

Лекции 8-9. БИОГЕОЦЕНОЗЫ И ЕГО КОМПОНЕНТЫ. ПОНЯТИЕ, СТРУКТУРА. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ.

Литература

Коробкин В.И., Передельский Л.В. Экология. Ростов на Дону: феникс, 2005. 576 с. (Высшее образование)

Степановских А.С. Биологическая экология. Теория и практика: учебник для студентов вузов, обучающихся по экологическим специальностям. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2009. 791 с.

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

ВОПРОСЫ

Лекция 8

1. Понятие о биогеоценозе
2. Компонентный состав БГЦ
3. Фитоценозы – главный компонент биогеоценоза
4. Определение понятия "фитоценоз"
5. Структура фитоценоза
 - 5.1. Видовая структура
 - количественные показатели видовой структуры
 - как правильно описать флористический состав фитоценоза?
 - жизненность вида
 - 5.2. Пространственная, или морфологическая структура биоценоза
 - вертикальная неоднородность
 - горизонтальная неоднородность

Лекция 9

6. Полевые методы изучения биогеоценозов
 - методика закладки пробных площадей
 - методика описания ярусов
 - методика выявления флористического состава
7. Диагностические признаки фитоценозов для отнесения к определенной ассоциации

ВВЕДЕНИЕ

В одной из первых лекций была рассмотрена концепция *уровней организации жизни* (биологический спектр). Главные уровни организации жизни: ген, клетка, орган, организм, популяция, сообщество (биоценоз). Или соответственно (по Ю. Одуму, 1975):

- 1) **Генный, или молекулярный**
- 2) **Клеточный и тканевый уровни**
- 3) **Органный**

4) **Организменный**

5) **Популяционно-видовой** промежуточный между "организменным" и "надорганизменным" уровнями.

6) **Экосистемный, биогеоценотический** изучаются взаимоотношения в надорганизменных системах в пределах биогеоценоза, экосистемы (между популяциями, группировками, организмами внутри БГЦ).

7) **Биосферный** самый высокий, рассматривается взаимоотношения между собой макроэкосистем, биогеоценозов (лестепь, лес-болото, лес-тундра и др.), изучаются закон круговорота веществ, энергии в глобальном аспекте.

Общая экология изучает последние три уровня биологической организации от организма до экосистем.

Почему начиная с организменного? Потому, что он первый, который **может существовать самостоятельно!** Вне организмов жизнь не проявляется.

- - главным предметом исследования при экосистемном подходе в экологии становятся процессы трансформации вещества и энергии между биотой и физической средой, т. е. процессы материально-энергетического обмена в экосистеме в целом. Он же – взаимоотношения живых организмов (особей) между собой и со средой обитания на популяционно-биоценотическом уровне и уровнях биологических систем еще более высокого ранга (биогеоценозов и биосферы).

- - основным объектом изучения является экосистема.

Экосистема ранга биогеоценоза в общей экологии считается наиважнейшей единицей, а организм или вид – наименьшей единицей, но тоже относится к важным объектам.

Почему же столь важно и так необходимо изучение природы на уровне экосистем, и в первую очередь биогеоценозов? Потому, что, зная законы формирования и функционирования экосистем, можно предвидеть и предупредить их разрушение в результате воздействия на них негативных факторов, предусмотреть охранные мероприятия и в итоге сохранить среду обитания человека, как вида.

1. Понятие о биогеоценозе

Термин «биогеоценоз» был предложен академиком В. Н. Сукачевым в конце 30-х гг. применительно к лесным экосистемам.

Определение биогеоценоза по В.Н.Сукачеву (1964: 23) считается классическим - «... это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществ и энергией: между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении и развитии ...".

В переводе на простой язык **"Биогеоценоз это вся совокупность видов и вся совокупность факторов среды, определяющих существование данной экосистемы с учетом неизбежного антропогенного воздействия"**. Последнее добавление с учетом неизбежного антропогенного воздействия дань современности. Во времена В.Н. Сукачева не было необходимости относить антропогенный фактор к основным средообразующим, каковым он является сейчас. Но и тогда было понятно, что компоненты **биогеоценоза** не просто существуют рядом, а активно взаимодействуют между собой (рис. 1).

2. Компонентный состав БГЦ

Биоценоз, или биологическое сообщество совокупность совместно обитающих трех компонентов: растительности, животных и микроорганизмов.

В природе не существует одновидовых группировок и поселений, и в биоценозах мы обычно имеем дело с группировками, состоящими из многих видов. Биоценозы, как форма организации живого вещества, складывается на протяжении достаточно длительного времени и потому характеризуется достаточно устоявшейся структурной организацией

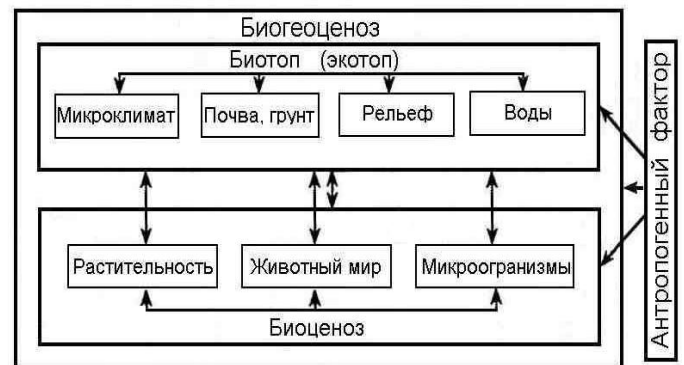


Рис. 1. Схема биогеоценоза (по Г. А. Новикову,

входящих в него организмов стабильностью.

