Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«КАЛИНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

О. М. Бедарева

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины для студентов,
обучающихся в бакалавриате по направлению подготовки
35.03.03 Агрохимия и агропочвоведение

Калининград
Издательство ФГБОУ ВО «КГТУ»
2022

УДК 574 (075.8)

Рецензент

кандидат биологических наук, доцент кафедры агрономии и агроэкологии ФГБОУ ВО «КГТУ» Е. А. Барановская

Бедарева, О. М.

Экология растений: учеб.-методич. пособие по изучению дисциплины для студ. бакалавриата по напр. подгот. 35.03.03 Агрохимия и агропочвоведение / О. М. Бедарева. – Калининград: Изд-во ФГБОУ ВО «КГТУ», 2022. – 65 с.

В учебно-методическом пособии по изучению дисциплины «Экология растений» представлены учебно-методические материалы по освоению тем лекционного курса, включающие подробный план лекции по каждой изучаемой теме, вопросы для самоконтроля, форма обучения очная.

Табл. 1, список лит. – 10 наименований

Учебное пособие рассмотрено и рекомендовано к опубликованию кафедрой агрономии и агроэкологии 28 июня 2022 г., протокол № 8

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины рекомендовано к изданию в качестве локального электронного методического материала методической комиссией института агроинженерии и пищевых систем ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» 30 июня 2022 г., протокол № 8

УДК 574 (075.8)

© Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Калининградский государственный технический университет», 2022 г.
© Бедарева О. М., 2022 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ…… 4
1. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ……... 6
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК……... 64

ВВЕДЕНИЕ

Целью освоения дисциплины «Экология растений» является формирование знаний и умений, связанных с изучением влияния экологических факторов на растительные организмы и сообщества, экологическими задачами сельского хозяйства в контексте аут- и синэкологических проблем и методами их решения.

Задачи изучения дисциплины:

- изучение классификации экологических факторов;
- изучение влияния экологических факторов на жизнедеятельность растения, его продуктивность на уровне анатомо-морфологической структуры, оценки уровня физиологических процессов;
- выявление комплексного воздействия факторов среды в контексте ценопопуляционных взаимодействий в экосистеме;
- освоение основных направлений устойчивого развития экосистем, агроэкосистем и оптимизации их использования.

При реализации дисциплины «Экология растений» организуется практическая подготовка путем проведения лабораторных работ, предусматривающих участие обучающихся в выполнении отдельных элементов работ, связанных с будущей профессиональной деятельностью.

В результате освоения дисциплина студент должен:

Знать: базовые (общепрофессиональные) представления о теоретических основах общей экологии.

Уметь: применять экологические методы исследований, используемые при изучении сообществ живых организмов при решении типовых профессиональных задач.

Владеть: основными методами, применяемыми в популяционной экологии растений, методами экологии микроорганизмов и растений.

Для успешного освоения дисциплины «Экология растений», студент должен активно работать на лекционных и лабораторных работах, организовывать самостоятельную внеаудиторную деятельность.

Для оценивания поэтапного формирования результатов освоения дисциплины (текущий контроль) предусмотрены тестовые и практические задания. Тестирование обучающихся и решение практических задач проводится на лабораторных работах после изучения соответствующих тем. Тестовое задание предусматривает выбор правильного ответа на поставленный вопрос из предлагаемых вариантов ответа. Перед проведением тестирования преподаватель знакомит студентов с вопросами теста, а после проведения тестирования проводит анализ его работы. Перечень примерных тестовых и практических заданий представлен в фонде оценочных средств по данной дисциплине.

Промежуточная аттестация проводится в виде зачета, к которому допускаются студенты, успешно освоившие темы курса и имеющие положительные оценки.

При необходимости для обучающихся инвалидов или обучающихся с ОВЗ предоставляется дополнительное время для подготовки ответа с учетом его индивидуальных психофизических особенностей.

Для успешного освоения дисциплины «Экология растений» в учебно-методическом пособии по изучению дисциплины приводится краткое содержание каждой темы занятия, перечень ключевых понятий, вопросов для самоконтроля и подготовки и организации самостоятельной работы студентов.

1. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

Осваивая курс «Экология растений», студент должен научиться работать на лекциях, лабораторных работах и организовывать самостоятельную внеаудиторную деятельность. В начале лекции необходимо уяснить цель, которую лектор ставит перед собой и студентами. Важно внимательно слушать, отмечать наиболее существенную информацию и кратко ее конспектировать; сравнивать то, что услышано на лекции с прочитанным и усвоенным ранее материалом в области экологии растений, укладывать новую информацию в собственную, уже имеющуюся, систему знаний. По ходу лекции необходимо подчеркивать новые термины, определения, устанавливать их взаимосвязь с изученными ранее понятиями.

Тематический план лекционных занятий (ЛЗ) представлен в табл. 1.

Таблица 1 – Объем (трудоемкость освоения) и структура ЛЗ

Номер темы	Содержание лекционного занятия	Кол-во часов ЛЗ	
		очная форма	заочная форма
1	Тема 1. Введение. Свет и его экологическое значение	2	-
2	Тема 2. Тепло как экологический фактор	2	-
3	Тема 3. Вода как экологический фактор	2	
4	Тема 4. Почвенные и орографические факторы	2	-
5	Тема 5. Экологические особенности растений засоленных почв; растений сыпучих песков. Экологические особенности растений сфагновых болот	4	-
6	Тема 6. Биотические факторы	2	-
Итого		14	-

Если лектор приглашает студентов к дискуссии, то необходимо принять в ней активное участие. Если на лекции студент не получил ответа на возникшие у него вопросы, он может в конце лекции задать эти вопросы лектору курса дисциплины.

Тема 1. Введение. Свет и его экологическое значение

Ключевые вопросы темы:

1. Наука экология растений и ее задачи. Понятийный аппарат. Классификация экологических факторов. Законы экологии.
2. Каким образом происходит поглощение и усвоение лучистой энергии?
3. Какие приспособления имеют растения для усвоения лучистой энергии?
4. Типы растений по отношению к свету.
5. Основные приспособления растений к различным условиям освещения.

Ключевые понятия: экологический фактор, законы экологии, свет, радиация, фотосинтетическая активная радиация (ФАР), факультативные гелиофиты, облигатные гелиофиты, сциофиты, адаптации к фактору света.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос рассматривается связь экологии с другим науками, терминологическая база. Поскольку каждое растение входит в состав какого-либо биогеоценоза и связано со всеми другими его компонентами − животными, микроорганизмами и грибами, а также с почвами, климатическими особенностями, особенностями рельефа и геологии − экология растений, как наука, теснейшим образом связана с такими науками как: систематика растений, почвоведение, климатология, метеорология и др. (Березина, 2009). Экология растений связана и с фитогеографией, биогеографией и другими науками географического цикла. Для понимания процессов приспособления и существования растений в изменяющейся среде современная экология растений привлекает данные таких наук, как: физиология, генетика, цитоэкология, популяционная экология, экология сообществ. Для обработки результатов исследований наука привлекает данные: статистики, математического моделирования, компьютерных технологий. Химия и Физика предлагает экологии растений свои методы исследований и экологические приборы. Экология растений имеет связи с гуманитарными науками: охрана природы, ландшафтное озеленение и др. Для понимания процессов изменения растительного покрова наука использует данные палеоклиматологии и палеогеографии, археологии, палеоботаники, этнографии, истории. Наконец, для понимания взаимодействия природы и человека используются данные социологии и философии

Основные термины экологии растений и смежных наук.

Экосистема − любое сообщество живых существ и его среда обитания, объединенные в единое функциональное целое, возникающее на основе взаимозависимости и причинно-следственных связей, существующих между отдельными экологическими компонентами.

Геосистема – особого рода материальная система, состоящая из взаимообусловленных природных компонентов, взаимосвязанных в своём размещении и развивающихся во времени как части целого.

Природно-территориальный комплекс (ПТК) − конкретное локальное или региональное сочетание природных географических компонентов; пространственно-временная система географических компонентов, взаимообусловленных в своём размещении и развивающихся как единое целое.

Биогеоценоз − система, состоящая из косной (неживой) среды – экотопа и живых организмов, образующих биоценоз.

Биоценоз − совокупность популяций всех видов живых организмов, населяющих определенную географическую территорию, отличающуюся от других соседних территорий по химическому составу почв, вод, а также по ряду физических показателей (высота над уровнем моря, величина солнечного облучения и т. д.).

Фитоценоз (растительное сообщество) – совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории, характеризующаяся определённым составом, сложением, строением и взаимоотношениями растений как друг с другом, так и с условиями среды. Характер этих взаимоотношений определяется, с одной стороны, экологическими свойствами растений, с другой – свойствами местообитания, т. е. характером климата, почвы и влиянием человека и животных.

Агроценозы − биоценозы на землях сельскохозяйственного пользования.

Популяция − элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.

Ценопопуляция − совокупность особей вида в пределах одного фитоценоза, занимающего определённое местообитание.

Консорция − совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически или топически связана с центральным видом — автотрофным организмом.

Конфасции − отдельные особи растений в совокупности с симбионтами (организмами иных трофических уровней − паразитами, полупаразитами, собственно симбионтами), которые находятся в непосредственной физиологической связи с растениями-хозяевами.

Экологическими факторами называются элементы окружающей среды, влияющие на организмы.

В современной экологии принято выделение факторов−ресурсов и факторов условий.

Экологические ресурсы − факторы, которые в процессе жизнедеятельности организмов потребляются и расходуются. За ресурсы между растениями происходит конкуренция. К ним относятся: свет, вода, элементы минерального питания, углекислый газ, кислород (в почве и воде), физическое пространство (объем почвы и территории).

Экологические условия − факторы, которые не расходуются в процессе жизнедеятельности организмов. Конкуренция за факторы−условия не происходит, но они существенно влияют на способность растений конкурировать за ресурсы. К ним относят: тепло, влажность воздуха, кислотность среды, соленость, скорость течения воды, содержание неиспользуемых в питании загрязняющих веществ.

Классификации экологических факторов

По происхождению и характеру действия все экологические факторы подразделяют на группу абиотических (факторы неорганической, или неживой, среды) и группу биотических (связанных с влиянием живых существ). Это разделение в известной степени условно, поскольку многие абиотические факторы испытывают сильное влияние жизнедеятельности живых организмов (Горышина, 1979).

I. *Абиотические факторы*:

а) климатические − свет, тепло, воздух (его состав и движение), влага (включая осадки в разных формах, влажность почвы, влажность воздуха);

б) эдафические (или почвеннотрунтовыс) − механический и химический состав почв, их физические свойства и т. д.;

в) топографические (или орографические) − условия рельефа. Приведенная классификация абиотических факторов относится в основном к наземным растениям. На водные растения влияет иной комплекс факторов, определяемый свойствами воды как среды обитания. Для них весьма существенны факторы гидрофизические и гидрохимические.

II. *Биотические факторы*:

а) фитогенные − влияние растений-сообитателей как прямое (механические контакты, симбиоз, паразитизм, поселение эпифитов), так и косвенное (фитогенные изменения среды обитания для растений);

б) зоогенные − влияние животных (поедание, вытаптывание и прочие механические воздействия, опыление, распространение зачатков, а также косвенное влияние на среду).

Отдельно выделяют группу факторов, связанную с деятельностью человека:

III. *Антропогенные факторы* − все формы влияния человека на растения: как непосредственно на растения и их сообщества, так и на все параметры местообитания.

По характеру воздействия на организм выделяют экологические факторы:

а) прямодействуюшие − непосредственно влияющие на обмен веществ, формообразовательные процессы, развитие (тепло, вода, состав и движение воздуха, сенокошение, поедание животными, пожары, перенос семян и плодов и т. д.);

б) косвенно-действующие − влияющие на организм через изменение других факторов (высота над уровнем моря и экспозиция склонов, географическая широта, удаленность от океана. материнская горня порода, влияние соседних растительных сообществ и др.). Эти факторы действуют и на растения, и на другие компоненты экосистемы, которые в свою очередь опосредованно влияют на ботанические объекты.

Факторы, действующие косвенно, важны не менее прямодействующих, так как именно через их воздействие растение получает комплекс условий, обеспечивающий возможность жизни на данной территории (Двораковский,1983).

Закон Либиха (Закон минимума), закон толерантности В.Э. Шелфорда

На организм действует много факторов, но в совокупном давлении среды часто можно выделить те, которые сильнее всего ограничивают успешность его жизнедеятельности.

В случае если какой-либо из факторов, составляющих условия существования, имеет пессимальное (самое негативное) значение, то он ограничивает действие остальных факторов (как бы благоприятны они ни были)

и определяет конечный результат действия среды на растение; изменить этот результат в таком случае можно только воздействием на ограничивающий фактор. Этот «закон ограничивающего фактора» вначале был сформулирован в 1846 году агрохимиком Ю. Либихом. Рисуя бочку с отверстиями, он указал, что уровень жидкости в ней определяет только самое нижнее отверстие. Было замечено, что при недостатке в почве или питательном растворе одного из необходимых химических элементов никакие удобрения, содержащие другие элементы, на растение не действуют, и только добавление «иона в минимуме» дает прибавку урожая. Выявленная закономерность была названа им законом минимума.

