Лекция 6. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ, КАК АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.
Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.
Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.
Культиасов И.М. Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с. (ФОТОНАСТИИ)
Пономарева О.Н., Чернова Н.М. Методическое пособие к учебнику "Основы экологии" под ред. Черновой Н.М. М.: Дрофа, 2001.189 с.
Чернова Н.М. Галушин В.М., Константинов В.М. Основы экологии: Учеб. для 10 (11) кл. М.: Дрофа, 2003. 304 с.

Вопросы:

1. Понятие "жизненная форма"
2. Классификации жизненных форм растений
3. Классификации жизненных форм животных
4. Понятие конвергенции

1. Понятие "жизненная форма"

Что это такое – ***жизненная форма***?

***Жизненная форма* – это внешняя форма вида (организма, сообщества), приобретенная им в процессе эволюции и отражающая способ взаимодействия его со средой обитания, причем не с одним из факторов, а с их комплексом.** Жизненная форма вырабатывается в ходе вековой эволюции видов и характеризирует адаптацию вида к определенному образу жизни.

Изучение жизненных форм, их динамики исключительно важно для познания закономерностей приспособления популяций и организмов к условиям среды**.** Сообщества растений и животных устойчивее, продуктивнее, если они состоят из видов с разными жизненными формами. Такое сообщество полнее использует ресурсы среды и имеет более разнообразные внутренние связи. Наука о жизненных формах – ***биоморфология***.

2. Классификации жизненных форм растений

Как неоднократно указывал В.Н. Сукачев, **создание системы жизненных форм растений – одна из главных проблем экологии растений.**

Первая классификация жизненных форм принадлежит древне-греческому ученому-философу Теофрасту. Он разделил все растения на деревья, кустарники, полукустарники и травы. Основоположник

биогеографии и экологии А. Гумбольдт в 1806 г. выделил 19 "основных форм" растений, в том числе: 1) Форма пальм. 2) Форма бананов. 3) Форма хвойных деревьев. 4) Форма кактусовидных растений. 5) Форма лиан. 6) Форма лавровых деревьев. 7) Форма злаковидная. 8) Форма мхов. 9) Форма орхидей. Он первым выделил основные типы растений, сходных по приспособлению к не одному, а к комплексу факторов.

У истоков этого важного направления экологии растений в XIX в. стояли ботаники-географы и геоботаники в широком смысле: Варминг, Гризебах, Хульт, Друде. В подходе Варминга к классификации жизненных форм учитывались **такие особенности растительных организмов, как способность к передвижению, повторяемость плодоношения, продолжительность жизни надземных органов, характер побегов в связи с приспособленностью к средам жизни.** И по сей день признаки строения и развития стебля и корня почти полностью владеют вниманием ботаников, изучающих биоморфы в этих направлениях.

В подходах Гризебаха, Хульта и Друде большое внимание уделялось всему комплексу физиологических черт и биологических особенностей, как выражению приспособленности растения к условиям среды. Эти подходы не получили в дальнейшем строгого и последовательного развития. Отчасти они вновь и вновь интуитивно возрождались в работах геоботаников. Дю-Рие (1931) уже давно предлагал 6 различных систем: **основных жизненных форм, форм роста, систему по периодичности роста, по высоте расположения почек возобновления, по типам защиты почек и по характеру листьев.**

Множество выдвинутых принципов классификации, т.е. разнообразие признаков жизненных форм растений, также свидетельствует в пользу правомерности различных подходов к классификации жизненных форм. И хотя высказывалось предложение прекратить разработки новых или модернизацию старых систем жизненных форм (Голубев, 1968), запросы геоботаники

в этом плане не удовлетворены и требуют дальнейшей работы.

Из множества классификаций жизненных форм наибольшее признание получили две классификации: К. Раункиера (1906) и И.Г. Серебрякова (1964).

Классификация К. Раункиера. За основу классификации принято **расположение почек возобновления** (рис. 1) **и наличие приспособлений для переживания неблагоприятного сезона года (в умеренных и арктических широтах – зима, в аридных районах еще и летние засухи).** Выбранный признак коррелятивно связан со множеством других. Все растения К. Раункиер разделил на 5 типов жизненных форм.