Главными свойствами биоценозов является способность продуцировать живое вещество, обладать саморегуляцией и самовоспроизводимостью.

Размеры биоценоза зависят от величины территории с *однородными абиотическими свойствами, т. е. биотопа.*

Биотоп это некое "географическое" пространство место жизни биоценоза, которое более привычно называть *экотопом*.

Экотоп образуют *почва* с характерной подпочвой, с лесной подстилкой, а также с тем или иным количеством перегноя (гумуса), и *атмосфера* с определенной величиной солнечной радиации, с тем или иным количеством свободной влаги, с характерным содержанием в воздухе углекислоты, различных примесей, аэрозолей и т.п., в водных биогеоценозах вместо атмосферы – *вода*.

Из всех компонентов биотопа ближе всего к биогенной составляющей части биогеоценоза стоит почва, поскольку ее происхождение напрямую связано с живым веществом. **Органическое вещество в почве – это продукт жизнедеятельности биоценоза на разных стадиях трансформации.**

Сообщество организмов ограничено биотопом (в случае с устрицами границами отмели) с самого начала существования. Биоценоз и биотоп функционируют в непрерывном единстве.

Наука о биогеоценозах – *биогеоценология*. Она занимается проблемами взаимодействия живых организмов между собой и с окружающей их абиотической, т.е. неживой, средой.

Биогеоценология это одно из направлений общей экологии, соответствующее *экосистемному*, или *биогеоценолотическому*, уровню организации жизни (биологическому спектру).

3. Фитоценозы – главный компонент биогеоценоза

Каждый компонент биоценоза, как и биогеоценоза, может быть объектом внимания с экологической точки зрения, ему можно посвятить не только специальный курс лекций, но и всю свою творческую жизнь.

Главная, узловая подсистема биogeоценозов – фитоценозы.

Фитоценозы являются:

- 1) главными приемниками и трансформаторами солнечной энергии,
- 2) главными поставщиками продукции в биogeоценозе,
- 3) в их структуре объективно отражаются процессы образования и преобразования основы жизни на планете – органического вещества, и вообще все процессы, протекающие в биogeоценозе.
- 4) при этом они легко доступны для изучения непосредственно в природе,
- 5) для них на протяжении нескольких десятков лет разработаны и разрабатываются эффективные полевые методы исследований и методы камеральной обработки фактических материалов.

Именно основное внимание нами будет уделено фитоценозу и методам его изучения. Тем более, что многие закономерности, свойственные фитоценозу, распространяются и на зооценоз и микроорганизмы.

4. Определение понятия "фитоценоз"

Первое определение растительного сообщества было дано Г.Ф. Морозовым (1904) для леса, а затем распространено В.Н. Сукачевым (1908) на все растительные сообщества. Фитоценоз, как и биogeоценоз, следует понимать как географическое явление, а именно – каждый наземный фитоценоз занимает определенную территорию со свойственными ей гидрологическим режимом, микрорельефом, микроклиматом, почвами.

В. Н. Сукачев (1956) дает следующее определение фитоценоза: *"...Фитоценоз, или растительное сообщество, – совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории, характеризующаяся определенным составом, строением, сложением и взаимоотношениями растений как друг с другом, так и с условиями среды. Характер этих взаимоотношений определяется, с одной стороны, жизненными, иначе, экологическими свойствами растений, с другой стороны, свойствами местообитания, т. е. характером климата, почвы и влиянием человека и животных..."*.

ПРИМЕР. Широколиственно-липовый с лиановой растительностью лещиновый разнотравный фитоценоз в средней части склона сев.-сев.-вост. экспозиции (высотные отметки 250-300 м н.ур.м.; крутизна склона в среднем составляет 15-20°).

Древостой состоит из 2-х ярусов. Для него характерны очень высокая сомкнутость крон – 0,97, Деревья смыкаются кронами и под их пологом царит полумрак. Первый ярус образован дубом монгольским, липами амурской и маньчжурской, орехом маньчжурским, единичными старыми деревьями берёзы чёрной и клёна мелколистного.

Большая часть лип представлена стройными полнодревесными деревьями с гладкими стволами. Средние таксационные показатели деревьев 1-ого яруса: Дср 18-20 см, Нср – 17-18 м. В хорошо выраженном втором ярусе преобладают липа – в основном более молодые, чем в верхнем ярусе, и отставшие в росте деревья, клён мелколистный. Незначительна примесь ильма горного, маакии амурской, граба сердцелистного; единичны диморфант, клён ложнозибольдов и мелкоплодник. Кроме того, в него "проникают" трескун, бересклет Максимовича, основная масса особей которых сосредоточена в подлеске.

Дальнейшее существование любого леса обеспечивается возобновлением видов материнского древостоя. Подрост в количестве 8,6 тыс. экз./га представлен всеми видами древостоя. В его видовом составе доминирует клен мелколистный, в самосеве единичны особи темнохвойной породы – пихты цельнолистной (*Abies holophylla*). Распределение подроста по площади – равномерно-групповое (клен, липа, трескун) и одиночными особями (ильм, орех, маакия и др.).

Подлесок густой, в нем доминирует лещина маньчжурская, обычны чубушник, элеутерококк, реже встречается большими кустами смородина Максимовича, жимолость раннецветущая, единичны бересклеты большекрылый и малоцветковый, клён зеленокорый. Редко группами растёт калина буреинская и, как правило, вместе с ней – одиночные побеги барбариса амурского.