Впоследствии, развивая идею Либиха, Ф. Блэкман в 1909 г предложил *принцип ограничивающих факторов*, в котором считается, что наиболее значимым для организма тот фактор, который больше всего отклонен от оптимальных для него значений. Именно эти ограничивающие (лимитирующие) факторы среды близкие к критическим, и ограничивают возможность существования вида в этих условиях, несмотря на оптимальные значения других факторов. В 1913 г. ту же закономерность сформулировал в виде закона толерантности американский специалист по экологии водных животных В. Э. Шелфорд.

Так, в приполярных районах лимитирующим фактором для растений обычно выступает тепло, в тропической пустыне − вода. В Ульяновской области, например, (в условиях лесостепной зоны) лимитирующим фактором для широкого распространения ели является низкая относительная влажность воздуха.

Закон оптимума, аутэкологические и синэкологические ареалы и оптимумы

Закон оптимума указывает, что каждый фактор имеет определенные пределы положительного влияния на организмы. Результат действия переменного фактора зависит, прежде всего, от силы его проявления. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей. Графическим выражением этой зависимости является одновершинная (колоколовидная) кривая, где по горизонтали указывается интенсивность воздействия фактора, а по вертикали − степень благоприятности его воздействия. В центре под такой кривой располагается *зона оптимума* (наблюдаются наилучшие показатели жизнедеятельности растений). Чем больше отклонение фактора от этих показателей, тем менее это благоприятно для организма. По обе стороны от зоны оптимума располагаются *зоны пессимума* (зоны угнетения). В месте пересечения кривой с горизонтальной осью находятся критические точки − минимума и максимума − они соответствуют крайним значениям фактора, за пределами которых наступает гибель организма. Пределы выносливости между критическими точками называют экологической валентностью (толерантностью) живых существ по отношению к конкретному фактору среды.

В экологии растений принято выделять два типа оптимумов (они соответствуют ареалам распространения) вида:

1. ***Аутэкологический*** (или потенциальный, физиологический). Он подразумевает те условия, которые вид потенциально может занять при отсутствии конкуренции с другими видами и отражает физиологические возможности вида.

2. ***Синэкологический*** (или фитоценотипический, фактический). Это такие условия среды, в которых вид играет наибольшую роль в естественном растительном покрове, конкурируя при этом с соседями. Из-за зависимости от конкурентной обстановки этот оптимум (и ареал) для вида не является стабильным.

Соотношение обоих типов ареалов может быть различным. У некоторых видов они совпадают (например, у культурных видов в искусственных посадках или посевах). Как правило, аутэкологический (потенциальный, физиологический) ареал намного шире синэкологического (фактического, фитоценотического). Например, у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) физиологический оптимум приходится на умеренно влажные богатые почвы, а фитоценотический (фактический) в совершенно других условиях. На территории Ульяновской области, например, сосна растет на сухих песчаных почвах, куда вытесняется более конкурентоспособными в этих условиях широколиственными породами. Примером более широкого фактического ареала по сравнению с физиологическим могут служить посадки тропических растений в Ботанических садах, где им создают специальные условия, поддерживаемые человеком.

Всё разнообразие экологических факторов и закономерности их действия определяют географическое распространение растений (арктические пустыни, тундра, тайга, хвойные и широколиственные леса, субтропические, тропические и экваториальные леса, степи, пустыни и т. д.)

При ответе на второй вопрос рассмотреть экологическое значение света для роста и развития растений. На Землю поступает около одной двухмиллиардной всей излучаемой Солнцем энергии, что составляет (за пределами земной атмосферы) 1,95 кал/см^2·мин, или 136 мВт/см^2 («солнечная постоянная»). Растительный покров воспринимает солнечную радиацию, прошедшую сквозь атмосферу и значительно измененную по количеству и составу. 42 % всей падающей радиации отражается атмосферой в мировое пространство, 15 % поглощается толщей атмосферы и идет на ее нагревание и только 43 % достигает земной поверхности. Эта доля радиации состоит из прямой радиации (27 %) – почти параллельных лучей, идущих непосредственно от Солнца и несущих наибольшую энергетическую нагрузку, и рассеянной (диффузной) радиации (16 %) – лучей, поступающих к Земле со всех точек небосвода, рассеянных молекулами газов воздуха, капельками водяных паров, кристалликами льда, частицами пыли, а также отраженных вниз от облаков. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют суммарной радиацией.

Растения, основная масса которых расположена над поверхностью земли, получают часть радиации и в виде света, отраженного от поверхности почвы, воды и других растений. Эта часть – отраженная радиация – величина ее зависит от свойств отражающей поверхности.

Интенсивность прямой солнечной радиации измеряют с помощью специальных приборов – актинометров и пиргелиометров, интенсивность суммарной радиации – с помощью пиранометров. Рассеянная радиация измеряется также пиранометрами, затеняемыми от прямых солнечных лучей специальным экраном. Для измерения освещенности служат люксметры.

Для оценки света, получаемого растениями, кроме количественной характеристики очень важно знать и качественный состав света, т. е. соотношение лучей с разной длиной волны, или спектральный состав. Следует иметь в виду, что человеческий глаз и растение по-разному воспринимают спектральный состав света. Для глаза человека наиболее ярки лучи в желто-зеленой части спектра, в то время как для зеленых растений наиболее важны красные и синие лучи, поглощаемые хлорофиллом. Поэтому, рассматривая свет как фактор среды для растений, следует и оценивать его «глазами растения».

В экологии и физиологии растений качественный состав света принято выражать по содержанию в нем тех лучей, которые оказывают наибольшее физиологическое воздействие на растения. В спектре солнечных лучей выделяют область фотосинтетически активной радиации (ФАР), используемой растениями в процессе фотосинтеза. Это лучи с длиной волны 380–710 нм Для ФАР определяют интенсивность, выражая ее в энергетических единицах (Дж/см^2·мин и др.), а также процент содержания лучей определенной длины волны или всей ФАР в общем потоке радиации. В зависимости от высоты Солнца прямая радиация содержит от 28 до 43 % ФАР; рассеянная радиация при облачном небе – 50–60; рассеянная радиация голубого неба – до 90 % (в основном за счет синей компоненты ФАР).

Следует учесть, что на годовой сумме отражается не только интенсивность радиации, но и продолжительность дня, нарастающая летом от экватора к полюсам.

Для растительного покрова важна не столько общая сумма радиации за год, сколько обеспеченность ею вегетационного периода. Если учитывать радиацию только в течение вегетационного сезона, то различие между северными и южными широтами меньше, чем по годовой сумме, поскольку на севе ре сниженная интенсивность радиации в известной мере компенсируется продолжительностью летнего дня.

Широтным изменениям подвержены не только количество радиации, но и ее качественный состав. Об этом свидетельствует различное содержание ФАР в солнечной радиации в разных географических зонах.

Кроме общегеографических закономерностей на количество света, получаемого растениями, существенно влияет ряд причин местного характера Одна из них – состояние атмосферы (прозрачность или, напротив, замутненность вследствие примесей, загрязнения и т. д.

Другая причина – особенности рельефа местности. Известно, что при падении лучей на наклонную поверхность приход энергии уменьшается в зависимости от угла падения; в распределении солнечной радиации имеют значение крутизна склона и его ориентация по отношению к сторонам света. Так, южный склон крутизной 20° на широте Санкт-Петербурга (60° с. ш.) в летний

день получает больше солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность на широтах Ульяновской области (52–55° с. ш.). И, наоборот, на широте Ульяновска на северный склон с крутизной всего 10° радиации приходится меньше, чем на горизонтальную поверхность под Санкт-Петербургом.

На условия освещенности немалое влияние оказывают свойства субстрата, на котором растут растения, – его способность к отражению света, характеризуемая величиной альбедо (отношение отраженной радиации к падающей).

За счет отраженной радиации растения на светлых субстратах (меловые обнажения, светлые пески и т. д.) получают дополнительное освещение по сравнению с растениями, произрастающими на черноземе и других темноцветных почвах. То же можно сказать и о растениях, обитающих у воды, где альбедо особенно велико утром и вечером при низком стоянии солнца.

Световые условия местообитания для растений иногда совершенно преобразуются под влиянием растений-сообитателей. При совместном произрастании растений в растительных сообществах блики и затененные участки постоянно меняют расположение и конфигурацию, так что в целом создается весьма сложный режим «мелькающего» света. Внутри насаждений спектральный состав света сильно изменен: проходя сквозь зеленый «фильтр» листовых пологов, солнечная радиация теряет значительную долю ФАР, поглощаемой листьями, и до нижних ярусов доходит не только ослабленной, но и сильно обедненной наиболее ценными для растений лучами.

Необходимо учитывать и изменения световых условий во времени. Свет – один из самых динамичных факторов среды, поэтому при характеристике световых условий местообитания растений необходимо учитывать и их временную изменчивость (суточную, сезонную). Так, в наших листопадных лесах травяной покров, кустарники и подрост в условиях сильного освещения находятся лишь ранней весной, пока не развернулись почки на деревьях, а в течение всего лета они растут в глубокой тени. Напротив, для травянистых растений наших сосновых и сосново-широколиственных лесов освещение более или менее постоянно в течение года. Есть растения, получающие максимальное освещение в конце вегетационного периода, например, пожнивные сорняки после уборки основной сельскохозяйственной культуры -щирица обыкновенная (*Amaranthus retroflexus*), щетинник (мышей) зеленый (*Setaria viridis*), куриное просо (*Echinochloa crusgalli*), курай (*Salsola rutenica*) или травянистые виды наших лиственных лесов, развивающиеся осенью, после листопада древесных пород.

При ответе на третий вопрос необходимо рассмотреть лист с точки зрения усвоения энергии. Основной орган, воспринимающий радиацию, – лист, и от его оптических свойств в значительной степени зависит «энергоснабжение» растения. Спектральная область поглощения радиации листом включает ультрафиолетовые (УФ), видимые и инфракрасные (ИК) лучи. УФ-лучи почти полностью поглощаются клеточными оболочками, цитоплазмой, ферментами и различными пигментами; ИК-лучи – водой, содержащейся в тканях листа, и цитоплазмой. В диапазоне видимого света лист имеет два максимума

поглощения: в области оранжево-красных (длина волны 660–680 нм) и сине-фиолетовых (460–490 нм) лучей.

Положение главного максимума поглощения в области красно- оранжевых лучей обусловлено тем, что в растениях преобладает зеленый пигмент – хлорофилл, в наибольшей степени поглощающий лучи с длиной волны 630–660 нм. Почему эволюция «выбрала» для растительного мира именно зеленую окраску? Кривая распределения энергии в спектре солнечной радиации показывает, что красно-оранжевые лучи наиболее богаты энергией, особенно при небольшой высоте солнца; таким образом, зеленый цвет листа обеспечивает наиболее эффективное «энергоснабжение» фотосинтеза.

Лист как оптическая система отличается чрезвычайно сложной и неоднородной внутренней структурой: и на уровне тканей (различные слои клеток, межклетники, проводящая система), и на уровне клетки (хлоропласты, способные к перемещениям и поворотам), и на уровне хлоропласта (система ламелл и гран, распределение молекул пигмента в гранах). Разнообразие структурных элементов и обилие межфазных границ обусловливают большое внутреннее рассеяние и отражение света. Поэтому даже тонкий лист поглощает света значительно больше, чем слой раствора пигментов соответствующей концентрации. Вместе с тем сложность внутренней структуры листа предоставляет большие возможности ее перестройки на разных уровнях (тканевом, клеточном, внутриклеточном) в зависимости от условий освещенности.

Кроме собственно оптических свойств листа на количество получаемой им радиации большое влияние оказывает положение листа как приемника солнечной радиации в пространстве. Большое значение имеет угол наклона листовой пластинки, от которого зависит приход солнечной энергии к листу.

Поскольку растения получают прямую солнечную радиацию от направленного (хотя и перемещающегося) источника, далеко не безразлична азимутальная ориентация листовой пластинки (если она наклонена). Иными словами, поступление радиации к листу будет весьма различаться в зависимости от обращения листовой пластинки к югу или к северу. Идеальным решением вопроса был бы «следящий» лист, поворачивающийся вслед за солнцем, однако такие случаи в растительном мире очень редки (известен пример подсолнечника, поворачивающего листья обвертки вместе с соцветием). Обычно ориентация листьев на растении более или менее диффузна, т. е. листья «смотрят во все стороны», что дает возможность в разные часы дня получать наибольшее количество радиации то одним, то другим частям растения. По выражению И. А. Шульгина (1973), растение можно назвать своего рода неподвижной локаторной системой, в которой часть приемников лучистой энергии всегда ориентирована к оптимальному потоку радиации в течение большей части дня.

