95).

Верховые болота приурочены главным образом к таёжной полосе, где количество выпадающих осадков больше, чем испарение.

Низинные болота

Низинные болота питаются грунтовыми водами, которые более или менее минерализованы. Поэтому почва низинных болот богата минеральными питательными веществами (рис. 96).

Видовой состав низинных болот несравненно богаче, чем на верховых болотах. На почве часто развит покров из зелёных гипновых мхов.

Рис. 96. Низинное болото

Особенно много травянистых растений, образующих густые заросли. Это такие растения, как тростник обыкновенный (Phragmites australis), некоторые осоки (Carex lasiocarpa, C. vesicaria), сабельник болотный (Comarum palustre), вахта трёхлистная (Menyanthes trifoliata), белокрыльник болотный (Calla palustris), хвощи (Equisetum palustre, E. fluviatile) и др. (рис. 97).

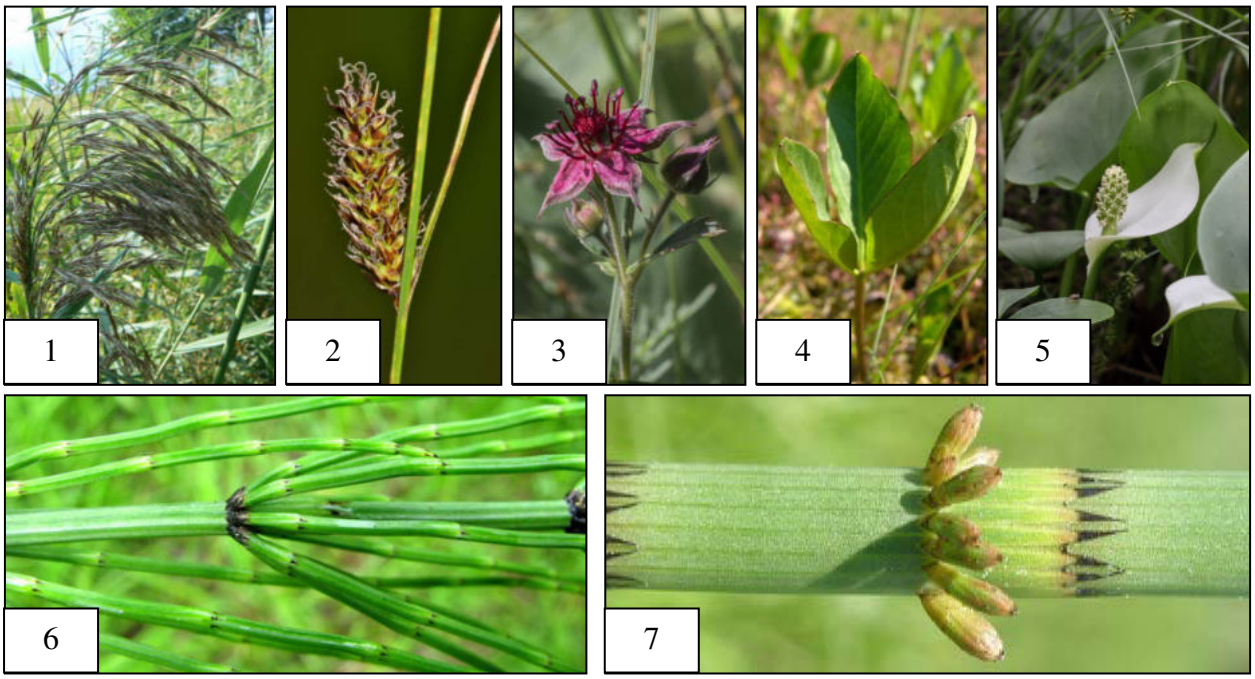

Рис. 97. Растения низинных болот: 1 – тростник обыкновенный, 2 – осока волосистоплодная, 3 – сабельник болотный, 4 – белокрыльник болотный, 5 – хвощ болотный, 6 – хвощ приречный

Из кустарников на низинных болотах встречаются различные виды ивы (Salix pentandra, S. rosmarinifolia), спирея иволистная (Spiraea salicifolia), карликовые берёзки. Встречаются различные деревья: сосна, береза, чёрная ольха (Alnus glutinosa), сибирский кедр (Pinus sibirica) (рис. 98).