Из-за высокой сомкнутости древесно-кустарниковых ярусов травостой разрежен. Кроме лесного мака весеннего в нем доминируют василисник клубненосный, осоки: уссурийская, возвратившаяся, длинноносая, звездчатка Бунге, подмаренник даурский, папоротники. Как и в древостое, в травостое можно выделить может яруса. Верхний, высотой до 1 м, образуют растущие повсеместно виды *крупнотравья*: пион горный, клопогон даурский, дудник даурский и амурский, воронец заострённый, подлесник красноцветковый, лилия двурядная; единичны волжанка азиатская и стеблелист мощный. Иногда мелкие густопокровные микрогруппировки образуют *травы средних размеров (разнотравье)*, высотой до 0,5 м – смилацина волосистая, хвощ зимующий, глухая крапива, ландыш, и *мелкотравье*, высотой не более 0,25 м: шлемник уссурийский, лютик Франше, майник двулистный, тригонотис укореняющийся, адокса мускусная, мерингия бокоцветная, фиалки Колина, копытень Зибольда, джефферсония сомнительная, разные виды хохлаток.

Кроме растений, образующих ярусы, в описываемом фитоценозе можно выделить и так называемые внеярусные растения, например лианы актинидии, лимонника, винограда.

Все виды трав можно разделить на группы по сезонному развитию (одни – весенние эфемероиды (ветреницы, хохлатки, адонис, ллойдия, и др.), проходят цикл развития в течение месяца и уже в июне находятся в состоянии покоя. У других (лилия двурядная, лихнис сверкающий, стеблелист мощный и др.) кульминация развития приходится на июль, третьи (плектрантус, десмодиум, соссюреи, акониты) цветут и остаются зелеными и в сентябре), по происхождению (таежные леса, мелколиственные, неморальные, луговые и пр.), по обилию (одни из них встречаются в столь значительном количестве, что образуют сплошной покров, другие редки, третьи единичны).

Таким образом, в этом лесу можно выделить шесть надземных ярусов: два древесных, один кустарниковый (с подростом) и три травяных.

Выкопав в таком лесу траншею, можно наблюдать и *подземную ярусность* (правда, менее резко выраженную, чем надземная): корни и корневища трав располагаются в менее глубоких горизонтах почвы, корни кустарников и деревьев – в более глубоких. Благодаря подземной ярусности растения используют разные слои почвы для получения влаги и питательных веществ.

Строение и состояние фитоценоза хорошо отражает и конкуренцию

и взаимопомощь растений.

5. Структура фитоценоза

Структура ценоза очень широкое понятие. Оно развилось из фитоценологии и биоценологии и рассматривается как **состав подчиненных систем, компонентов, элементов, а также различные взаимоотношения между ними и взаимное расположение и все это - в динамике, с изменениями, как в пространстве, так и во времени.**

Каждая стадия развития ценоза характеризуется определенной структурой, элементы ее занимают определенное пространство. Те или другие формы проявления структуры являются внешним выражением конкретных условий среды. Отдельные ее проявления могут расцениваться, как результат сложных непрерывно изменяющихся взаимоотношений отдельных растений, их групп, как между собой, так и с внешними условиями. Исходя из этого, структура ценоза характеризуется не просто как *пространственная* или *временна'я*, а как *пространственно-временна'я*.

Любой фитоценоз обладает сложной внутренней структурой. В науках о природе понятие «структуры» трактуется весьма многозначно, но чаще всего рассматриваются три аспекта структуры:

- **видовая** структура (состав видов, популяций);
- **пространственная, или морфоструктура** (строение, размещение компонентов ценоза в пространстве);
- **функциональная** (совокупности многочисленных связей между компонентами; продуктивность)

Все три аспекта структуры тесно взаимосвязаны на ценотическом уровне: видовой состав, конфигурация и размещение структурных элементов в пространстве являются условием для их функционирования, т.е. жизнедеятельности, а последнее, в свою очередь, в значительной степени определяет морфологию ценозов. И все указанные аспекты отражает условия среды, в которых формируется биогеоценоз.

А) Видовая структура

Для существования сообщества важно не столько величина численности организмов, сколько видовое разнообразие, которое является основой биологического разнообразия в живой природе.

Естественно, природа лесных ценозов в разных географических районах будет существенно разной.

В Центральной Азии преобладают леса из умеренно требовательных к влаге и

мало требовательных к богатству почв пород: гималайский кедр, рододендроны, теплолюбивая фисташка. На Атлантическом побережье США распространены сообщества средне влаголюбивых, но требовательных к теплу пород: секвойи гигантской, мамонтового дерева, сосны лучистой, сосны сахарной. В южноамериканской сельве БГЦ образованы большим множеством вечнозеленых влаголюбивых (араукариевых) видов древесных пород. Таежные леса Сибири образованы многими нетребовательными к теплу хвойными видами: лиственницами, (сибирской, даурской), пихтой сибирской, сосной обыкновенной.

Чем богаче условия местообитания, тем разнообразней видовой состав компонентов БГЦ. Чем сильнее для большинства видов условия произрастания отклоняются от оптимума, тем беднее сообщество, но зато тем характернее для последнего (для сообщества) слагающие его биологические виды и тем многочисленней семьи организмов этих видов (Гиляров, 1980).

Так, в биоценозы тропических лесов входят десятки тысяч видов растений, сотни тысяч видов беспозвоночных и несколько тысяч видов позвоночных животных. Биоценозы же тундры, пустыни включают несравненно меньшее количество видов. По данным Б. А. Тихомирова, на Таймыре в тундровом биоценозе насчитывается всего 139 видов высших растений, 670 видов низших растений, около 1000 видов животных и 2500 видов микроорганизмов. Естественно, их биомасса и продуктивность в десятки и сотни раз меньше.

Видовое разнообразие – это число видов в данном сообществе (α -разнообразие) или регионе (β -разнообразие), т. е. имеет более конкретное содержание и является одной из важнейших как качественных, так и количественных характеристик устойчивости экосистемы.