Однако в определенных случаях наблюдается строго направленное расположение листовых пластинок. Это бывает или при одностороннем освещении при общем недостатке света (например, листья лесных трав близ опушки или близ «окна» в пологе древостоя все повернуты в сторону света) или при избыточном освещении (компасные растения).

Для обеспечения светом фотосинтезирующих структур растения прежде всего необходимо, чтобы листья были в достаточной степени освещены; это условие наиболее успешно выполняется в случае «монослоя» листовой поверхности (например, сплошная заросль ряски на поверхности пруда или лишайники на камнях). Но такая фотосинтезирующая система явно маломощна из-за малого индекса листовой площади (что и видно по очень небольшой биологической продуктивности такой заросли). Поэтому для повышения продуктивности целесообразнее увеличить количество и общую площадь фотосинтезирующих элементов, что достигается многоэтажным расположением листьев на отдельном растении и ярусным расположением растений в ценозе.

При ответе на четвертый вопрос приводим классификацию типов растений по отношению к свету.

По отношению к свету различают три основные группы растений: светолюбивые (или гелиофиты), тенелюбивые (сциофиты) и теневыносливые.

У светолюбивых растений экологический оптимум находится в области полного солнечного освещения, и сильное затенение действует угнетающе. Это растения открытых местообитаний или хорошо освещенных экологических ниш. Например, степные и луговые травы (василек луговой – *Centaurea cyanus*, гвоздика травянка – *Diantus deltoids*, иван-чай узколистный – *Chamenerion angustifolium*, одуванчик лекарственный – *Taraxacum officinale*, пижма обыкновенная – *Tanacetum vulgare*, цикорий обыкновеный – *Cichorium inthybus*, зверобой продырявленный – *Hyperium perforatum* и др.) скальные лишайники, виды альпийских лугов, прибрежные и водные растения (с плавающими листьями), ранневесенние травянистые растения наших листопадных лесов (хохлатка плотная – *Corydalis solida*, прострел раскрытый (сон-трава) – *Pulsatilla patens*, ветреничка лютиковая – *Anemonoides ranunculoides* и др.), большинство культурных растений открытого грунта и сорняков и т. д.

Тенелюбивые растения имеют оптимум в области слабой освещенности и не выносят сильного света. К этой группе принадлежат виды сильно затененных местообитаний. В основном затенение – результат «перехвата» света более высокорослыми растениямисообитателями. Поэтому весьма распространенные местообитания тенелюбов – это нижние затененные ярусы сложных растительных сообществ, например таежных ельников, наших лесостепных дубрав (воронец колосистый – *Actaea spicata*, вороний глаз четырехлистый – *Paris quadrifolia*, колокольчик крапиволистный – *Campanula trachelium*, копытень европейский – *Asarum europaeum*, недотрога обыкновенная – *Impatiens noli-tangere*, майник двулистный – *Majanthemum bifolium*, норичник шишковатый – *Scrophularia nodosa* и др.), тропических гилей. К тенелюбам относятся и многие наши комнатные и оранжерейные растения (в большинстве выходцы из травяного покрова или флоры эпифитов тропических лесов).

Теневыносливые растения имеют широкую экологическую амплитуду по отношению к свету (собственно, их можно было бы назвать свето- и теневыносливыми). Как правило, экологическая кривая отношения к свету у них несколько асимметрична, т. е. они лучше растут и развиваются при полной освещенности (или близкой к ней), но хорошо адаптируются и к слабому свету.

Это распространенная и очень пластичная группа. К этой группе относятся многие древесные породы (клен – *Acer platanoides*, вяз – *Ulmus laevis*, *U.glabra*, липа сердцелистная – *Tilia cordata*, орешник – *Corylus avellana* и др.), все травянистые растения широколиственных (особенно дубовых и липовых лесов), культурные растений (петрушка, сельдерей, щавель, шпинат и др.).

В водной среде затененность зелено-голубая, и растения водные, как и лесные, являются теневыносливыми растениями. Убывание силы света в воде с глубиной может идти в разном темпе, что зависит от степени прозрачности воды. Изменение состава света отражается на распределении групп водорослей, имеющих различную окраску. Ближе к поверхности растут зеленые водоросли, глубже – бурые, на больших глубинах – красные.

Свет малой интенсивности может проникать в почву, поэтому здесь возможна жизнь зеленых растений. Например, на влажных песчаных морских побережьях и пустошах можно найти сине-зеленые водоросли на глубине нескольких миллиметров от поверхности.

Потребность в свете в течение жизни растения все время меняется. Молодые растения переносят большее затенение, нежели взрослые. Для цветения требуется более сильное освещение, чем для роста. Для прорастания семян многим растениям свет не обязателен, некоторые семена прорастают только в темноте.

Отношение различных растений к продолжительности дня и периодичности солнечного освещения, так называемому фотопериодизму, неодинаково. В связи с этим различают две группы растений:

1) растения длинного дня, живущие в условиях, когда день заметно длиннее ночи (растения высоких широт и высокогорий);

2) растения короткого дня (день примерно равен ночи), растущие в тропиках и субтропиках, а также ранневесенние и позднеосенние растения умеренного климата.

Если растение короткого дня (например, просо) выращивается в условиях длинного дня, оно не цветет и не плодоносит. То же происходит с растениями длинного дня, растущими в условиях короткого дня (например, ячмень). В первом случае это объясняется тем, что за длинный день в листьях растений накапливается такое значительное количество продуктов ассимиляции, что они в течение короткой ночи не успевают переместиться в другие надземные части растения и весь последующий процесс ассимиляции заметно замедляется. Во втором случае растение длинного дня не успевает за короткий день накопить необходимое для генеративного развития количество продуктов ассимиляции.

При ответе на пятый вопрос рассматриваем адаптации растений к условиям светового режима:

1) ***Анатомо-морфологические приспособления***. Одно из наиболее наглядных различий внешнего облика растений в разных световых условиях – неодинаковая величина листовых пластинок. У светолюбивых растений листья обычно более мелкие, чем у тенелюбивых. Это хорошо видно при сравнении видов, родственных по систематическому положению, но живущих при разном освещении (например, колокольчик раскидистый *Campanula patula* и лесной –

C. trachelium; фиалка полевая – *Viola arvensis*, растущая на полях, лугах, опушках, и лесные фиалки – *V. mirabilis, V. hirta*; степной вид подмаренник настоящий *Galium verum* и лесной подмаренник пахучий – *G. odoratum*). Даже такие в целом «узколистные» роды, как злаки и осоки, под пологом леса обычно представлены видами со сравнительно широкой листовой пластинкой (например, *Calamagrostis arundinacea, Festuca sylvatica, F. gigantea, Carex pilosa*). Хорошим примером служит также сезонный диморфизм листьев у одной и той же особи медуницы – *Pulmonaria obscura, P. angustifolia*, растущей в наших лиственных лесах: весенние побеги, развивающиеся в еще необлиственном лесу при сильном освещении, несут мелкие сидячие листья, а летом в глубокой тени их сменяют крупные листья с широкой листовой пластинкой. Преобладание крупнолистных трав под пологом тенистых широколиственных (особенно дубовых) лесов дало повод назвать их «дубравным широкотравьем».

У растений затененных местообитаний листья имеют черты «теневой» структуры. В одних случаях мезофилл совсем не дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму, в других – клетки верхнего слоя несколько отличаются от нижних по форме и расположению, но не являются настоящими палисадными (узкими и длинными). Пластинка листа тонкая, как бы сильно «раскатанная», с большой удельной поверхностью, что способствует лучшему проникновению света вглубь листа. Клетки теневых листьев обычно крупные, сложение мезофилла очень рыхлое, хорошо развита система межклетников. Устьица крупные, редко рассеянные; в отличие от световых листьев они расположены только на нижней стороне листа. Для теневых листьев характерны извилистые очертания клеток эпидермиса как нижнего, так и верхнего.

Значительные различия световых и теневых листьев обнаруживаются на уровне пластидной системы. В условиях сильной освещенности число хлоропластов, приходящееся на единицу площади листовой пластинки, в несколько раз больше, чем у растений в затенении. Отчасти это связано с тем, что световые листья имеют большую толщину мезофилла, но и сама «густота наполнения» клетки хлоропластами у световых растений гораздо выше, чем у теневых. Сами хлоропласты у гелиофильных растений более мелкие и светлые (с малым содержанием хлорофилла), а у теневых – крупные и темные, что способствует лучшему проникновению света в ассимилирующие ткани (иными словами, лучшему освещению каждого хлоропласта).

2) ***Физиологические адаптации растений к световым условиям местообитания***. Они охватывают различные жизненные функции. Известно, например, что у светолюбивых растений ростовые процессы более чутко реагируют на недостаток света, чем у теневых. В результате наблюдается усиленное вытягивание стеблей, помогающее растениям «пробиться» к свету, в верхние ярусы растительных сообществ. Особенно большое значение данное свойство имеет для светолюбивых лиан.

Основные физиологические адаптации к свету лежат в сфере фотосинтеза и фотосинтетического аппарата. Установлено, что листья теневых растений по сравнению со световыми содержат повышенное количество хлорофилла. Это

хорошо заметно даже по внешнему виду листьев, обычно в затенении имеющих более густую темно-зеленую окраску.

От условий освещенности зависит не только количество, но и состав пигментов листа. Известно, что хлорофилл в листе представлен целым рядом форм с несколько различным строением молекулы и разными спектрами поглощения света. У растений открытых и хорошо освещенных местообитаний форма «*а*» значительно преобладает над формой «*б*», а в затенении доля хлорофилла «а» падает и отношение *а : б* гораздо меньше.

Еще один способ, которым теневыносливые растения при низкой освещенности достигают продуктивности фотосинтеза, достаточной для поддержания существования вида, это своего рода компенсация слабого фотосинтеза увеличением ассимилирующей площади, снижением интенсивности дыхания и уменьшением относительной массы нефотосинтезирующих тканей (корни, ветви и др.). В результате у теневыносливых форм даже при сильном затенении сохраняется преобладание приходной части баланса газообмена над расходом- затратами органического вещества на дыхание, т. е. положительный баланс органического вещества, обеспечивающий нарастание фитомассы. В то же время у светолюбивых видов даже при небольшом затенении потери на дыхание преобладают, и баланс становится отрицательным.

При сильном затенении, когда возможности создания органического вещества ограничены, далеко не всегда обеспечено генеративное размножение, связанное с большими затратами пластических веществ на образование цветков, цветоносных стеблей, плодов и семян. В связи с этим у многих лесных трав преобладает вегетативное размножение с помощью корневищ и других подземных органов, а некоторые виды (сныть в наших широколиственных лесах, майник двулистный) почти полностью перешли на этот способ размножения.

Своеобразной формой физиологической адаптации при резком недостатке света может служить потеря растением способности к фотосинтезу, переход к гетеротрофному питанию готовыми органическими веществами. Такими факультативными гетеротрофами являются, например, некоторые синезеленые водоросли, обитающие в более или менее глубоких слоях почвы, в то время как на поверхности они сохраняют способность к фотосинтезу. Глубоководные планктонные водоросли, живущие на глубине 100 м, хотя и содержат хлорофилл, но не способны к фотосинтезу и полностью перешли на гетеротрофный способ питания. Иногда такой переход становится безвозвратным в связи с потерей растениями хлорофилла; таковы орхидные тенистых лесов, (гнездовка – *Neottia nidus avis*, вертляница – *Monotropa hypopitys*). Эти виды живут за счет мертвых органических остатков, получаемых от древесных пород и других растений.

3) ***Сезонные адаптации растений к световому режиму***. В тех местообитаниях, где затенение действует на растения не все время, а в течение определенного отрезка вегетационного сезона, существует еще одна возможность адаптации растений к световому режиму – такая организация жизненных процессов во времени, при которой основной период ассимиляции не совпадает с периодом сильного затенения. Яркий пример таких сезонных

адаптации представляют травянистые растения наших листопадных лесов. В течение вегетационного сезона в их травяном покрове освещенность неодинакова: непродолжительный светлый весенний период до распускания почек на деревьях сменяется глубоким и длительным летним затенением, а осенью после листопада наступает осветление. Весенняя экологическая ниша используется светолюбивыми эфемероидами – многолетними травянистыми растениями с краткой (всего несколько недель) вегетацией и длительным покоем. В наших широколиственных лесах это: хохлатка плотная – *Corydalis solida*, гусиные луки (*Gagea lutea, G. minima*), ветреничка лютиковая (*Anemonoides ranunculoides*), ветреничка алтайская (*Anemonoides altaica*), первоцвет (*Primula veris*) и др. Они прорастают и начинают цвести сразу же после таяния снега в лесу, а ко времени полного развития листвы на деревьях и установления тени уже заканчивают вегетацию и теряют надземные части. Период глубокого затенения эфемероиды переживают в состоянии летнего покоя, в виде подземных органов – луковиц, клубней, корневищ.