Низинные болота встречаются почти повсеместно от арктических тундр до степей.

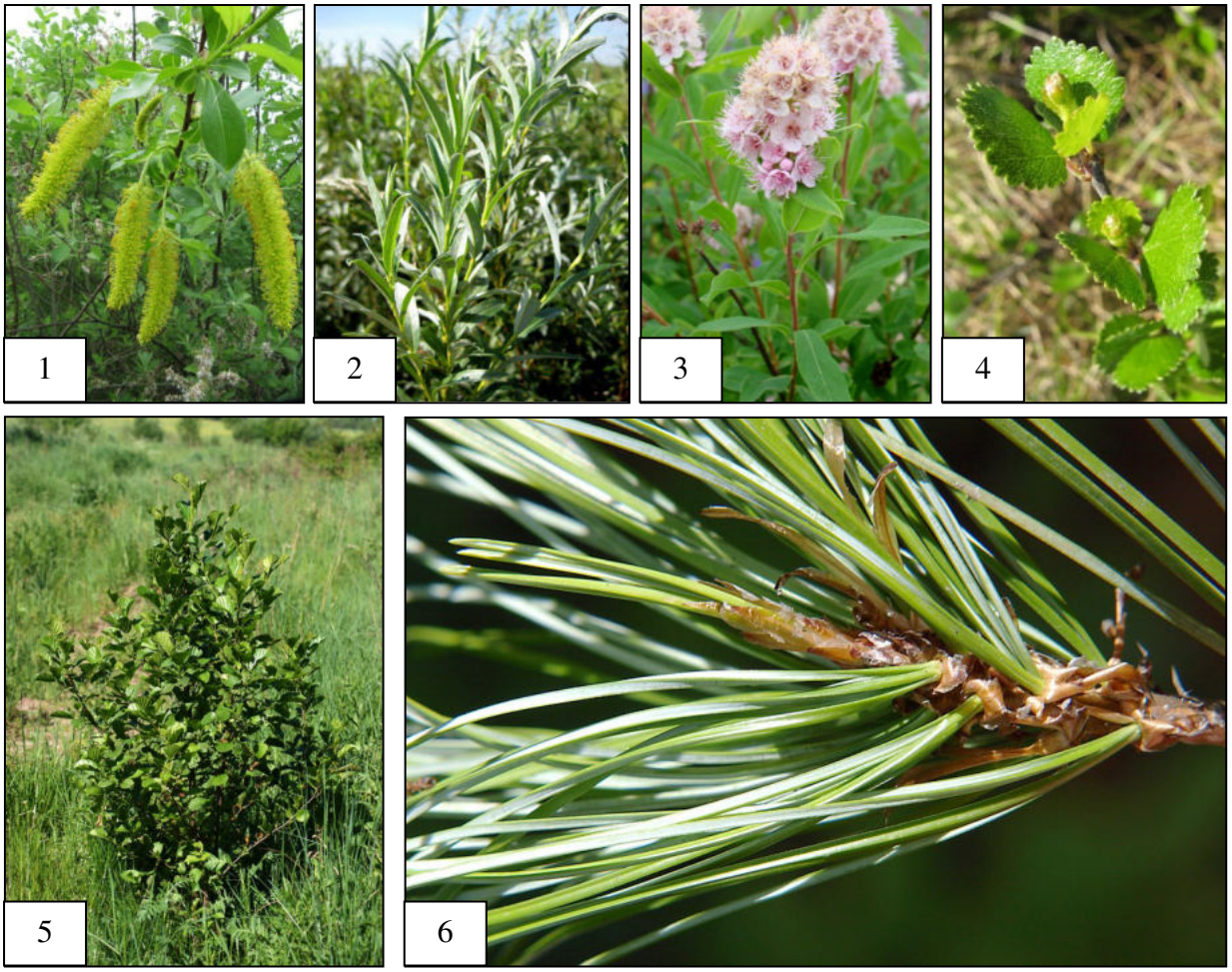

Рис. 98. Кустарники низинных болот: 1 – ива пятитычинковая, 2 – ива розмаринолистная, 3 – спирея иволистная, 4 – берёза карликовая, 5 – ольха чёрная, 6 – кедр сибирский

Переходные болота

Болота третьего типа, переходные, по богатству почвы занимают промежуточное положение между верховыми и низинными. Их растительность также носит переходный характер. Нередко развит покров сфагновых мхов, а на его фоне встречаются растения, свойственные низинным болотам.