Обычно бедными видами природные биоценозы считаются, если они содержат десятки и сотни видов растений и животных, богатые – это несколько тысяч или десятки тысяч видов. *Богатство видовой состава* биоценозов определяется либо относительным, либо абсолютным числом видов и зависит от возраста сообщества: молодые, только начинающие развиваться – бедны видами по сравнению со зрелыми или климаксными сообществами.

Оно взаимосвязано с разнообразием условий среды обитания. Чем больше организмов найдут в данном биотопе подходящих для себя условий по экологическим требованиям, тем больше видов в нем поселится. Главными лимитирующими факторами видовой разнообразия являются температура, влажность и недостаток пищевых ресурсов. Поэтому биоценозы (сообщества) экосистем высоких широт, пустынь и

высокогорий наиболее бедны видами. Здесь могут выжить организмы, жизненные формы которых приспособлены к таким условиям. Богатые видами биоценозы – тропические леса, с разнообразным животным миром и где трудно найти даже два рядом стоящих дерева одного вида.

Доминанты, эдификаторы и второстепенные виды.

Каждый конкретный биоценоз характеризуется строго определенным видовым составом. При этом одни виды биоценоза могут быть представлены многочисленными популяциями, а другие малочисленными. В связи с этим в любом биоценозе можно выделить один или несколько видов, определяющих его облик. Эти виды называются доминирующими или доминантами. Они занимают ведущее, господствующее, положение в биоценозе. Обычно наземные биоценозы называют по доминирующим видам: лиственный лес, дубрава или дубняк, сфагновое болото, ковыльно-типчаковая степь. *Чем бедней видовой состав, тем больше видов доминантов.* Среди доминантов есть такие, без которых другие виды существовать не могут. Их называют **эдификаторами**. Эдификаторами служат растения – ель, сосна, ковыль, и лишь изредка – животные – сурки.

Эдификаторам (лат. – «строители») принадлежат главные средообразующие функции фитоценоза. Они определяют микросреду (микроклимат) всего сообщества и их удаление грозит полным разрушением биоценоза. Это виды, ***создающие условия для жизни других видов***, ими во многом определяются особенности биоценоза. Эдификаторы всегда доминанты, но доминанты не всегда эдификаторы.

"Второстепенные" виды – малочисленные и даже редкие тоже очень важны в сообществе. Их присутствие – это гарантия устойчивого развития сообществ.

Виды зооценоза, живущие за счет доминантов, получили название ***предоминантов***. К примеру, в дубовом лесу таковыми являются кормящиеся на дубе насекомые, сойки, мышевидные грызуны.

Количественные показатели видовой структуры

Видовая структура биоценоза характеризуется не только числом

видов, входящих в его состав, т. е. видовым разнообразием, но и их **количественным соотношением**. Например, если в двух сравниваемых биоценозах растения представлены двумя видами и в каком-то из них 90% особей принадлежит одному виду, тогда как в другом на долю особей каждого вида приходится по 50%, то эти биоценозы будут сильно отличаться друг от друга. Количественное соотношение видов в биоценозе называется *индексом разнообразия (H)* и чаще всего определяется по формуле Шеннона:

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

где P_i доля каждого вида в сообществе.

Для оценки видового разнообразия используют и другие показатели.

Относительное число видов называют *видовой насыщенностью*.

Это количество видов в данном фитоценозе на единице площади, обычно на 1 м^2 или на 100 м^2 . Сравнивать видовую насыщенность разных фитоценозов можно только на площадях одинакового размера.

Степень доминирования – *отношение (обычно в процентах) числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки*.

Встречаемость (частота встречаемости, коэффициент встречаемости) – это относительное число выборок, в которых встречается вид. Если выборка состоит из 100 учетных площадок, а вид отмечен на 43, то и встречаемость равна 43%. При встречаемости 25%, вид встречается в каждой четвертой площадке учета и он случайный. Высокая встречаемость, если вид отмечен более, чем на 50% уч. пл. Обычно закладывается 50 уч. пл., но не менее 25.

Обилие вида – число особей данного вида на единице площади или объема занимаемого ими пространства. Обычно для обилия приводятся не абсолютные значения, а относительные, определяемые глазомерно, и указываются они в баллах или в виде абстрактных показателей. Наиболее часто используются шкалы обилия Друде и Хульта. Бытует мнение, что шкала Друде дает лишь общие безмасштабные, нередко субъективные оценки, тем не менее она до сих пор используется многими ботаниками.

Шкала обилия Друде	Расстояние между особями, см (по А.А. Уранову)	Число растений на 100 м ²	Шкала обилия Хульта (балльная)
<i>soc</i> – очень обильно, сплошь, пр. покр. ≥95%	не более 10 см	500 и более	5 – очень обильно
<i>cop</i> ¹⁻³ – вид обилен, по величине обилия выделяются 3 степени пр. покр. соответственно: 30-40, 50-60 и 70-90%	40-100 20-40 не более 20	<i>cop</i> ¹ – 59 <i>cop</i> ² – 268 <i>cop</i> ³ – 425	4 – обильно
<i>sp</i> – вид обычен, но сплошного покрова не образует, пр. покр. 10-20%	100-150	12	3 – не обильно
<i>sol</i> – вид растет рассеянно, пр. покр. 3-5%	более 150	4	2 – мало
<i>un</i> – вид встречается один раз, пр. покр. <1%	-	1	1 – очень мало

Покрытие – процент площади, покрываемой надземными частями растений. Процент площади, занятой основаниями растений – *истинное покрытие*, верхними частями – *проективное*. Проективное покрытие – обязательный показатель при изучении напочвенного покрова.