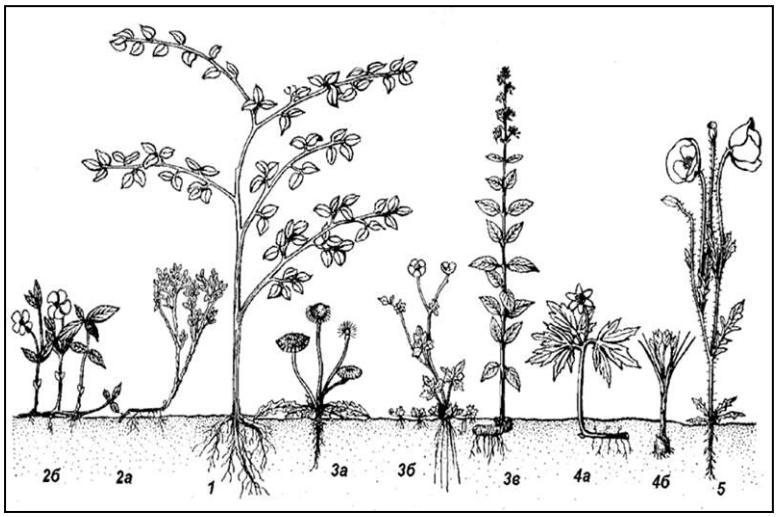


Рис. 1. Схема жизненных форм Раункиера: 1 – фанерофит, 2а-2б – хамефит, 3а-3в – гемикриптофит, 4а-4б – криптофит, 5 - терофит

Фанерофиты (Ph) – почки возобновления, открытые или закрытые, расположены на вертикально растущих побегах высоко над землей – выше 30 см (рис. 2). Деревья, кустарники, лианы, стеблевые суккуленты и стеблевые травы.

Рис. 2. Не зачернены части растений, отмирающие на время неблагоприятного сезона. Зачерненные органы сохраняются и возобновляют рост на следующий год

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

Гемикриптофиты (Hk) – почки возобновления на поверхности почвы или в самом поверхностом слое, под подстилкой. Дернообразующие, надземные побеги к зиме отмирают. Многие луговые и лесные растения (одуванчик, злаки, осоки, лютик Франше, лапчатка земляниколистная, хохлатка бледная, пионы, башмачки, крапива).

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

Терофиты (Th) – возобновление только семянами. Неблагоприятный период года переживают на стадии семян. Все однолетние растения (маки. марьянник розовый).

Биоморфологический спектр. Процентное соотношение видов, обладающих разными жизненными формами на исследуемой территории, называется ***биоморфологическим спектром***. Он служит своего рода индикатором условий окружающей среды и климата. В разных частях и странах земного шара спектры сильно различаются между собой.

Во влажных тропиках большинство видов относится к фанерофитам (и эпифитам), в сухом и жарком климате субтропиков – к терофитам, в холодном климате умеренного пояса – к гемикриптофитам, а в Арктике – к хамефитам (табл.1).

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

Но, несмотря на то, что отчетливо выражено соответствие типов жизненных форм географическим районам, они слишком обширны и неоднородны даже с учетом выделения в них подразделов.

Классификация И.Г. Серебрякова. В классификационных построениях советской геоботаники наиболее популярно **экологическое направление**.

Оно базируется на учете жизненных форм (биоморф) растений, доминирующих в тех или иных структурных частях растительных сообществ.

Наиболее удачной для описания растительных сообществ признана классификация жизненных форм покрытосемянных растений Серебрякова И.Г. (1964). Она была разработана в середине 20-ого века на основе эколого-морфологического принципа.

По И.Г. Серебрякову, ***жизненная форма*** **– это своеобразная внешняя форма организмов, обусловленная биологией развития и внутренней структурой их органов, формируется в определенных почвенно-климатических условиях, как приспособление жизни к этим условиям,** т.е. это форма организмов, приспособившихся к своей среде обитания **под длительным влиянием комплекса факторов**.

Все многобразие растений сведено И.Г. Серебряковым в 4 отдела и 8 типов жизненных форм (табл. 2), а каждый тип, в свою очередь подразделяется на формы.

Таблица 2

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

Так, в типе "Деревья" (надземные кронообразующие деревья) выделены 4 формы: 1) – с прямостоячими стволами, 2) – кустовидные,

3) – одноствольные с низкими стволами, 4) – стланцы – с лежачими стволами (рис. 3).