Другой тип сезонной адаптации к режиму освещенности под пологом листопадных лесов наблюдается у длительновегетирующих травянистых растений, сезонное развитие которых начинается еще в безлистном лесу и кончается глубокой осенью. Это сныть – *Aegopodium podagraria*, копытень – *Asarum europaeum*, ясменник – *Asperuta odorata*, медуница (*Pulmonaria angustifolia, P. obscura*) и др.

Способность растений выносить недостаток света в большой степени зависит от комплекса других экологических факторов. В оптимальных для вида (или близких к оптимуму) климатических и почвенных условиях теневыносливость обычно выше. В связи с этим в умеренных широтах, где условия для растений ухудшаются по направлению к северу, наблюдаются определенные географические закономерности в отношении к свету у широко распространенных видов: в северных частях ареала они более светолюбивы, чем в южных.

Возрастание светолюбия при общем понижении температуры по направлению к северу – одна из причин смены местообитаний некоторых видов на более осветленные: так, лесные таежные виды (черника и др.) в зоне лесотундры и тундры хорошо растут в открытых местообитаниях; сныть – *Aegopodium podagraria* – один из наиболее теневыносливых видов наших лесостепных дубрав – на северо-западе и севере европейской части России обычно растет по опушкам, в редких кустарниковых зарослях и даже на лугах. В таком же направлении изменяется отношение растений к свету и при подъеме в горы: например, в низкогорном поясе Карпат кустарнички (черника, голубика) и некоторые травянистые виды (*Soldanella hungarica)*, Homogyne alpina) держатся под пологом еловых лесов, а в субальпийском и альпийском поясах прекрасно растут в открытых кустарничковых зарослях и луговых травостоях. Эти примеры – хорошая иллюстрация взаимодействия экологических факторов при их совместном влиянии на растение.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое фотосинтетически активная радиация (ФАР)?
2. Поглощение и усвоение лучистой энергии зелеными растениями.
3. Какие приспособления зеленых растений к использованию света Вы знаете?
4. Какие типы растений по отношению к свету Вам известны?
5. Что такое относительное световое довольствие?
6. Что такое компенсационная точка?
7. Какие группы растений Вам известны?
8. Какие приспособления растений к слабому освещению Вы знаете?

Тема 2. Тепло как экологический фактор

Ключевые вопросы темы

1. В чем состоит влияние температуры на растения и растительность?
2. В чем заключаются причины гибели растений от высоких и низких температур?
3. Как классифицируются по отношению к теплу древесные растения?
4. В чем проявляется устойчивость растения и его органов к перегреву и к низким температурам?
5. Как приспособлены растения разных широт к тепловому режиму?

Ключевые понятия: тепловой режим, температурный фактор, криофиты, микротермы, мезотермы, мегатермы.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос рассмотреть тепло как один из главнейших экологических факторов. Источник тепла – энергия солнечных лучей, которая в растении превращается в тепловую. Энергетический поток поглощается почвой и надземными частями растений. Это тепло передается нижним почвенным горизонтам, идет на обогревание приземных слоев воздуха, расходуется на испарение с поверхности почвы, излучается в атмосферу, у наземных растений тратится на испарение.

Температурные условия на суше определяются географическим положением (географической широтой и удаленностью от океана), рельефом (высотой над уровнем моря, крутизной и экспозицией склонов), сезоном, временем дня. Очень важной характеристикой температурных условий являются суточные и сезонные колебания температур.

Достаточно разнообразны тепловые условия в водоемах, но температура здесь колеблется меньше, чем на суше, особенно в морях и океанах.

В ходе эволюции растения выработали приспособления к различным температурным условиям, как к высоким, так и к низким температурам. Так, в горячих гейзерах с температурой воды до 90°С живут сине-зеленые водоросли, у некоторых наземных растений листья прогреваются до 53 °С и не погибают (финиковая пальма). Растения приспосабливаются также к низким температурам: в Арктике и высокогорьях, на поверхности льда и снега

развиваются некоторые виды водорослей. В Якутии, где морозы достигают – 68°С, хорошо растет лиственница.

Способность растений переносить высокие и низкие температуры обусловлена как морфологическим строением (размерами, формой листьев, характером их поверхности), так и физиологическими особенностями (свойствами протоплазмы клеток).

Тепло влияет на сроки прохождения растением фенологических фаз. Так, начало развития растений на Севере, как правило, задерживается. При распространении какого-либо вида растения на север фаза цветения и плодоношения наступает все позже. Поскольку вегетационный период становится по мере движения на север все более коротким, растение не успевает сформировать плоды и семена, что препятствует его расселению. Таким образом, недостаток тепла ограничивает географическое распространение растений.

Температурный фактор влияет и на топографическое распространение растений. Даже на очень ограниченной территории температурные условия водоразделов, склонов разной экспозиции и крутизны будут различны, особенно в горных районах. Водоразделы нагреваются больше, чем склоны северной и восточной экспозиций, склоны южной экспозиции прогреваются лучше, чем водоразделы, и т. д. Поэтому в северных районах на склонах южной экспозиции могут расти виды, характерные для водораздельных условий более южных районов.

При ответе на второй вопрос необходимо различать температурные границы. Являясь экологическим фактором первостепенной важности, тепло, однако, не оказывает формирующего влияния на внешний облик растения, его морфологические особенности в такой степени, как вода или свет. По внешнему виду растения трудно бывает определить, выросло оно в теплом или умеренно холодном климате. Также без наблюдения нельзя определить, может ли растение перезимовать с зелеными листьями или они на зиму отмирают.

Некоторые растения сохраняют листья зелеными в течение всего года даже в районах с суровой зимой (большинство хвойных, лесные и болотные кустарнички - брусника, багульник, клюква); остаются зелеными некоторые многолетние лесные травы (копытень, грушанка), озимые хлебные злаки, однако у лиственных древесных растений, растущих в странах с холодной зимой, листья на зиму опадают, а у травянистых многолетников отмирают и стебли.

Для каждого вида растений нужно различать две температурные границы: минимальную и максимальную, т. е. такие температуры, при которых прекращаются жизненные процессы в растениях, и оптимальную температуру, наиболее благоприятную для жизнедеятельности растений. Для различных физиологических процессов (фотосинтез, дыхание, рост) у одного и того же вида растения положение этих границ неодинаково. Различно оно и для фенологических фаз у древесных пород. Например, рост побегов у ели и пихты начинается при температуре от 7 до 10 °С, а цветение – при более высоких температурах, выше 10 °С. Такие породы, как ольха, осина, лещина, ива, цветут при более низких температурах, а рост побегов у них происходит значительно позже при более высоких температурах.

Для всех жизненных процессов растений характерно, что оптимальные температуры для них ближе к максимальным, чем к минимальным. Если рост у сосны происходит в температурных пределах от 7 до 34 °С, то оптимальной является температура от 25 до 28 °С.

Семена многих растений, в том числе и древесных, для своевременного нормального прорастания требуют предварительного воздействия на них низких температур. На этом принципе основана стратификация семян некоторых древесных растений: ясеня, липы, бересклета, боярышника. Также быстрее происходит после действия низких температур распускание листовых и цветочных почек у древесных растений.

Высокая температура вызывает высыхание или свертывание протоплазмы. У разных растений и в различных состояниях у одного и того же растения верхняя температурная граница различна. Большинство растений имеет верхнюю температурную границу около 35–40 °С и реже до 50 °С. Более высокую температуру лучше переносят растения, если они содержат мало воды (особенно семена и споры растений) или если они находятся в состоянии покоя (растения пустынь).

Защитой от перегрева растений является транспирация, которая существенно понижает температуру тела растения. Накопление в клетках растений солей также повышает устойчивость их протоплазмы к свертыванию под действием высокой температуры. Это особенно распространено у растений пустынь (саксаул, солянка). У всходов и однолетних сеянцев древесных растений высокая температура, кроме высушивания, вызывает иногда опал шейки корня.

Минимальная температура имеет большую амплитуду для различных видов растений. Так, некоторые тропические растения повреждаются от холода уже при температуре 5 °С, а ниже нуля гибнут (например, некоторые орхидеи). Другие растения в покоящемся состоянии без вреда переносят очень низкие температуры: например, лиственница даурская в северной части Восточной Сибири растет в районе Верхоянска, где морозы зимой временами достигают – 75 ^{0}С.

Причиной гибели растений от холода является главным образом потеря клетками воды. Образовавшиеся в межклетниках кристаллы льда вытягивают из клеток воду, иссушая их и разрушая. Поэтому растения и их части, содержащие мало воды, лучше переносят низкие температуры (например, лишайники, сухие семена и споры растений).

Во многих случаях для растения вредна не сама низкая температура, которая приводит к замерзанию, а быстрое оттаивание или чередование оттаивания с замерзанием. Однако некоторые растения, например, сфагновые мхи, хотя и содержат в себе много воды, могут быстро замерзать и оттаивать без вреда для жизни.

Зимой для древесных пород вредными являются не только низкие температуры, но и испарение воды побегами под влиянием сухого зимнего воздуха. Побеги различных древесных пород зимой испаряют разное количество воды. Так, ель европейская и клен остролистный испаряют в 2 раза, а бук и граб

в 4–5 раз больше воды, чем сосна. Это приводит к тому, что при сухой холодной зиме однолетние побеги у таких пород сильней высыхают и отмирают.

Очень низкие зимние температуры (минус 40, минус 45 ^{0}С) одни древесные породы переносят без вреда (сосна, лиственница, кедр сибирский, береза, осина), другие породы повреждаются. При этом характер и степень повреждения бывают различными. У ели европейской частично или полностью повреждается однолетняя хвоя, и даже покоящиеся почки. У дуба, ясеня, клена остролистного отмирают покоящиеся почки; в этом случае деревья долго, до конца июня, остаются без листьев, пока спящие почки не прорастут и не восстановят нормальное облиствение кроны. Иногда покоящиеся почки остаются неповрежденными, но очень сильно повреждается морозом камбий ствола и ветвей, что является особенно опасным, так как после этого весной почки распускаются, но вскоре молодые побеги вянут и дерево полностью отмирает. Это наблюдается у некоторых тополей, молодых деревьев черной ольхи, яблони.

При переохлаждении наружных частей ствола во время резких понижений температуры зимой иногда происходит продольный разрыв поверхности ствола и образуются морозобойные трещины, что ослабляет дерево и портит качество древесины. Хвойные деревья иногда страдают от ранневесеннего нагрева, когда оттаявшая хвоя начинает уже испарять воду, а из замерзших частей ствола и корней вода еще не поступает. Такое явление называется солнечным ожогом, оно приводит к побурению более молодой, обычно однолетней хвои.

По-разному относятся деревья к поздневесенним заморозкам, которые бывают в начале вегетационного периода, когда температура в нижних слоях атмосферы (до высоты 3–4 м) в ночное время снижается до минус 3 – минус 5 ^{0}С. Тогда у молодых деревьев побеги, только что появившиеся после распускания почек, повреждаются в такой степени, что иногда совершенно отмирают; к таким породам относятся ель, пихта, дуб, ясень.

При ответе на третий вопрос приводим классификацию по отношению к теплу древесных растений:

1. *Вполне холодостойкие* – совершенно не повреждающиеся низкими зимними температурами, переносящие морозы до минус 45 – минус 50 ^{0}С, а некоторые и ниже, не повреждающиеся поздними весенними заморозками. К таким древесным растениям относятся лиственницы сибирская и даурская, сосна обыкновенная, ель сибирская, кедры сибирский и стланиковый, можжевельник обыкновенный, осина, березы пушистая и бородавчатая, ольха серая, рябина, ива козья, тополь душистый.

2. *Холодостойкие* (криофильные или микротермные) – переносящие суровые зимы, но повреждающиеся очень сильными морозами (ниже минус 40 ^{0} С). У одних повреждается хвоя, у других – покоящиеся почки. Некоторые виды этой группы повреждаются поздневесенними заморозками. К ним относятся ель европейская, пихта сибирская, ольха черная, липа мелколистная, вяз, ильм, клен остролистный, тополя черный и белый. У холодостойких растений есть морфологические и физиологические особенности, позволяющие им выжить в условиях сурового климата: опушение почечных чешуй, засмоление почек у хвойных, утолщенный пробковый слой, толстая кутикула. опушение листьев,

повышенная концентрация клеточного сока, повышение доли коллоидно связанной воды, толстые мясистые корни, способные сокращаться осенью в длину и втягивать зимующие почки возобновления глубже в почву и др. Нередко развивается карликовость (береза карликовая – *Betula nana*, ива полярная – *Salix polaris*) и стелящиеся формы растений (кедровый стланик – *Pinus pumila*, можжевельник сибирский – *Juniperus sisbirica*). Крайняя мера в борьбе с холодом – анабиоз, когда растение приостанавливает все жизненные процессы.