При изучении древесно-кустарниковых ярусов синонимом проективного покрытия служит сомкнутость – ***отношение площади проекций крон к площади занимаемого участка***; в отличие от пр. покр. сомкнутость измеряется в долях от единицы. Истинное проективное покрытие ***для древостоя – сумма площадей поперечного сечения стволов и полнота***, определяется расчетным путем по данным перечета древостоя.

Биомасса – общие запасы органического вещества, накопленные к моменту учета. Выражаются в массе абсолютно-сухого, воздушно-сухого или сырого вещества. Биомасса растений – растительная масса, *фитомасса*; биомасса животных – *зоомасса*. Биомасса, ее фракционная структура, скорость накопления (продукция – прирост биомассы за определенный промежуток времени) являются важнейшими – интегральными, показателями жизнедеятельности организмов. Они дают возможность оценить роль каждого фактора и популяции в формировании биогеоценоза, оценить запасы биологических и пищевых ресурсов,

сделать кратко- и долгосрочные прогнозы развития сообществ, предсказать пути их трансформации и разработать мероприятия по охране и рациональному использованию любого из ресурсов. Именно поэтому изучение биологической продуктивности и было положено в основу упомянутой в одной из предыдущих лекций Международной биологической программы (МБП).

Жизненность вида

Жизненностью, или жизненным состоянием, называют степень развитости (или степень подавленности) вида в фитоценозе. В.В. Алехиным с соавторами (1925) и В.Н. Сукачевым (1964) была модифицирована четырехбалльная шкала Браун-Бланке и Павийара. В соответствии с этой модифицированной шкалой растения в фитоценозе описываются по следующей схеме:

3 а - вид проходит полный цикл развития и нормально развивается, включая плодоношение;

3 б - вид, хотя и проходит все стадии развития, но не достигает обычных размеров;

2 - вид вегетативно развит неплохо, но не плодоносит;

1 - вид не плодоносит и очень сильно угнетен, вегетирует слабо.

Этими значками жизненность вида обозначается при маршрутных и полустационарных исследованиях для большей части его особей. Более детальный анализ жизненности и состава популяций применяется только при детальных стационарных исследованиях.

Следует иметь в виду, что при однократном описании не всегда можно установить степень жизненности вида. Это возможно только в тех случаях, когда растения данного вида цветут и плодоносят или когда они заметно угнетены. Если же растения находятся в вегетативном состоянии и не угнетены, то при однократном описании трудно сказать, чем это вызвано: тем ли, что сейчас не время плодоношения растения, или тем, что в данном фитоценозе условия для его роста и развития неблагоприятны. Поэтому жизненность всех растений в том или ином фитоценозе может быть установлена только при многократных наблюдениях в течение всего вегетационного сезона.

б) Пространственная, или морфологическая структура биоценоза **Вертикальная неоднородность**

Ярусность. В ходе длительного эволюционного преобразования, приспособляясь к определенным абиотическим и биотическим условиям, живые организмы в итоге так разместились в сообществе, что практически не мешают друг другу, т. е. их распределение носит ярусный характер.

Ярусность – это явление вертикального расслоения ценозов на разновысокие структурные части.

Ярусность позволяет растениям более полно использовать световой поток. Закономерно, что растения каждого нижележащего яруса более теневыносливы, чем расположенные над ними. Это способствует увеличению числа организмов на единице площади, значительному ослаблению конкуренции между ними, более полному и разностороннему использованию условий среды.

Наиболее выражена ярусность в лесных биоценозах, где в случае разреживания древостоя обильно разрастаются кустарники или светолюбивая травянистая растительность, а при высокой сомкнутости крон древостоя, к примеру, в молодняках, иногда подавляются даже самые теневыносливые травы и мхи.

Простые и сложные биоценозы. Если ярусов мало, то растительное сообщество называют *простым*. Для *простых ценозов* тундр при определенных условиях характерны «вспышки» численности отдельных доминантов. Обычны сильные подъемы численности леммингов, падения или взлеты численности песцов, питающихся леммингами, оленей, оказывающих существенное влияние на растительный покров. Объясняется это тем, что в упрощенном тундровом биоценозе не хватает видов, которые при необходимости могли бы заменить основной вид и выступить в качестве корма и для хищников, и для растительноядных.

Многоярусные биоценозы, представленные большим количеством видов растений, животных и микроорганизмов, связанных между собой разнообразными пищевыми и пространственными отношениями,

называются *СЛОЖНЫМИ*.

В лесу нередко выделяется до шести ярусов: I – деревья первой величины (ель, сосна, дуб, береза, осина); II – деревья второй величины (рябина, черемуха); III – подлесок из кустарников (лещина, бересклет, шиповник); IV – подлесок из высоких кустарничков и крупных трав (багульник, голубика, вереск, аконит, иван-чай); V – низкие кустарнички и мелкие травы (водяника, клюква, кисличка); VI – мхи, напочвенные лишайники, печеночники. *Ярусно располагаются и подземные части растений.* Корни у деревьев, как правило, проникают на большую глубину, чем у кустарников, ближе к поверхности располагаются корни мелких травянистых растений, а непосредственно на ней – ризоиды мхов. В травянистых сообществах степей и в кустарниковых тундрах ярусность проявляется тоже, но не столь явно, как в лесах.

Сложные ценозы наиболее устойчивы к неблагоприятным воздействиям. В самых сложных биоценозах тропических лесов никогда не наблюдаются вспышки массового размножения отдельных видов. Исчезновение какого-либо вида существенно не отражается на судьбе таких биоценозов. В них происходит лишь незначительная перестройка организации, при которой популяции одного и даже нескольких видов могут заменяться экологически близкими видами.