Деревья с прямостоячими стволами – это жизненная форма является показателем оптимальных условий местообитания и распространена очень широко. С ухудшением условий сменяется другими формами. *Стланцы* (кедровый стланик, ольховый стланик, сосна горная) растут в районах, мало благоприятных для произрастания деревьев – на Крайнем Севере, в предгольцовом горном поясе, на побережье Охотского моря, т.е. в районах с прохладным сырым летом, длинной зимой, обильными снегопадами, сильными ветрами.

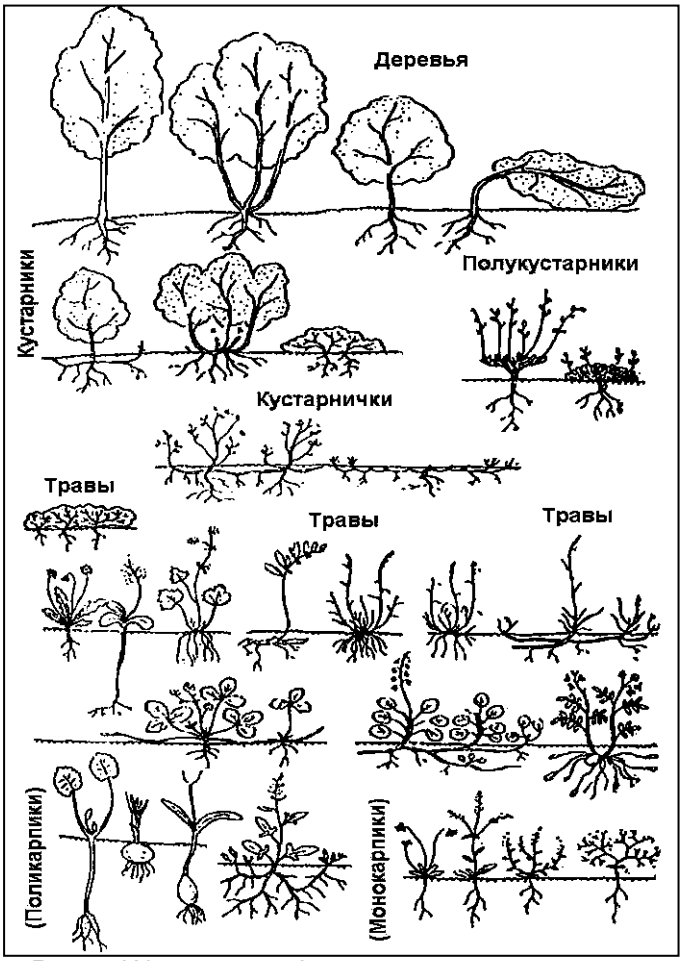


Рис.3. Жизненные формы покрытосемянных растений (по И.Г. Серебрякову)

Деревья бывают **первой** (выше 25 м), **второй** (высота 10-25 м), и **третьей** (до 10 м) величины. Принимать во внимание высоту деревьев особенно актульно в сложных широколиственных лесах Приморья, состоящих из нескольких древесно-кустарниковых ярусов.

Кустарники – имеют множество одревесневших побегов, по высоте делятся на **высокие** (выше 2,5 м), **средние** (1-1,25 м), **низкие** (до 1,0 м).

Кустарнички – это те же кустарники, но никогда не превышающие 0,5 м. Обычно высота их составляет 10-30 см. Кустарнички доминируют в тундровых экосистемах, в напочвенном покрове северотаежных лесов, в горно-альпийском поясе (брусника, черника, голубика, подбел, низкие рододендроны, багульники и др.).

Полукустарники и полукустарнички – промежутоная

форма между древесными растениями и травами. По облику сходны с травами, но в особо благоприятные годы стебли у них не отмирают, а продолжают на следующий год расти. Для них характерно сильное обмерзание побегов. Типичный полукустарник – полынь Гмелина.

Травы – самый распространенный в южной половине Дальнего Востока тип жизненной формы.