3. *Сравнительно теплолюбивые* (мезотермные) – с более длинным вегетационным периодом, вследствие чего однолетние побеги их не всегда успевают одревеснеть и побиваются морозами частично или полностью; все растения сильно повреждаются очень низкими зимними температурами; многие из них повреждаются поздневесенними заморозками. Это большая группа растений наших умеренных широт. К таким породам относятся дубы летний и зимний, ясень обыкновенный, липа крупнолистная, граб, берест, бархатное дерево, орех маньчжурский, бересклеты, тополь канадский. В годичном цикле растений чередуются активные и покоящиеся фазы. Однолетние растения при этом переживают холода в виде семян, а многолетние в состоянии осеннее зимнего покоя. Все сравнительно теплолюбивые растения (мезотермные) сокращают транспирирующие поверхности в холодное время года за счет листопада (деревья и кустарники), отмирания наземных частей (многолетние травы. Потребность растений умеренных широт в чередовании холодных и теплых периодов получила название «термопереодизма». Если растения лишить смены этих периодов – они сокращают свою жизнестойкость.

4. *Теплолюбивые* (термофильные или мегатермные) – с еще более длинным вегетационным периодом, побеги их часто не вызревают и погибают от морозов. В сильные продолжительные морозы у таких растений погибает полностью надземная часть и возобновление ее происходит от спящих почек у шейки корня. К таким породам относятся тополь пирамидальный, орех грецкий, каштан настоящий, шелковица, акация белая. Среди травянистых растений к теплолюбивым относятся растения пустынь, полупустынь и степей. Все они начинают вегетацию раной весной и заканчивают до наступления сильной летней жары, которую переживают в состоянии покоя в виде семян или подземных органов (луковиц, клубней, корневищ).

5. *Очень теплолюбивые*, которые совершенно не переносят или плохо переносят продолжительные морозы до минус 10 – минус 15 ^{0}С. При такой температуре в продолжение нескольких дней они или совершенно погибают, или сильно повреждаются; к ним относятся кедр настоящий, кипарис, эвкалипт, цитрусовые, дуб пробковый, магнолия крупноцветная, акация шелковая. Все очень теплолюбивые виды обитают в тропическом и субтропическом климате (Бахарев и др., 1998).

Резкой границы между указанными группами провести нельзя, многие древесные растения занимают промежуточное положение. Увеличение холодостойкости одного и того же вида также зависит от условий местопроизрастания.

В четвертом вопросе необходимо представить адаптации растений и их органов к перегреву и низким температурам.

Наряду с тепловыми характеристиками окружающей среды необходимо знать температуру самих растений и ее изменения, поскольку именно она представляет истинный температурный фон для физиологических процессов. Температуру растений измеряют с помощью электротермометров, имеющих миниатюрные полупроводниковые датчики. Растения как пойкилотермные организмы (зависящие от температуры среды) не имеют собственной стабильной температуры тела. Их температура определяется тепловым балансом, т. е. соотношением поглощения и отдачи энергии. Эти величины зависят от многих свойств как окружающей среды (размеры прихода радиации, температура окружающего воздуха и его движение), так и самих растений (окраска и другие оптические свойства растения, величина и расположение листьев и т. д.).

Первостепенную роль играет охлаждающее действие транспирации, которое препятствует очень сильным перегревам в жарких местообитаниях. Это легко показать в опытах с пустынными растениями: стоит лишь смазать вазелином ту поверхность листа, на которой расположены устьица, и лист на глазах гибнет от перегрева и ожогов.

В результате действия всех указанных причин температура растений обычно отличается (иногда довольно значительно) от температуры окружающего воздуха. При этом возможны три ситуации: 1) температура растения выше температуры окружающего воздуха («супратемпературные» растения, по терминологии О. Ланге), 2) ниже ее («субтемпературные»), 3) равна или очень близка к ней.

1. Первая ситуация встречается довольно часто в самых разнообразных условиях. Значительное превышение температуры растения над температурой воздуха обычно наблюдается у массивных органов растений, особенно в жарких местообитаниях и при слабой транспирации.

Сильно нагреваются крупные мясистые стебли кактусов, утолщенные листья молочаев, очитков, молодила, у которых испарение воды очень незначительное. Так, при температуре воздуха 40–45 ^{0}С пустынные кактусы нагреваются до 55–60 ^{0}С; в умеренных широтах в летние дни сочные листья растений из родов очитков (*Sedum*) и молодил (*Sempervivum*) нередко имеют температуру 45 ^{0}С, а внутри розеток молодила – до 50 ^{0}С. Таким образом, превышение температуры растения над температурой воздуха может достигать 20 ^{0}С. Сильно нагреваются солнцем различные мясистые плоды: например, спелые томаты и арбузы на 10–15 ^{0}С теплее воздуха; температура красных плодов в зрелых початках аронники доходит до 50 ^{0}С. Довольно заметно бывает повышение температуры внутри цветка с более или менее закрытым околоцветником, сохраняющим от рассеивания тепло, которое выделяется при дыхании. Иногда это явление может иметь существенное адаптивное значение, например, для цветков лесных эфемероидов (пролески, хохлатки и др.), ранней весной, когда температура воздуха едва превышает 0 ^{0}С.

Своеобразен и температурный режим таких массивных образований, как древесные стволы. У одиночно стоящих деревьев, а также в лиственных лесах в

«безлистную» фазу (весной и осенью) поверхность стволов сильно нагревается в дневные часы, причем в наибольшей степени с южной стороны; температура камбия здесь может быть на 10–20 ^{0}С выше, чем на северной стороне, где она имеет температуру окружающего воздуха. В жаркие дни температура темных стволов ели повышается до 50–55 ^{0}С, что может привести к ожогам камбия. Показания тонких термопар, вживленных под кору, позволили установить, что стволы древесных пород защищены по-разному: у березы температура камбия быстрее меняется в соответствии с колебаниями температуры наружного воздуха, в то время как у сосны она более постоянна благодаря лучшим теплозащитным свойствам коры. Нагревание стволов деревьев в безлистном весеннем лесу существенно влияет на микроклимат лесного сообщества, поскольку стволы – хорошие аккумуляторы тепла.

Превышение температуры растений над температурой воздуха встречается не только в сильно прогреваемых, но и в более холодных местообитаниях. Этому способствует темная окраска или иные оптические свойства растений, увеличивающие поглощение солнечной радиации, а также анатомо-морфологические особенности, способствующие снижению транспирации. Ранневесенним эфемероидам – «подснежникам» нагревание листьев обеспечивает возможность достаточно интенсивного фотосинтеза в солнечные, но еще холодные весенние дни. Даже под снегом (точнее под тонким слоем полупрозрачного льда) темноокрашенные части зимующих альпийских и арктических растений нагреваются солнечными лучами. Это приводит к образованию полостей и «парничков» вокруг растений, к более быстрому протаиванию снежной корки над ними. Довольно значительно могут нагреваться солнечными лучами иглы хвойных древесных пород зимой: даже при отрицательных температурах возможно превышение над температурой воздуха на 9–12 ^{0}С, что создает благоприятные возможности для зимнего фотосинтеза. Экспериментально было показано, что если для растений создать сильный поток радиации, то даже при низкой температуре порядка 5–6 ^{0}С листья могут нагреться до 17–19 ^{0}С, т. е. фотосинтезировать при вполне «летних» температурах.

Для холодных местообитаний или сезонных экологических ниш повышение температуры растения экологически очень важно, так как физиологические процессы при этом получают независимость в известных пределах от окружающего теплового фона.

2. Снижение температуры растений по сравнению с окружающим воздухом чаще всего отмечается в сильно освещенных и прогреваемых местообитаниях (степях, пустынях), где листовая поверхность растений сильно редуцирована, а усиленная транспирация способствует удалению избытка тепла и предотвращает перегрев. Недаром иногда говорят о «гидротерморегуляции» растений. У интенсивно транспирирующих видов охлаждение листьев (разность с температурой воздуха) достигает 15 ^{0}С. Это крайний пример, но и снижение на 3–4 ^{0}С может предохранить от губительного перегрева.

В самых общих чертах можно сказать, что в жарких местообитаниях температура надземных частей растений ниже, а в холодных – выше температуры

воздуха. Эта закономерность прослеживается и на одних и тех же видах: так, в холодном поясе гор Северной Америки, на высотах 3000–3500 м, растения теплее, а в низкогорном – холоднее воздуха.

3. Совпадение температуры растений с температурой окружающего воздуха встречается гораздо реже – в условиях, исключающих сильный приток радиации и интенсивную транспирацию, например, у травянистых растений под пологом тенистых лесов (без солнечных бликов), а на открытых местообитаниях – в пасмурную погоду или при дожде.

В целом, по мнению многих авторов, совпадение температуры растения и среды является исключением, а несовпадение – правилом, в связи с чем иногда говорят даже о «собственном микроклимате растений».

В пятом вопросе рассмотреть реакции растений разных широт к переменным температурам.

Растения различных широт неодинаково реагируют на переменные температуры. По мере движения от тропиков и особенно от морей и океанов увеличивается разница температур, обособляются теплые и холодные периоды года, сильно колеблются суточные и месячные температуры. Таким образом, климат становится периодичным. К этой периодичности соответствующим образом приспособились растения. Для прохождения полного цикла развития растениям северных и умеренных широт в отдельные периоды жизни требуются как более высокие, так и сравнительно низкие температуры. Так, для ускорения прорастания и повышения всхожести семенам древесным и кустарниковых пород обязательна стратификация, то есть воздействие пониженных температур (от 1 до 5 ^{0}С). Семена многих растений умеренных широт прорастают при температуре 0–1 ^{0}С, а их всходы появляются при 2–3 ^{0}С.

Для прорастания семян тропических растений необходима довольно высокая температура. Так, семена виктории регии (*Victoria regia*) произрастающей в бассейне р. Амазонки требуют 30 ^{0}С. Семена растений субтропического климата требуют уже более низкие температуры, чем растения экваториальной зоны. Например, семена огурца (*Cucumis sativus*) родом из Индии прорастают при минимальной температуре 160С, зерновки кукурузы (*Zea mays*) – при 8–10 ^{0}С, но оптимальными для их развития являются температуры около 25 ^{0}С.

Многие растения субтропиков лучше растут при переменных температурах. Так, томаты при 26 ^{0}С днем и 17–18 ^{0}С ночью растут лучше, чем при постоянной суточной температуре в 26 ^{0}С.

Растения разных широт имеют свои оптимумы фотосинтеза. Известно, что фотосинтез у растений умеренных и особенно более высоких широт происходит при температурах, значительно ниже 0 ^{0}С. Иное наблюдается у растений тропиков. У них фотосинтез прекращается уже при температурах от 4 до 8 ^{0}С, у водных и субтропических – в пределах от 0 до 2 ^{0}С. Для большинства растений умеренных и более низких широт для фотосинтеза оптимальны температуры порядка 25–30 ^{0}С, для растений более высоких широт они значительно ниже – 8–15 ^{0}С. У тропических пустынных растений и термофильных водорослей – не ниже 40 ^{0}С.

Дыхание у растений различных широт также имеют свои верхние и нижние температурные пределы. Самый низкий – у арктических растений (при резко отрицательных), самый высокий – у тропических (нарушение дыхания наблюдается уже низких положительных температурах). Иначе реагируют на изменение температуры корни. Уже при кратковременном снижении температуры по сравнению с обычной интенсивность дыхания корней резко снижается, а при температуре выше обычной – увеличивается в три раза. Следовательно, для правильного понимания изменений в жизненных процессах растений нужно учитывать не только температуру воздуха, но и температуру почвы.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое радиационный баланс?
2. Что такое альбедо?
3. Дайте определение ночному выхолаживанию.
4. Расскажите про влияние тепла на растения и растительность.
5. Какие физиологические группы растений по отношению к теплу и влаге Вам известны?
6. Приведите примеры приспособлений низших и высших растений к низким температурам.
7. Что такое оптимальный тепловой режим и минимальный тепловой режим?
8. Что такое термопериодизм и термоустойчивость?
9. Какие основные причины повреждений растений, вызванных высокими температурами Вы знаете?

Тема 3. Вода как экологический фактор

Ключевые вопросы темы

1. Из чего складывается баланс влаги любого местообитания?
2. Что такое почвенная засуха, коэффициент завядания?
3. Какие существуют типы растений по отношению к водному режиму?
4. Что такое коэффициент транспирации?