Взаимоотношения между ярусами. Сильное *разрастание* верхних ярусов сообщества соответственно уменьшает густоту нижних, нередко вплоть до полного исчезновения слагающих их растений. Вместе с последними исчезает и животное население. Связано это с тем, что освещение ослабевает при переходе от верхних ярусов к нижним и для световых растений становится все более недостаточным. С другой стороны, *разреживание* верхнего яруса по тем или иным причинам способствует усиленному развитию растений нижних ярусов благодаря улучшению режима света, влаги, тепла, а также повышению содержания минеральных веществ в почве. Одновременно разрастание нижних ярусов положительно влияет на животное население.

В вертикальном направлении, под воздействием растительности, изменяется не только световой режим, но и другие факторы микросреды. Происходит выравнивание и повышение температуры воздуха. За счет смены направления потоков углекислого газа ночью и днем, выделения сернистых газов хемосинтезирующими бактериями и т.п. происходит изменение его газового состава.

Ярусность фауны. Дифференциация условий микросреды по вертикали ценоза способствуют образованию и определенной ярусности фауны – от насекомых, птиц и до млекопитающих. Каждый сверчок знай свой шесток!

Растения каждого яруса и обусловленный ими микроклимат создают определенную среду для специфичных животных. **В конечном итоге возникают группировки растений и животных – популяции тесно связанных между собой организмов.** В почвенном ярусе леса, заполненном корнями растений, обитают бактерии, грибы, насекомые, клещи, черви. В лесной подстилке среди разлагающихся растительных остатков, мхов, лишайников и грибов живут насекомые, клещи, пауки, множество микроорганизмов. Более высокие ярусы – травостой, подлесок – занимают растительноядные насекомые, птицы, млекопитающие и другие животные. При этом даже птицы, свободно передвигающиеся, обычно придерживаются строго определенного яруса. Особенно ярко это проявляется в гнездовой период.

Следовательно, **ярусы в биоценозе различаются не только высотой, но и составом организмов, их экологией и той ролью, которую они играют в жизни всего сообщества.**

Кроме ярусных, имеются и *внеярусные организмы*. Это лианы, различные эпифиты, паразиты, а также многие животные, свободно переходящие из одного яруса в другой. Они затрудняют четкое выделение ярусов, что особенно выражено в тропических влажных лесах, структура которых чрезвычайно сложна.

Таким образом, ярус можно рассматривать как структурную единицу биоценоза, отличающуюся от других частей его определенными экологическими условиями и набором растений, животных и микроорганизмов.

Помимо ярусов, в биогеоценозах выделяют еще один тип вертикальных ценоэлементов – *биогеогоризонтов* (Бяллович, 1961), в фитоценозах это *фитогоризонты*. Если в ярус входят одновременно все части растения: и стволы, и кроны, то в горизонты – определенные части растений. Горизонты можно сравнить с этажами.

Горизонты верхней нижней части крон, горизонт средних частей стволов (древесины) горизонт нижних частей стволов и подлесочного яруса и др. В каждом биогеогоризонте своя жизнь и своя экология.

Горизонтальная неоднородность

Для биоценоза свойственна не только вертикальная, но и горизонтальная неоднородность, или изменение растительности и животного мира по горизонтали. Она характеризуется двумя понятиями – *мозаичностью и комплексностью*.

Мозаичность выражает ценотическую сущность биосистемы. Она зависит от разнообразия видов, их взаимоотношений и размещения по площади, микрорельефа и почвенных условий; может возникнуть и искусственно – в результате вырубки лесов человеком, но главными факторами ее образования являются ценотические (биологические, функциональные). Простейший пример мозаичности: чередование в лесу густых куртин деревьев и прогалин. Из-за разного состава верхнего яруса тем и другим присущ свой облик, особые качества. Такие единицы "неоднородности" получили названия парцелл.

Парцеллы – это комплексные структурные части горизонтального расчленения биогеоценоза. Они различаются между собой составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена.

На правах участников обмена веществ и энергии в парцеллу входят растения, животные, микроорганизмы, почва, атмосфера. Каждый тип парцелл характеризуется конкретными показателями перечисленных составляющих элементов, как живых, так и неживых. От парцелл следует отличать другие единицы горизонтальной структуры биоценозов: *синузии и микрогруппировки*.

Синузия рассматривается как структурная часть фитоценоза, характеризующаяся строго определенным видовым составом, а главное одинаковой жизненной формой, входящих в нее видов, т.е. эколого-биологическим единством.

Это, например, синузия сосны, синузия брусники, синузия зеленых мхов и другие синузий лесной зоны. В полынно-солянковой пустыне можно выделить синузию ранневесенних эфемеров или эфемероидов, синузий летне-осенних кустарничков (полыни, солянки).

Синузия всегда *одноярусное образование*. Если она состоит из

растений одного вида, то называется *простой*; если из двух и более – то *сложной*.

Микрогруппировки – единицы структуры напочвенного покрова (травяного яруса), т.е. внутриярусные. Они могут состоять из нескольких синузий, занимающих одну площадь.

Горизонтальная неоднородность обусловлена не только ценотическими взаимоотношениями, но и первичным экотопом. Чем суровее условия среды, тем заметнее роль экологического фактора. В экстремальных условиях произрастания и в пионерных экосистемах, т.е. находящихся на начальной стадии формирования, она становится определяющей. В этом случае горизонтальная структура растительного покрова полностью отражает микроусловия экотопа и ее неоднородности свойственна не мозаичность, а **комплексность**. Взаимоотношения между организмами и группами организмов отсутствуют или выражены крайне слабо.