Поликарпические травы - их большинство, плодоносят многократно. Они сильно различаются по строению корневых систем, отражающих их приспособленность к разным почвенным условиям. По этому признаку выделяют *стержнекорневые* (мятлики), *длинностержневые* (люцерна, шалфей), *короткостержневые* (сон-трава, крестовник), *кистекорневые* (калужница болотная, лютики), *короткокорневищные* (купена, ветровочник), *длиннокорневищные* (аспарагус), *дерновинные* (плотнокустовые, рыхлокустовые), *столонообразующие* (майник двулистный, земляника, сердечник белоцветковый, пырей), *ползучие* (вероника лекарственная, клевер белый, василисники), *клубнеобразующие* (стрелолист, аризема амурская, василисник клубненосный, звездчаточка лесная), *луковичные* (луки, хохлатки расставленная, сомнительная, Буша).

Монокарпические травы плодоносят всего один раз в жизни. Широко распространены в засушливых районах северного полушария. Все однолетники и двулетники (капуста, редисы, свекла, укроп, тмин, из дикой флоры: хохлатка бледная, пастушья сумка, чистотел, череда, борщевик, дудники даурский и амурский, донтестемон зубчатый и др.), есть и многолетники. Однолетники делятся на *длительно вегетирующие* (марьянник розовый, мак альпийский, офелия (Ophelia tscherskyi), пастушья сумка, кошачья лапка, патриния скабиозолистная) и *эфемеры* (вероника весенняя, горечавка Цолингера), *лиановидные* (горец вьюнковый), *полупаразитные* (очанка) и *паразитные* (вертляница одноцветковая, повилика, пучкоцвет трубкоцветковый).

Среди трав принято выделять группы, которые различаются физиономически, поскольку они играют разную

экологическую роль.

Крупнотравье и папоротники – растут в наиболее влажных, но с плодородными, хорошо дренированными почвами, в большинстве своем теневыносливы. Высота от 1,0 до 2,0 м и более. Для растений типичны крупные, сложные листья, у цветковых видов развиты мощные стебли. Наиболее теплолюбивы в сравнении с другими видами. Характерны для широколиственных и хвойно-широколиственных, особенно пойменных, лесов. Особенно обильны виды этой группы в приокеанической полосе: В Южном Приморье, на юге Камчатке, на островах Японского моря.

Лесные виды: дудники, аконитy, пионы, крапива, лабазник, клопогоны, стеблелист, недотрога обыкновенная, волжанка азиатская, чемерицы, чина Давида из папоротников – щитовники, корноптерис, кочедыжники, осмунд или чистоуст, и др. *Луговые виды*: купальница китайская, водосбор, ирисы, василисник воючий, бузульник Фишера, соссюреи и др.

Разнотравье экологически сходно с первой группой, но более холодоустойчиво с продвижением на север сменяет первую группу. По строению растений не отличается от крупнотравьем, только уступает в размерах – не превышает 0,5 м, обычно 30-40 см.

Типичное разнотравье: подлесник красноцветковый, купена обертковая, звездчатка Бунге, марьянник розовый, чина низкая, молочай Комарова, вика однопарная, глухая крапива, диспорум зеленеющий, смилацина китайская.

Низкотравье – самые мелкие растения – до 20 см высотой, чаще 10-15 см. Самые теневыносливые, характеризуются высокой вегетативной подвижностью. Даже в глубокой тени могут образовывать группировки (тригонотис корейский, кислица обыкновенная, звездчаточка лесная, майники, седмичник, хохлатки, ветреницы, шлемник уссурийский). Многие виды разнотравья сугубо борельные виды и растут в северных лесах, но и на севере предпочитают более теплые экотопы с влажными плодородными почвами: седмичник европейский, майник двулистный, ветреница худосочная, грушанки мясокрасная и малая.

Злаки и осоки резко отличаются от типичных трав простыми линейными, преимущественно узкими листьями. В условиях достаточной освещенности сильно задерняют почвы. Некоторые виды выступают доминантами напочвенного покрова в разреженных лесах

близкородственных организмов внешние, или морфологические, признаки могут сильно различаться.

НАПРИМЕР, у березы каменной М.А. Шембергом (1986) выявлена разная степень опушения кроющих почек и молодых побегов в пределах одного и того же склона в окрестностях Петропавловска-Камчатского. Она отражает высокую, но, тем не менее, разную суровость зимних погодных условий. В верхней части склона, где скорость ветра сильнее, опушение почек и побегов значительно выше, чем в нижней части склона и вдоль распадка.