Ключевые понятия: баланс влаги, дефицит влажности, гравитационная вода, капиллярная вода, коэффициент завязания, гигрофиты, гидрофиты, мезофиты, ксерофиты, коэффициент транспирации, эвопотранспирация.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос указывается элементы прихода и расхода влаги. Общий объем воды на земном шаре составляет приблизительно 1500 млн. км³. Он слагается из жидкой (пресной и соленой), твердой и газообразной воды. Из общего количества на океаны н моря приходится приблизительно 97 % всей воды. Большая часть ее сосредоточена в Южном полушарии. Три четверти из оставшихся 3 % воды находятся в твердом состоянии в виде ледников и полярных ледяных шапок. Х. Пенмен (1972) и

многие другие исследователи считают, что суммарное испарение уравновешивается количеством выпадающих осадков.

Однако соответствие осадков испарению имеет место только для Земли в целом, т. е. для суши и Мирового океана, вместе взятых. В течение года в среднем над нашей планетой выпадает в виде осадков 100 см воды и столько же ее испаряется с поверхности Мирового океана и транспирируется растениями. Над океанами количество выпадающих осадков не вполне соответствует испарению: в среднем над ними выпадает 107–114 см в год, а испаряется за этот же период 116–124 см. Это несоответствие балансируется речным стоком. Над сушей за год в среднем выпадает 71 см осадков, а испаряется в среднем около 47 см.

Большое научное значение имеет представление Г. Н. Высоцкого об общем балансе влаги любого места на Земле, который может быть представлен в виде ее прихода и расхода. Приход влаги складывается из: 1) осадков, 2) снежных наносов, 3) притока влаги по поверхности почвы, 4) притока влаги через грунтовые воды. Расход влаги складывается из: 1) траты влаги на смачивание надземных предметов, 2) сноса и сдувания снега, 3) стока по поверхности почвы, 4) испарения из почвы, 5) всасывания корнями растений, 6) траты на внутренний сток. Г. Н. Высоцкий приводит известную формулу, согласно которой: осадки = сток + испарение ± п («п» – некоторое количество воды, удерживаемое почво-грунтом в более влажные годы и расходуемое в более засушливые, т. е. «п» – это некий буфер, способный расширяться и сокращаться).

Большое экологическое значение имеет *дефицит влажности воздуха*. Он зависит от относительной влажности воздуха (*относительная влажность – отношение упругости водяного пара, находящегося в воздухе, к упругости насыщенного пара при той же температуре, выраженное в процентах*): чем выше относительная влажность воздуха, тем меньше его дефицит. На величину относительной влажности воздуха большое влияние оказывают морские бассейны и температура воздуха.

При ответе на второй вопрос дается определение доступной гравитационной воды. Вода – важнейший экологическим фактор, лимитирующий рост и развитие растений. Неурожаи чаще всего являются следствием атмосферной и почвенной засухи. При атмосферной засухе на растение отрицательно влияют сухость воздуха и высокая температура, что еще более усиливается суховеями. При этом наблюдаются высыхание зерен хлебных злаков (захват), перегрев цитоплазмы (запал), разрушение хлорофилла. Почвенная засуха наступает в результате сильного уменьшения доступной растению *гравитационной воды*, т.е. подвижной воды, заполняющей промежутки между частицами почвы и просачивающейся вниз под действием силы тяжести, и *капиллярной воды*, заполняющей тончайшие промежутки между частицами почвы и удерживающейся капиллярными силами сцепления. Когда в почве остается только не доступная для корней растения *гигроскопическая вода* (мертвый запас влаги в почве, т. е. вода, физиологически не доступная растению), оно завядает. То количество влаги, при котором начинается необратимое завядание, называют *коэффициентом завядания*.

Недостаточное насыщение клеток водой – водный дефицит – приводит к потере тургора, завяданию растений и другим вредным последствиям. Водный дефицит обычен в жаркое время дня, но помимо дневного дефицита имеет место еще так называемый *остаточный водный дефицит*, т.е. количество недостающей в клетках воды, которое потеряно днем и не восстановлено в ночное время. Остаточный водный дефицит свидетельствует о недостатке воды в почве и сильном ухудшении снабжения растения водой.

При ответе на третий вопрос перечисляются экологические группы:

— ***Гигрофиты***. К этой группе относятся растения влажных местообитании: болот, берегов рек и озер, сырых и влажных лугов и лесов. Гигрофиты не выносят водного дефицита и не приспособлены к ограничению расхода воды. Наиболее типичные гигрофиты – травянистые растения и эпифиты влажных тропических лесов. Воздух в таких лесах насыщен до предела водяными парами, вследствие чего у тропических гигрофитов отсутствует устойчивая регуляция транспирации: устьица всегда открыты, интенсивность транспирации почти равна физическому испарению, излишняя вода удаляется через особые образования – гидатоды. Листья гигрофитов этого типа крупные, но пластинки, особенно у нижних листьев, тонкие, нежные, состоящие из одного – нескольких слоев клеток, они не выносят даже небольшого снижения влажности воздуха. Это теневые гигрофиты. Примером их могут служить папоротники из рода *Hymenophyllum.*

Характерные особенности строения гигрофитов состоят в следующем. У них хорошо развита система межклетников в листьях, стеблях и корнях, что связано с перенасыщением почвы водой и, следовательно, с недостатком в ней кислорода. Полости и межклетники, по которым воздух доходит до конусов нарастания корней, составляют половину и даже большую часть объема листьев и стеблей. Вследствие переувлажнения и недостатка кислорода корни гигрофитов расположены в поверхностных горизонтах почвы, они слабо ветвятся и лишены корневых волосков.

— ***Мезофиты*** – растения, обитающие в местах, обеспеченных влагой, где избытка ее нет, но иногда бывает и недостаток. К этой группе относится большинство видов травянистых растений и большая часть древесных растений. Мезофиты при недостатке влаги способны завядать, это дает им возможность сильно уменьшать испарение и переносить без особого вреда непродолжительный недостаток воды. При продолжительной сухости воздуха и почвы у некоторых лиственных древесных растений наступает частичный вынужденный листопад, когда летом часть листьев (до 50 %) желтеет и опадает, например, у берез, липы мелколистной, вяза, акации желтой. При наступлении более влажного периода такие деревья продолжают вегетацию с уменьшенной листовой поверхностью.

В группе мезофитов выделяют:

1. *Вечнозеленые мезофиты* влажных тропических лесов – в основном деревья и кустарники. Они обеспечены теплом, влагой и минеральным питание круглый год. У них крупные листья, для которых характерна интенсивная

гуттация (выделение капелек воды через устья), пониклость и продырявленность – приспособления к сохранению целостности во время тропических ливней.

2. *Зимнезеленые деревянистые мезофиты* распространены в тропической и субтропической зоне с выраженной сменой времен года: за теплой влажной зимой следует засушливое лето, во время которого растения сбрасывают листья.

3. *Летнезеленые деревянистые мезофиты* – деревья и кустарники с листвой, опадающей на холодный период года. Это растения наших умеренных зон.

4. *Летнезеленые многолетние траявянистые мезофиты* – обитатели лугов. Строение листьев и физиологические особенности растений этой группы очень разнообразны с уклонами или в гигро- или в ксероморфность.

5. *Эфемеры и эфемероиды* – обитатели, как правило, засушливых местообитаний степей и пустынь. Они сохраняют мезоморфную структуру органов, так как основной жизненный цикл их проходит ранней весной в условиях хорошей освещенности и влажности почвы. Однако длительный период покоя в летний период дает основание многим авторам отнести их экологической группе ксерофитов. Это тюльпаны, гиацинты, крокусы, маки.

— ***Ксерофиты*** – растения, обитающие в условиях с постоянным или сезонным дефицитом влаги. Для растения необходимо различать физический недостаток воды, физическую сухость, когда воды в почве нет, и недостаток воды физиологический, когда вода в почве есть, но использовать ее растение в достаточной мере не может вследствие низкой температуры, сильной засоленности вредными солями или высокой кислотности. Как физическая, так и физиологическая сухость вызывает у растений в некоторых отношениях одинаковую приспособляемость.

Ксерофиты сильно отличаются по внешнему облику от мезофитов как в отношении их морфологического, так и анатомического строения. У них имеется целый ряд морфологических, анатомических и физиологических приспособлений для обеспечения получения воды из почвы и экономного ее расходования. К таким приспособлениям у различных видов ксерофитов относятся: 1) глубокая корневая система (до 10 м у саксаула) или интенсивная поверхностная; 2) способность находиться длительное время в состоянии сильного высыхания (лишайники); 3) уменьшение листовой поверхности или полная редукция листьев (саксаул, джузгун, хвойник, дрок безлистный), а также свертывание листьев во время засухи (каркас); 4) утолщение наружных стенок эпидермиса листа; 5) густое опушение листьев (лох, багульник), или восковой налет на листьях; 6) особое строение устьиц, обеспечивающее их плотное закрывание в период засухи; 7) высокое осмотическое давление в клетках – до 80 атм; 8) наличие водонакапливающей и водоудерживающей ткани в стеблях или листьях, которые благодаря этому становятся сочными (растения-суккуленты), например солянки травянистые и древовидные, очиток, молодило, кактусы, алоэ.

Все ксерофиты можно подразделить на три группы:

1. *Избегающие засухи* – пустынные и степные эфемеры и эфемероиды с коротким вегетационным периодом. Безводный период они переживают в виде

семян (эфемеры) (мак павлиний – *Papaver pavonicum*) или подземных органов – корневищ, луковиц клубней (эфемероиды) (ферула – *Ferula*, тюльпан – *Tulipa*).

2. *Уклоняющиеся от засухи* – растения, корни которых достигают глубоко лежащих грунтовых вод (до 20–30 м) (верблюжья колючка – *Alhagi camelotum*) или, наоборот, развивающие мощную поверхностную корневую систему, способную поглощать после дождя за короткое время значительное количество воды.

3. *Выдерживающие засуху* – настоящие ксерофиты. Они в свою очередь делятся на суккуленты и склерофиты.

Суккуленты – обитатели засушливых местообитаний, где периодически бывает влажный период. Это многолетние, сочные мясистые растения с сильно развитой водозапасающей паренхимой. Расход воды у них очень экономный, а рост – медленный, корневая система поверхностная, способная быстро перехватывать осадки и росу. Листья покрыты толстой кутикулой, количество устьиц небольшое. Если запас воды концентрируется в листьях – это листовые суккуленты: агава (*Agava*), толстянки, очитки (*Sedum*), молодило (*Sempervivum*), каланхоэ (*Kalanchoe*), если в стеблях – стеблевые суккуленты: кактусы, если в подземных органах – корневые суккуленты: многие молочаи (*Euphorbia*).

— ***Склерофиты*** – растения с сухими, жесткими листьями, имеющими толстую кутикулу и развитые механические ткани. Даже в период полной обеспеченности водой они мало обводнены, а в период засухи способны без вреда терять от 25 до 75 % влаги (для сравнения – мезофиты и гидрофиты вянут уже при потере 1–2 % воды). У склерофитов мелкие клетки и вакуоли, толстый слой протоплазмы, высокое осмотическое давление клеточного сока, все это увеличивает сосущую силу корней даже на очень сухих почвах. Скрученные листья, погруженные устьица также способствуют уменьшению потери влаги. Это растения степей: ковыли (*Stipa*), типчак (*Festuca valesiaca*) другие степные злаки, полынь сизая (*Artemisia glauca*), астра ромашковая (*Aster amellus*), вероника седая (*Veronica incana*) и др. (Матвеев, 2006).

При ответе на четвертый вопрос необходимо дать определение что такое коэффициент транспирации. В частности, за свою жизнь растение использует и испаряет через устьица (транспирирует) огромное количество воды. По данным К. А. Тимирязева (1937), кукуруза, посеянная на 1 га, за вегетационный период транспирирует около 3 млн. 600 тыс. л воды. Из всей воды, проходящей через растение, только 0,5–1 % идет на синтез растительной массы. На создание 1 г сухого вещества растения тратят от 200 до 1000 г воды (количество воды в граммах, затрачиваемое на синтез 1г сухого вещества, называется *транспирационным коэффициентом*). Часть воды используется растением на замещение испарившейся и на поддержание тургора, остальная вода тратится в процессе транспирации.

При определении количества воды, поглощенной корнями растений из почвы, используют понятие *осмотическое давление клеточного сока,* дающее представление о водоотнимаюшей силе растения. Осмотическое давление клеточного сока выражают в паскалях (1 атм = 10^5 паскалей (Па) = 10^2 кПа). В зависимости от типа растения и экологических условий местообитания оно

колеблется от 500 до 10000 кПа и более. Транспирация, т.е. расход воды, поглощенной растением из почвы, так же зависит от типа растения и внешних условий: температуры, освещенности, влажности воздуха, силы ветра и пр. Все это влияет на *интенсивность транспирации*, которая определяется количеством воды, испарившейся за 1 ч с 1 дм^2 листа или в граммах сырой массы листа. Взрослые деревья имеют большую транспирирующую поверхность. Вся крона беспрепятственно транспирирует воду только в пасмурные дни. В солнечные дни, особенно в полуденные часы, устьица листьев закрыты или почти закрыты, что приводит к временному сокращению потери влаги. Когда Солнце снижается, устьица снова открываются и интенсивность транспирации на некоторое время возрастает. Интенсивность транспирации резко изменяется в течение суток в зависимости от влагообеспеченности.