ПРИМЕР: горные и полярные тундры, сообщества аридных местообитаний, отработанные полигоны горных предприятий; пирогенные образования, экосистемы литоралей.

Таким образом, фитоценоз характеризуется

1. определенным видовым составом образующих его растений,
2. определенным их обилием,
3. определенной структурой и
4. приуроченностью к определенному местообитанию.

6. Полевые методы изучения биогеоценозов

Методика закладки пробных площадей

Для получения объективных характеристик и количественных показателей ассоциации в ее самых типичных фитоценозах закладывают пробные площади и на них определяют все характеристики растительности. Поэтому закладке пробных площадей предшествует очень тщательный выбор участков на основе обстоятельного изучения материалов лесоустройства и маршрутного обследования районов исследований.

Размер пробных площадей устанавливается исходя из *минимального ареала* и

минимальной площади выявления ассоциации. Минимальный ареал ассоциации – это минимальный размер площади, на которой выявляются все виды (константы) ассоциации; *минимальная площадь выявления* та, на которой выявляются все особенности изучаемого сообщества.

Минимальный размер пробных площадей в лесу – 50x50 м², максимальный – 50-100 м². Для кустарниковых и травяных сообществ размер пробных площадей меньше, чем для лесных (до 100-200 м²). Обычно пробные площади имеют форму квадрата или прямоугольника, т.к. в этом случае легче рассчитывать их величину, а затем определять все показатели. Как правило большинство показателей (число особей, их масса или объем) указывается в пересчете на единицу площади – на 1 га или на 1 м². Только в это случае пробные площади можно сравнивать между собой.

Для пробных площадей детально описываются положение в рельефе, почвы, состояние окружающих территорий, в первую очередь выявляется видовой состав, дается характеристика каждой ценопопуляции, отмечаются фенологические фазы растений.

Пробные площади могут быть временными и постоянными. На временных пробных площадях проводятся разовые учетные работы и не столь детально, как на постоянных пробных площадях (ППП). Именно последние служат для многолетнего изучения разных процессов и закономерностей развития растительности, т. е. для мониторинговых исследований. Желательно чтобы ППП были заложены во всех редких и в девственных сообществах каждой природной зоны.

При детальном изучении пространственной структуры ППП в природе разбиваются на квадраты: в лесу - 10x10 м², в травяных или кустарниковых зарослях можно меньших размеров – 2x2 м². На каждом квадрате выполняются картирование растительных ярусов и перечет доминирующих особей (в лесу – сплошной перечет древостоя и крупного подроста) с указанием их жизненного состояния. Впоследствии выбираются квадраты, наиболее отражающие строй того или иного структурного элемента (парцеллы – в трактовке Н.В. Дылиса, 1974) и по их данным рассчитываются показатели: таксационные – для древостоя (средние диаметр и высота, сумма площадей сечения стволов, разряды

высот, запас древесины, относительная полнота, классы бонитета и товарности) и биометрические – для подлесочного яруса.

Методика описания ярусов

Обязательно изучаются вертикальная – *ярусность*, и горизонтальная – *мозаичность*, структура сообщества. При этом детально описываются и измеряются все ярусы: древостой, подлесочный (кустарники и подрост) и напочвенного покрова (травы, кустарнички, лишайники и мхи).

Древостой. На временных пробных площадях жизненное состояние растений и особенности ярусов (древостоя, подрост, кустарников, трав), описываются глазомерно; замеры диаметров (перечет) у деревьев ведутся с точностью до 4 см, высоты измеряются у 20-30 деревьев. На постоянных пробных площадях каждому дереву присваивается порядковый номер и у диаметр измеряется с точностью до 0,1 см, указывается категория, отражающая жизненное и качественное состояние дерева.

Например, по следующей шкале:

I А – господствуют в первом ярусе, лучшие по развитию, с прямыми ровными, хорошо очищенными от сучьев стволами;

I Б – растут в первом ярусе, хорошего развития, здоровые, но могут иметь незначительные изъяны ствола;

II А – растут в первом и втором ярусах, здоровые, но отстают в росте или, в силу своей молодости, еще не вышли в класс господствующих;

II Б – здоровые, с сильно развитыми кронами, сучковатыми стволами;

III А – перестойные, но без признаков усыхания; самые большие;

III Б – фаутные, сомнительной жизнеспособности, усыхающие.

Для более полной информации о развитии древостоя проводится анализ хода роста модельных деревьев главной породы, определяется возраст.

Подрост молодое поколение древостоя не более 0,5 высоты древостоя и не толще 6 см в диаметре ствола. Крупный подрост – выше 1,5 м (крупномерный), средний – от 0,7 до 1,5 м, мелкий – 0,25-0,7 м.

Меньше 0,25 см – самосев и всходы (1-летки).

Средний и крупный подрост на постоянных пробных площадях учитывается полностью. На временных пробных площадях – частично (2% пр. пл.) Он разбивается по группам высот с градацией 0,25 или 0,5 м. Одновременно с перечетом указываются порода и жизненное состояние растущих особей.

очень хорошей жизненности – деревце густооблиствено (густоохвоено), прирост в высоту максимальный для данной группы высот, ствол без изъянов, кора гладкая;

жизнеспособный (благонадежный) – деревце здоровое, нормально развито, но могут быть небольшие изъяны у стволика: смены вершинок, кривизна; прирост побегов снижен, кора гладкая;

сомнительной жизненности – деревце сильно угнетено, прирост по высоте очень слабый или отсутствует, кроны редкие, нередко состоят из 1-2 ветвей; много сухих побегов, частые смены вершинок, кора шершавая;

нежизнеспособный (неблагонадежный) – прироста текущего года нет, живые ветви единичны, вершинки усохшие, кора шершавая, отслаивается.