Не только строение отдельных органов, но и формы роста в разных экотопах могут отличаться очень существенно. И тогда жизненная форма вида может быть представлена разными *экобиоморфами*. Так, в прибрежных районах с сильными ветрами многие деревья характеризуются флагообразными кронами, искривленными стволами.

Понятия „жизненная форма" и понятие „экобиоморфа" по содержанию очень близки и они могут употребляться как синонимы.

На южных склонах в Приморье условия сильно меняются от подножия к вершине и на участках с ровной и вогнутой поверхностью. Следствием разной влажности, освещенности и плодородия является разнообразие экобиоморф дуба монгольского (рис. 4).

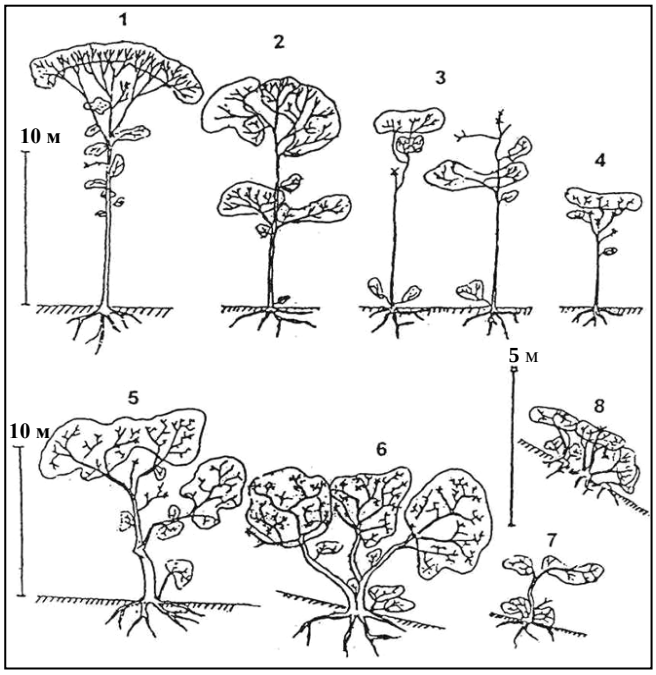


Рис. 4. Экобиоморфы дуба монгольского на южных склонах Приморского края

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

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

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

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

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

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

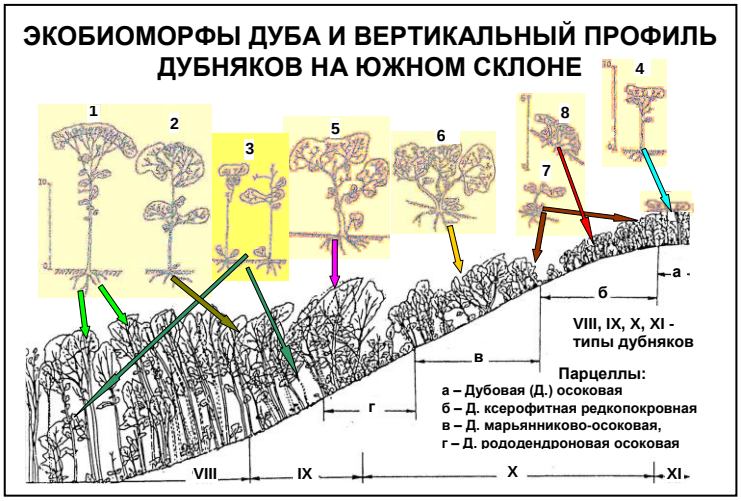
7 – небольшое деревце с плоской кроной (высота до 4 м);

Деревья дуба с разными экобиоморфами, в пределах склона четко распределяются по разным элементам рельефа (рис. 5). Эти признаки можно использовать при проведении границ между разными

типами леса.

Наибольшим разнообразием экобиоморф дуба характеризуются дубняки, произрастающие в самых неблагоприятных условиях.

В дубняке *марьянниково-осоковом* (**X**), занимающем верхнюю часть склона крутизной 20-25° с каменистыми мало-мощными почвами и выпуклой поверхностью выделено четыре экобиоморфы дуба. Только в его фитоценозе у дуба развивается кустовидная форма.