Болота в нашей стране занимают значительную территорию, особенно большая заболоченность характерна для Западной Сибири, Карелии, низменностей Приамурья. Из лекарственных растений, произрастающих преимущественно на болотах, можно отметить багульник болотный, вахту трёхлистную, клюкву и др. (рис. 99).

Рис. 99. Переходное болото

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Назовите тип карты с нанесёнными на нее точками-местонахождениями растений.
2. Назовите основные формы сплошных ареалов.
3. Охарактеризуйте основные типы эндемизма.
4. Назовите географические элементы флоры России.
5. Охарактеризуйте флористические царства Земного шара.
6. Охарактеризуйте конституционную и пространственную структуру фитоценоза.
7. Перечислите единицы классификации растительных сообществ.
8. Назовите растительные зоны России.
9. Охарактеризуйте интразональные растительные сообщества.
10. Охарактеризуйте летнезеленые лиственные леса.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите **один** правильный ответ.

1. Область географического распространения систематической единицы – это

1) ареал
2) фитоценоз
3) ценопопуляция
4) биотоп

2. Карты с нанесёнными на них точками-местонахождениями отдельных растений, относящихся к изучаемому виду, называют

1) точечными картами ареалов
2) точечно-контурными картами ареалов
3) контурно-штриховыми картами ареалов
4) эпифитами

3. Совокупность видов растений, обитающих на определённой территории, называют

1) флорой
2) ценопопуляцией
3) биогеоценозом
4) биоценозом

4. Виды растений, входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох, называют

1) реликтами
2) гелиофитами
3) ассектаторами
4) эврихорами

5. Растительная зона России, простирающаяся непрерывной широкой полосой от Карелии на западе до Чукотки на востоке и располагающаяся южнее зона тундр – это

1) зона хвойных лесов
2) зона тундр
3) зона арктических пустынь
4) зона летне-зелёных лиственных лесов

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Номер задания	Номер ответа
1	1
2	1
3	1
4	1
5	1

Список литературы

1. Положий А.В., Прокопьев Е.П., Львов Ю.А. Введение к изучению растительного покрова лесной зоны Западной Сибири. – Томск: Издательство Томского университета, 1995. – 95 с.

2. Прокопьев Е.П. Введение в геоботанику. – Томск: Издательство Томского университета, 1997. – 162 с.

3. Прокопьев Е.П. Экология растений. – Томск: Издательство Томского университета, 1995. – 452 с.

4. Барабанов Е.И., Зайчикова С.Г. Ботаника: учебник. – 2-е изд., испр. и доп. – Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2020. – 592 с.

Учебное издание

Надежда Валентиновна Исайкина
Валерия Юрьевна Андреева
Мария Сергеевна Ларькина
Михаил Валерьевич Белоусов

Основы экологии растений

учебное пособие

Редактор Е.В. Антошина
Технический редактор И.Г. Забоенкова
Обложка В.Ю. Андреева

Издательство СибГМУ
634050, г. Томск, пр. Ленина, 107
тел. +7 (3822) 901–101, доб. 1760
E-mail: izdatelstvo@ssmu.ru

Подписано в печать 23.12.2024 г.
Формат $60x84_{1/8}$. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Гарнитура «Times». Печ. л.14,3. Авт. л. 5,8
Тираж 50 экз. Заказ № 1

Отпечатано в Издательстве СибГМУ
634050, Томск, ул. Московский тракт, 2
E-mail: lab.poligrafii@ssmu.ru