Для всех пород отбираются модельные деревца – по одному для каждой группы высот. У них определяются возраст и приросты в высоту по годам за последние пять лет, измеряются диаметры стволика на уровне шейки корня и на высоте 1,3 м, высота стволика и диаметр кроны.

Подрост ниже 0,25 м, всходы и самосев древесных и кустарниковых пород учитываются по площадкам 2x2 м. Учетные площадки закладываются на пробной площади равномерно по диагонали в верхнем правом (или левом) углу каждой 10-метровой клетки. На этих же площадках учитывается и возобновление лиан. Перечет самосева подроста и кустарников ведется по высоте с точностью до 5 см с указанием жизненности особей.

Для *подлеска (кустарников)* определяются видовой состав, состояние и сомкнутость ценопопуляции каждого вида. Он разделяется на редкий (сомкнутость <0,3), средней густоты (0,3-0,5) и густой (сомкнутость >0,5). Для определения показателей в выделенных грациях у 50 особей всех видов измерялись длина и диаметр побегов

на уровне шейки корня. У кустарников подсчитывалось количество побегов в кусте и у всех побегов измерялись диаметр и длина побега.

Напочвенный покров отличается большой неоднородностью структуры, особенно в северных лесах и редколесьях. Как фитоценоз может состоять из нескольких ярусов, так ярус напочвенного покрова – из нескольких подъярусов, образованных растениями разных жизненных форм: кустарничками, мхами, лишайниками, травами.

Травы, в свою очередь, можно разделить на группы: злаки и осоки, мелко- или низкотравье (высота до 15-20 см, разнотравье (травы средних размеров – до 50 см), крупнотравье (выше 50 см) и папоротники. Для каждой пробной площади составляется таблица со списком видов и показателями их численности отдельно для травяно-кустарничкового подъяруса и мохово-лишайникового подъяруса (покрова). Описание напочвенного покрова нередко выполняется одновременно с картированием микрогруппировок. Названия микрогруппировкам, как и всему ценозу, присваиваются по доминирующим видам и (или) группе видов со сходными экологией и жизненной формой. Например, "разнотравно-осоковая" означает, что в группировке высоко обилие смеси из разных трав среднего размера, но обилие осоки выше. Если проективное покрытие трав было ниже 60, но выше 40% – к названию добавляется слово "разреженная", если ниже 40% – редкопокровная.

Методика выявления флористического состава

Знание флоры необходимо для фитоценолога. Обычно в списки включают цветковые растения, высшие споровые (папоротникообразные, хвощовые, плауновые, мохообразные) и лишайники, иногда грибы с заметными невооруженным глазом плодовыми телами. Некоторые водоросли: бактерии, водоросли, большую часть грибов принимают во внимание при специальных исследованиях. В списки включают не только растения, цветущие в момент описания, но и находящиеся в вегетативном состоянии или в состоянии проростков.

В список вносят названия лишь тех растений, в видовой принадлежности которых нет никаких сомнений. Остальные включают в список под порядковыми номерами (или под условными названиями) и под теми же номерами (или названиями) собирают в гербарий для последующего определения. Растения, определение которых затруднительно (мхи, лишайники и проч.). передают для точного определения специалистам.

Для определения видов служат местные, региональные «Флоры» и «Определители». На Дальнем востоке это определитель растений автора Д.П. Воробьева, «Флора высших сосудистых растений советского Дальнего Востока», а также несколько определителей растений эфемероидов по Уссурийскому району и Приморскому краю,

составленные А.С. Колядой и В.Д. Фроловым.

Как правильно описать флористический состав фитоценоза?

Для того чтобы возможно полнее охарактеризовать флористический состав фитоценоза, сначала переписывают все растения, стоя в одной точке границы описываемого участка. После того как будут отмечены все растения, включая и самые малозаметные, видимые из точки наблюдения, медленно передвигаются вдоль границы, записывая новые растения, еще не попавшие в список. Обойдя весь участок, делают его пересечение по диагонали, продолжая вписывать растения. Такой способ записи обеспечивает полноту списка и сохраняет описываемый участок от вытаптывания исследователем.

При однократном учете видового состава обычно нельзя получить полного списка видов, характеризующих фитоценоз. Некоторые виды имеют кратковременный период вегетации, покоясь остальную часть года в виде семян или подземных органов; другие виды поздно начинают свое развитие и не попадают в списки, составленные при весеннем описании фитоценоза. Поэтому для получения более полных сведений о флористическом составе сообщества необходимо составлять списки растений два-три раза в течение вегетационного периода.

7. Диагностические признаки фитоценозов для отнесения к определенной ассоциации (аналогичные и для парцелл)

1. Характеристика местоположения;
2. Микрорельеф;
3. Условия увлажнения;
4. Почвы;
5. Флористический состав;
6. Степень флористической насыщенности (отношение выявленных видов в фитоценозе к их общему количеству в ассоциации);
7. Соотношение обилия компонентов фитоценоза;
8. Набор доминантов и эдификаторов;
9. Преобладающие жизненные формы;
10. Характер распределения растений (зарослевость, диффузность);
11. Степень сомкнутости яруса кустарников, древостоя;
12. Проективное покрытие напочвенного покрова, травостоя;
13. Степень замкнутости сообщества в целом и его отдельных ярусов;
14. Ярусное сложение, его специфика;
15. Мозаичность, синузильность и консортивность сообщества;
16. Расположения и взаимоотношения корневых систем разных видов;
17. Сезонная ритмика фитоценоза;
18. Качественные и количественные особенности возобновления, в частности развитие подроста;
19. Специфика сукцессий, в которых фитоценоз принимает участие.