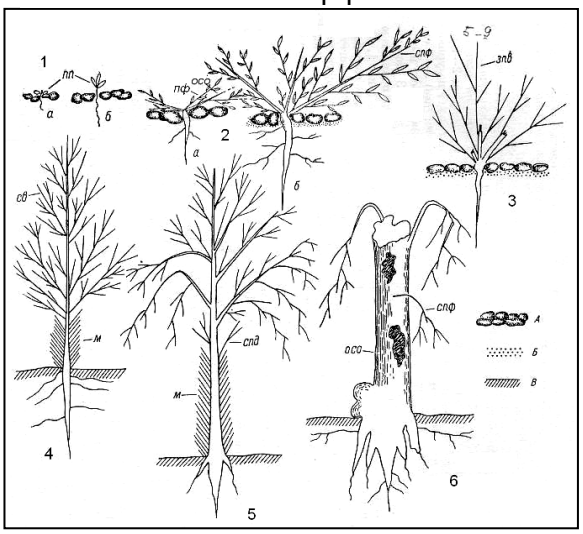
В фитоценозах дубняков средней (*дубняк осоковый*, **IX**) и нижней (*дубняк с березой разнотравный*, **VIII**) частей склона насчитывается по две экобиоморфы дуба монгольского. А в *дубняке осоковом* на водоразделе (**XI**) выделена всего одна экобиоморфа, потому-что условия произрастания его однородные и суровые.

В ценоэлементах-парцеллах, независимо от типа леса, число экобиоморф дуба не превышает двух, но каждая из парцелл характеризуется определенным составом экобиоморф или их количественным соотношением.

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

Смена онтобиоморф чаще всего наблюдается у деревьев, а также у растений, которые начинают жизнь на открытом месте, а заканчивают в фитоценозе – в окружении растений, причем разных жизненных форм.

Рис. 18. Онтобиоморфы чозении толокнянколистной (*Chosenia arbutifolia)*



Фазы: **1** – ортотропного проростка (40 дн): начало (а) и конец (б) фазы; **2** – типично кустовидная фаза, подфазы; а – розетко-видная (2 года), б – округло-кустовидная (3-4 года); **3** – кустовидно-древовидная (5-9 лет); **4** – древовидно-конусовидная (10-20 лет); **5** – типично древовидная (30-55 лет); **6** – древовидная стареющая (старше 70 лет).

пп – первичный побег; *пф* – побег формирования; *зпв* – замещающий побег ветвления; *спф* – система побега формирования; *спп* – система первичного побега; *спд* – система побега дополнения; *св* – скелетная ветвь; *осо* – основная скелетная ось, ствол; *м* – отмершие побеги у основания ствола, муфта.

ПРИМЕР. Облик чозении толокнянколистной из сем. Ивовых, развитие которой начинается на галечниковом субстрате под палящим солнцем, в самом начале жизни соответствует облику ксерофитного растения – для проростка характерны толстые, покрытые сизым восковым налетом семя-дольные листья (рис. 18, **фаза 1**). В более старшем возрасте у растений таким налетом покрыты не только листья, но и побеги (**фазы 2 и 3**).

Поскольку первые годы чозения проживает в условиях активного паводкового режима, то вначале ей свойственна розетковидная (**фаза 2**), а затем кустарниковая (**фаза 3**) форма роста. По мере выхода из-под влияния паводков чозения становится вначале кустовидным деревом (**фаза 4**), у которого помимо кустовидности сохраняются черты ксерофильности в виде воскового налета на молодых побегах. В зрелом возрасте чозения – типичное мезофитное дерево первой величины (**фаза 5**), а в старости – после 70 лет – дерево начинает разрушаться (**фаза 6**).

***Подушковидные* формы** – среди многолетних травянистых и древесных растений в особенно суровых условиях произрастания. Сугубо экологическая адаптация к холоду и засухе (камнеломки, вересковые, многие ивы, дриады, рододендроны и др.).

3. Классификации жизненных форм животных

Разнообразие жизненных форм животных так же, как и растений, очень велико. Классификации их отражают эколого-морфологические приспособления к обитанию в определенной среде, или особенности размножения, или особенности питания, или способы передвижения.

Наиболее признана классификация Д.Н. Кашкарова (1945), в основу которой положены способы передвижения и среда обитания.