Кроме термина «транспирация» употребляют термин *эвапотранспирация,* под которым имеют в виду общее количество воды, испаряемой с определенной площади, т.е. транспирацию всех растений, произрастающих на данной площади плюс физическое испарение влаги с поверхности растении и почвы. Общее количество воды, теряемой территорией, покрытой растительностью, зависит: от возраста и транспирации всех растений, входящих в фитоценоз; от количества воды, задержанной кронами и поверхностью растений; от потери воды на поверхностный сток, испарение с поверхности почвы и просачивание ее в более глубокие слои почвы и подпочву.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие формы воды влияют на растения и растительность?
2. Охарактеризовать что такое транспирационный коэффициент.
3. Что эвапотранспирация?
4. Какие существуют экологические группы растений2 по отношению к водному режиму?
5. Подробно охарактеризовать адаптационные возможности ксерофитов.

Тема 4. Почвенные и орографические факторы

Ключевые вопросы темы

1. Охарактеризовать гранулометрический состав почвы, биоту и отношение растений к кислотности почвы и солевому режиму.
2. Потребность растений в зольных элементах и азоте.
3. Экологические значение макро-и микроэлементов для растений.
4. Какую роль выполняют орографические факторы в экологии растений?

Ключевые понятия: гранулометрический состав, микробиота, мезобиота, макробиота, базифилы, ацидофилы, нейтрофилы, эвтрофы, олиготрофы, мезотрофы, макроэлементы, микроэлементы.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос необходимо остановиться на гранулометрическом составе почв, а также охарактеризовать биоту почвы, отношение растении к pH среды, засоленности почв.

Значение почвы определяется, во-первых, тем, что она представляет собой опорный субстрат для огромного большинства наземных и водных растений, а во-вторых, тем, что из нее растения получают необходимые для жизни минеральные вещества и воду, составляющие наряду с продуктами фотосинтеза основу для построения тела растения. Определяющими, наиболее существенными для растений являются режимы почв: водный, воздушный, тепловой и солевой.

Механический состав почвы определяется соотношением твердых частиц различных размеров: от обломков породы диаметром в несколько десятков сантиметров до коллоидных частиц размером в сотые доли микрона. В зависимости от содержания песчаных (крупнее 0,01 мм, или «физический песок») и глинистых частиц (мельче 0,01 мм, или «физическая глина») различают песчаные, супесчаные, суглинистые и глинистые почвы.

Преобладание тех или иных частиц придает почве определенные свойства. Например, почвы с преобладанием песка (или почвы легкого механического состава) – плохо задерживают выпадающие осадки; восходящий капиллярный ток влаги в них ограничен. Напротив, в тяжелых (глинистых) почвах хорошо выражен восходящий капиллярный ток влаги, больше водоудерживающая способность (а следовательно, и количество недоступной растениям влаги). От механического состава почвы в сильной степени зависят также ее тепловой и воздушный режим, способность к поглощению минеральных веществ поверхностью почвенных частиц и другие свойства.

В почве содержатся как неразложившиеся или полуразложившиеся органические остатки, так и продукты их разложения, образующие гумус, или перегной. Это темноокрашенная органическая часть почвы, содержащая гуминовые кислоты (весьма важные для плодородия почв), фульвокислоты и основные элементы питания растений. Гумус непосредственно растениями не усваивается, но под действием микроорганизмов происходит разложение сложных соединений и переход их в легкодоступную растениям форму; таким образом, гумус служит основным поставщиком и резервом элементов питания растений. Темный цвет гумуса способствует лучшему прогреванию почвы, а его высокая влагоёмкость – удержанию воды почвой. Гумус прочно склеивает минеральные частицы, образуя комочки, что улучшает структуру почвы. Все эти свойства благоприятствуют условиям роста растений на почвах, богатых гумусом. В подзолистых почвах северных районов содержится 1–3 % гумуса, в сероземах Средней Азии – 1–2 %, в более плодородных почвах нашей лесостепной зоны – 4–6 %. Наиболее богаты гумусом наши черноземы (обыкновенные – 7–8, тучные – 8–12 %).

Для растений имеет значение и качественный состав гумуса, в частности соотношение гуминовых кислот и фульвокислот, от которого зависит биохимическая активность почвенных микробов.

Гумусовые вещества играют большую роль и в формировании структуры почвы. Обычно суглинистые и глинистые почвы содержат структурные отдельности, или агрегаты, которые образуются в результате склеивания минеральных частиц гумуса окислами железа, известью и другими веществами. В зависимости от преобладания агрегатов разных размеров различают структуру глыбистую, комковатую, ореховатую, зернистую, пылеватую и т. д. Наиболее прочные структурные отдельности, хорошо впитывающие влагу, но не расплывающиеся, создаются путем склеивания частиц перегноем при наличии кальция. А это означает наиболее благоприятный воздушно-водный режим почвы.

Химизм почвенного раствора является для растений экологическим фактором первостепенной важности. На рост и состояние растений сильно влияет реакция почвенного раствора (pH), которая связана с содержанием в почве кислот (угольная кислота, фульвокислоты в глеево-подзолистых почвах) или щелочей (сода в солонцах), а также сильно зависит от состава ионов, вошедших в почвенный поглощающий комплекс. Обилие ионов водорода или алюминия вызывает кислую реакцию, ионов натрия – щелочную. Высокой кислотностью отличаются болотные и подзолистые почвы, щелочностью – солонцы; черноземы имеют реакцию, близкую к нейтральной.

Активная реакция почвенного раствора определяется климатом, растительностью, материнской породой, грунтовыми водами, рельефом, удобрениями и т.д. В холодном климате высоких широт и влажном климате лесной зоны из-за недостатка тепла и избытка влаги в процессе разложения растительных остатков выделяется много кислот. Немало их выделяют и сами растения. Кислоты способствуют быстрому растворению, а благодаря осадкам – вымыванию извести из почвы. Поэтому кислотность почвы – это прежде всего недостаток кальция в почвенном растворе. Вследствие этого, почвы тундр и лесов имеют преимущественно кислую реакцию, особенно заторфованные почвы под подстилкой хвойных лесов. В лесной зоне в направлении с севера на юг, уменьшается кислотность и постепенно увеличивается содержание извести. В жарком и сухом климате степей, особенно пустынь, кислот образуется еще меньше, они нейтрализуются известью, которая благодаря малому количеству осадков не вымывается из почвы. Кроме того, материнские породы здесь также богаты известью. В связи с этим реакция почвенного раствора нейтральная, а в пустынях – щелочная (Горышина, 1979).

Кислоты поступают в почву и из воздуха. Вблизи промышленных центров в воздухе много сернистого и других газов, которые, растворяясь в дождевой воде, поступают в почву и увеличивают ее кислотность.

Многие растения неодинаково относятся к кислотности почвы. Во флоре каждого района есть растения, приуроченные к почвам с более кислой реакцией, с нейтральной или близкой к ней, или к почвам более или менее щелочным.

Растения, предпочитающие кислые почвы с небольшим значением pH, называют ацидофилами, противоположный тип (растения щелочных почв) – базифилами (базофилами), а растения почв с нейтральной реакцией – нейтрофилами (Двораковский, 1983). Есть также большая группа растений,

безразличных к кислотности почв и способных произрастать в широком диапазоне pH (от 4 до 7). Наконец, у отдельных видов имеются два оптимума в разных областях pH в связи с тем, что они приурочены к резко различным местообитаниям.

Приуроченность растений к почвам с определенным значением pH дает возможность использовать растительность в качестве индикатора почвенных условий по степени кислотности (Бахарев и др., 1998). Индикаторами наиболее кислых почв служат такие типичные ацидофилы (pH 3,5–4,5), как: виды сфагнума – *Sphagnum magellanicum, S. angustifolium*, багульник болотный – *Ledum palustre*, мирт болотный – *Chamaedaphne calyculata*, андромеда болотная – *Andromeda polifolia*, клюква болотная – *Oxycoccus palustris,* голубика – *Vaccinium uliginosum* и др. Среднекислые и слабокислые почвы (pH 4,5–6,5) занимают ацидофилы с более широкой экологической амплитудой или мезофиты, выносливые к кислотности: полевица собачья – *Agrostis canina,* вейник сероватый – *Calamagrostis canescens*, щучка дернистая – *Deschampsia cespitosa*, лютик едкий – *Ranunculus acris,* погремок большой – Alectorolophus major.

Индикаторы нейтральных и околонейтральных почв – большая группа растений, среди которых такие обычные виды, как: трясунка средняя – *Briza media,* лисохвост луговой – *Alopecurus pratensis*, овсяница луговая – *Festuca pratensis*, тимофеевка луговая – *Phleum pratense*, печеночница благородная – *Hepatica nobilis*, сныть – *Aegopodium podagraria*, клевер луговой – *Trifolium pratense*, клевер горный – *T. Montanum,* борщевик – *Heracleum sibiricum*, тмин – *Carum carvi* и многие другие (Матвеев, 2006).

На щелочных почвах растут: песчанка высокая – *Arenaria procera*, мать-и-мачеха – *Tussilago farfara*, горчица полевая – *Sinapis arvensis*, очиток едкий – *Sedum acre,* сон-трава – *Pulsatilla patens*, ветреница лесная – *Anemone sylvestris,* мордовник обыкновенный – *Echinops sphaerocephalus* и др.

Из древесных пород дуб предпочитает нейтральные и слабощелочные почвы, ель – умеренно кислые. У сосны обыкновенной по отношению к кислотности отмечается широкая экологическая амплитуда.

Индикация кислотности почв по растительности имеет практическое применение: так, появление в луговом травостое большого количества ацидофилов свидетельствует о нежелательном направлении почвенного процесса, иногда о начавшемся вырождении луга и о необходимости известкования почвы.

В той или иной мере засолено около 25 % всех почв нашей планеты. Избыток солей в почвенном растворе токсичен для большинства растений. Наиболее вредны легкорастворимые соли, без труда проникающие в цитоплазму: $NaCl$, $MgCl_2$, $CaC1_2$. Менее токсичны труднорастворимые соли: $CaSO_1$, $MgS0_4$, $CaCO_3$. Как показано в многочисленных экспериментах, особенно сильно действует на растения хлоридное засоление, в то время как сульфатное менее вредно. Меньшая токсичность сульфатного засоления, в частности, связана с тем, что в отличие от иона C_1 – ион $S0_4$ – в небольших количествах необходим для нормального минерального питания растений, и вреден только его избыток.

Избыточная концентрация солей оказывает как осмотическое действие, нарушающее нормальное водоснабжение растений, так и токсическое, вызывая отравления. В частности, отравление возникает в результате резкого нарушения азотного обмена и накопления продуктов распада белков. Сильное засоление замедляет синтез белков, подавляет процессы роста. Засоление почвы угнетающе действует и на почвенные микроорганизмы (в том числе на те группы, жизнедеятельность которых весьма существенна для высших растений). В жарком и сухом климате с преобладанием в почве восходящего тока воды засоление встречается очень часто, на огромных площадях (большая часть территорий степной, полупустынной и пустынной зон). Здесь источником засоления служит не только приток солей из грунтовых вод, но даже атмосферные осадки, несущие ничтожные количества минеральных солей. Засоление в таких местностях может быть вызвано и неумелым орошением.

Во влажном климате при постоянном промывании почв накопления солей не происходит, и их содержание в почвенном растворе не превышает сотых или тысячных долей процента. Исключение составляют лишь почвы, постоянно увлажняемые сильно засоленными выходами грунтовых вед или морскими приливами (по побережьям Балтийского, Белого и других северных морей).

Среди разных типов засоленных почв основные – солончаки и солонцы, имеющие неодинаковый солевой и водный режимы.

Солончаки – почвы, постоянно и сильно увлажненные солеными водами вплоть до поверхности («мокрые» солончаки, «соленые грязи»), например, вокруг горько-соленых озер. Летом с поверхности солончаки высыхают, покрываясь корочкой солей. Концентрация солей в почвенном растворе достигает нескольких десятков процентов; ионы натрия находятся не только в растворе, но и насыщают коллоиды почвенного поглощающего комплекса.

Солонцы с поверхности не засолены, верхний слой выщелоченный, бесструктурный. Нижние горизонты уплотнены и насыщены ионами натрия, при высыхании растрескиваются на столбы, глыбы и т. д. Водный режим характеризуется резкими изменениями (весной вследствие водонепроницаемости нередко наблюдается поверхностное застаивание влаги, летом сильное пересыхание). Есть ряд промежуточных типов почв: солончаковатые солонцы, солончаковатые почвы, солонцеватые и т. д. Часто они располагаются вперемешку, небольшими участками, создавая солончаково-солонцовые комплексы (Прикаспий, Казахстан и т. д.).