I. Плавающие формы.

1. *Чисто водные*: а) нектон, б) планктон; и) бентос.
2. *Полуводные:* а) ныряющие; б) неныряющие; в) добывающие из воды лишь пищу.

II. Роющие формы.

1. *Абсолютные землерои* (всю жизнь проводят под землей);
2. *Относительные землерои* (выходят на поверхность земли).

III. Наземные формы.

1. *Не делающие нор:* а) бегающие; б) прыгающие; и) ползающие.
2. *Делающие норы:* а) бегающие; б) прыгающие; и) ползающие.
3. *Животные скал*.

IV. Древесные, лазающие формы:

а) не сходящие с деревьев; б) лишь лазающие по деревьям.

V. Воздушные формы:

а) добывающие пищу в воздухе; б) высматривающие ее с воздуха.

По отношению к влажности воздуха Д.Н. Кашкаров выделяет

влаголюбивые (гигрофильные) и сухолюбивые (ксерофильные) формы; *по питанию* – растительноядные, всеядные, хищные и могильщики; *по месту размножения* – размножающихся под землей, на поверхности земли, в ярусе трав, в кустарниках, на деревьях.

У рыб классификация построена по форме тела (Г.В. Никольский, 1974), потому-что в водной среде это очень важный признак, отражающий высокую, а главное разную, плотность воды в зависимости от глубины местообитания популяции. На большой глубине в морских водоемах у рыб – ***плоская*** форма, в пресноводных водоемов с небольшой глубиной – ***круглая***.

Для насекомых обычно пользуются классификацией В.В. Яхонтова (1969):

1. Геобионты – обитатели почвы.

2. Эпигеобионты – обитатели более или менее открытых пространств.

3. Герпетобионты – живущие среди органических остатков на поверхности почвы, под опавшей листвой.

4. Хортобионты – обитатели травяного яруса.

5. Тамнобионты и дендробионты – обитатели кустарников и деревьев.

6. Гидробионты – водные насекомые.

Таким образом, жизненная форма как растений, так и животных, наглядно свидетельствует о том, какой образ жизни ведет популяция вида.

4. Понятие конвергенции

Внешнее сходство жизненных форм организмов, развивающихся в сходной среде обитания, называется конвергенцией. Сходные приспособления это, прежде всего сходные способы перенесения наиболее трудных условий, лежащих за пределами оптимальных.

В сходных условиях произрастания даже неродственные виды могут принимать сходную форму роста (в воде у рыб, дельфинов (млекопитающее), пингвинов (птица), ластоногих (млекопитающие) – обтекаемые тела, ласты и плавники, выполняющие сходные функции; в лесу – хвойные и лиственные деревья; в воздухе у всех птиц крылья, перья, трубчатые кости и пр.). Внешнее сходство скрывает глубокие

различия строения внутренних органов и обмена веществ.

ПРИМЕР КОНВЕРГЕНЦИИ среди **широколиственных листопадных субтропических деревьев**. Здесь четко выделяется группа видов растений с общим комплексом биоморфологических признаков. Это деревья во взрослом состоянии обычно:

- средней высоты,
- средней энергии роста,
- маловетвистые, с толстыми ветвями,
- очень крупными листьями
- гладкой, довольно тонкой корой.

Охарактеризованная жизненная форма представлена видами из родов *Castsnea*, *Quercus*, *Catalpa*, *Ficus*, и т.д.

С группой жизненных форм **широколиственных деревьев умеренного климата** данная группа обнаруживает переходы по разным признакам. **Яркие морфологические отличия проявляются в увеличении общих размеров растений, утоньшении побегов и уменьшении размеров листьев.**

Среди широколиственных деревьев умеренных широт встречаются виды, подобные субтропическим широколиственным породам по ряду габитуальных признаков, например клен зеленокорый (*Acer tegmentosum*) на Дальнем Востоке. Его свойственны особые крупнолистность и гладкокорость в отличие от других аборигенных видов. Эти признаки не являются показателями их экологических особенностей, и среди них они „не работают".

В условиях умеренного муссонного климата многие деревья имеют стволы с толстой трещиноватой пробковой коркой – приспособлением для перенесения контрастных погодных условий в зимние месяцы.

Примеры относительности экологического значения любых морфологических признаков, взятых отдельно, можно умножать бесконечно.