При ответе на второй вопрос определяется роль азота и зольных элементов для развития растений. Растения предъявляют неодинаковые требования к богатству почв зольными элементами и азотом. Установлено, что древесные растения поглощают из почвы минеральных веществ в 10–15 раз меньше, чем травянистые. Особенно мало потребляют деревья фосфора и калия, поэтому наши леса могут расти на таких бедных почвах, на которых сельскохозяйственные культуры без внесения удобрений произрастать не могут. Особенно малотребовательна к зольному питанию сосна, способная расти на самых бедных песчаных почвах и торфяных отложений верховых болот.

Потребность растений в зольных элементах с возрастом изменяется. У древесных пород наибольшая потребность в зольных элементах и азоте совпадает с возрастом жердняка, т.е. в период энергичного роста. Хлебные злаки наиболее требовательны к питательным веществам в период кущения, выхода в трубку и налива зерна, большинство кормовых трав – перед и в период цветения.

По отношению к общему богатству почвы необходимыми элементами различают растения, распространенные преимущественно на плодородных почвах, – *эутрофные* (или эвтрофные) и растения, довольствующиеся небольшим количеством питательных веществ, – *олиготрофные*. Между ними можно выделить промежуточную группу *мезотрофных* видов. Эти же термины применяются для характеристики условий минерального питания водных растений: различают водоемы эутрофные, мезотрофные, олиготрофные и даже дистрофные – лишенные питательных веществ или содержащие токсические вещества.

Источники азота для растений – прежде всего органические остатки и органическое вещество почвы, разлагаемые почвенными микроорганизмами в процессе аммонификации и нитрификации; таким образом осуществляется минерализация соединений азота, т. е. перевод их в доступную растениям форму (ионы NO_3^- и NH_4^+). Другой источник азота – связывание свободного азота воздуха азотфиксирующими микроорганизмами, которые обитают в почвах и водоемах. Наиболее известные азотфиксаторы – бактерии из рода *Rhizobium*, образующие клубеньки на корнях бобовых; актиномицеты, обитающие в корнях ольхи, лоха, облепихи. Они выделяют вещества, вызывающие усиленное деление клеток в паренхиме корня и образование клубеньков. Азотфиксирующие бактерии живут также в узелках, образующихся в тканях листьев некоторых тропических растений.

Несмотря на то, что растения «купаются в азоте» (содержание которого в атмосфере 78 %), этот элемент часто бывает в дефиците. Естественными причинами служат неблагоприятные условия для деятельности почвенных микроорганизмов и поглощения солей азота корнями: высокая кислотность почвенного раствора, низкие и слишком высокие температуры, плохая аэрация почвы и т. д. Так, весьма бедны доступными формами азота почвы заболоченные, торфянистые, подстилаемые вечной мерзлотой. Азотное голодание иногда наблюдается ранней весной, когда микроорганизмы недеятельны из-за низкой температуры почвы (ниже 5 °С нитрификация не идет). Антропогенные причины обеднения почв азотом заключаются в ежегодном удалении больших количеств азота из биогеохимических циклов при сборе урожая, сенокошении, рубках леса. Возникающий дефицит азота (характерный для всех стран с интенсивным земледелием) приходится восполнять азотными удобрениями. По выражению агрохимиков, азот является фактором «в первом минимуме».

При недостатке азота в почве у растений появляются черты внешнего облика и анатомического строения, которые получили название «голодного склероза», или *пейноморфоза*. Отчасти они напоминают *ксероморфоз* (мелкие листья, мелкоклеточные ткани, утолщение клеточных стенок). К явлениям пейноморфоза, очевидно, можно отнести многие ксероморфные черты в облике

арктических и болотных растений. Недостаток азота ведет к снижению содержания хлорофилла в листьях, недоразвитию побегов и цветков, карликовому росту. Поскольку азот необходим для образования белков, его дефицит может быть фактором, ограничивающим рост растений и накопление фитомассы даже в условиях, оптимальных для фотосинтеза.

Разные виды растений неодинаково относятся к содержанию доступного азота в почве. Соответственно различной требовательности к элементу растения располагают по определенной шкале. Например, в шкалах Элленберга для западноевропейских луговых видов «азотным числом» N_1 обозначены виды, обычно встречающиеся на бедных азотом почвах (клевер ползучий – *Trifolium repens*, смолевка вздутая – *Silene inflata*), N_5 – ярко выраженные азотолюбы (виды рода марь – *Chenopodium*, крапива жгучая – *Urtica urens*). Ступени N_2-N_4 включают переходы между этими крайностями, а N_0 означает виды, безразличные к содержанию азота (например, овсюг – *Avena fatua*).

Растения, особенно требовательные к повышенному содержанию азота в почве, называют ***нитрофилами***. Обычно они поселяются в местах, где есть дополнительные источники органических отходов, а следовательно, и азотного питания. Таковы растения вырубок (малина – *Rubus idaeus*, бузина красная – *Sambucus racemosa*, хмель вьющийся – *Humulus lupulus*), многие так называемые рудеральные, или мусорные, виды – спутники жилья человека (чистотел – *Chelidonium majus*, белена – *Hyoscyamus niger*, крапива – *Urtica dioica*, щирица – *Amaranthus retroflexus* и др.). Нитрофильны многие зонтичные, поселяющиеся на опушке леса (Двораковский, 1983; Матвеев, 2006).

В массе нитрофилы поселяются там, где почва (или заменяющий ее субстрат) постоянно обогащается азотом через экскременты животных. Например, в лесостепных дубравах под деревьями, на которых размещаются колонии серой цапли, весьма обильны заросли крапивы; на пастбищах, в местах скопления навоза, пятнами разрастаются нитрофильные травы; нитрофильные лишайники покрывают скалы на островах с «птичьими базарами», а в городах они встречаются на перилах мостов, стенах, карнизах – в местах массовых поселений голубей.

Растений-нитрофобов, пожалуй, нельзя назвать, однако чрезмерные дозы азота в почве вредны для растений: так, на пастбищах, в местах слишком концентрированного удобрения аммонийным азотом, наблюдается «выгорание» травостоя.

При ответе на третий вопрос необходимо определить потребности растений в микро- и макроэлементах. К числу необходимых макро и микро химических элементов, поглощаемых из почвы растением, помимо азота, относятся: фосфор, калий, кальций, магний, сера, железо, а также ряд микроэлементов (медь, бор, цинк, молибден и др.). Каждый из этих элементов играет свою роль в структуре и обмене веществ растения и не может быть полностью заменен другим.

Влияние на растения кальция. Этот важнейший элемент не только входит в число необходимых для минерального питания растений, но и является важной составной частью почвы.

Кальций обусловливает прочность структурных отдельностей, образуемых почвенными коллоидами, а также обезвреживает токсичное действие солей тяжелых металлов и хлоридов. Источник кальция в почве – содержащие известь минералы (доломит, кальцит, гипс) и материнские породы (мел, мергель, карбонатные морены), а также выходы известковых (жестких) грунтовых вод. Двууглекислый кальций, усваиваемый растениями, легко вымывается из почвы, поэтому в сухом климате почвы значительно богаче кальцием.

Отношение растений к кальцию – своего рода негативное отражение их отношения к кислотности (поскольку кислотность и богатство почвы кальцием – факторы-антагонисты). Растения карбонатных почв, (содержащих более 3 % карбонатов и вскипающих с поверхности), называют ***кальциефилами*** (язвенник многолистный – *Antyllis polyphylla*, венерин башмачок – *Cypripedium calceolus*, мордовник – *Echinops ritro*, астра ромашковая – *Aster amellus*, василек русский – *Centaurea ruthenica*, ветреница лесная – *Anemone sylvestris* и др.). Из деревьев кальциефильны лиственница сибирская – *Larix sibirica*, ясень – *Fraxinus excelsior*.

Среди растений-кальциефилов особое место занимают виды, живущие в совершенно особых почвенных условиях, на почти чистом углекислом кальции, – растения меловых обнажений, так называемая «меловая флора». Это древние реликты, сохранившиеся в немногих местах Восточно-Европейской равнины, в том числе на территории Ульяновской области (например, в национальном парке «Сенгилеевские горы»). Сухость меловых субстратов обусловливает обилие ксероморфных адаптивных черт. Несколько примеров характерных меловых видов: льнянка меловая – *Linaria cretacea*, норичник меловой – *Scrophularia cretacea*, иссоп меловой – *Hyssopus cretaceus*, оносма простейшая и оносма многоцветная -*Onosma simplicissima*, *O. polychroma*, копеечник крупноцветковый – *Hedysarum grandiflorum*, вайда красильная – *Isatis tinctora*), чабрец меловой – *Thymus cretaceus*, эфедра двухколосковая – *Ephedra distachya*, клауссия солнцелюбивая – *Clausia aprica*, ясменник шероховатый – *Asperula exasperata*, шаровница крапчатая – *Globularia punctata*, бедренец известколюбивый – *Pimpinella titanophila* и др.

Интересно отметить, что в культуре на черноземной почве многие меловые виды теряют свои «меловые» черты и приобретают более мезофильный облик (усиливается рост, удлиняются междоузлия, листья становятся более крупными и приобретают более зеленый цвет и т. д.): Очевидно, на мелу растения находятся далеко не в оптимальных условиях, но вынуждены поселяться там, так как в иных условиях они не выносят конкуренции других растений и связанного с ней задернения почвы корнями.

Растения, избегающие почв с большим содержанием извести, называют ***кальциефобами*** (в то же время они ацидофилы): сфагновые мхи, болотные вересковые, щучка (*Deschampsia cespitosa*), щавелек (*Rumex acetosella*), среди древесных пород – каштан (*Castanea vesca*), береза бородавчатая (*Betula pubescens*).

Некоторые химические элементы (железо, алюминий) обычно имеются в почве в количествах, достаточных для питания растений; другие, например,

калий, фосфор, потребляемые растениями в наибольших дозах, часто оказываются в недостатке. Весьма существенна для нормального течения многих физиологических процессов растения обеспеченность почвы микроэлементами - медью, бором, марганцем, йодом и др. (Двораковский, 1983).

Влияние на растения калия. Калий – один из самых необходимых элементов для растений. Он участвует в важных электрофизиологических системах регуляции (транспорт через мембраны, регуляция устьичного аппарата и др.), гидратации внутриклеточных коллоидов, активирует более 60 ферментных систем, обеспечивает работу проводящих тканей, участвует в перемещении ассимилятов к органам запасания. Если калия недостаточно, растения приобретают черты ксероморфности, листья желтеют с краев, затем края и верхушки буреют и засыхают, отмирают верхушечные почки, активируется рост боковых побегов и растение становится низкорослым и кустистым. Разным видам растений необходимо разное количество калия в почве. Его много накапливает осока лисья (*Carex vulpina*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), подмаренник болотный (*Galium palustre*), из культурных растений – свекла (*Beta vulgaris*), картофель (*Solanum tuberosum*). Напротив, малым количеством калия обходятся: душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*), нивяник (*Leucanthemum vulgare*), белоус (*Nardus stricta*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), черноголовка (*Prunella vulgaris*).

Влияние на растения фосфора. Фосфор необходим растениям в значительно меньших количествах, чем натрий, кальций и калий. Но роль его в процессах жизнедеятельности растений огромна. Он принимает участие в энергетическом обмене, является компонентом нуклеиновых кислот и фосфолипидов, участвует в регуляции активности и синтезе белков, процессах репродукции, фотосинтеза и дыхания. В почвах фосфор содержится в минеральной части, в гумусе и организмах, но доступных растению форм его мало. Виды растений различаются по способности поглощать фосфор из почвы. Некоторые, например, гречиха (*Fagopyrum*), горчица (*Sinapis*), развили способность поглощать фосфор даже из труднодоступных форм. Растения, испытывающие недостаток фосфора приобретают, как и при азотном голодании, «ксероморфные» признаки – явление пейноморфоза.

Влияние на растения железа. Железо выполняет каталитические функции, активизируя ряд ферментов. В результате плохой растворимости, оно может быть дифицитным элементом. При недостатке железа на плодовых деревьях, винограде, декоративных породах деревьев и кустарников, бобовых, злаках, хвойных появляются хлорозные листья с бледно желтой или даже пурпуровой окраской. В таком случае в почву в культуре вносят различные компосты, содержащие доступные формы железа или раствор хлорида железа.

Влияние на растения марганца. Марганец необходим растению для фотосинтеза и дыхания. Наибольшая концентрация его в хлоропластах листьев и хвои. Он принимает участие в синтезе аминокислот, протеинов, витаминов, полипептидов и влияет на азотный обмен. Недостаток марганца обычен на известковистых почвах. Особенно чувствительны к недостатку марганца плодовые деревья, свекла и овес. Доступность этого элемента увеличивается на

кислых почвах. Избыток марганца, также, как и его недостаток отрицательно действует на развитие растений.

Влияние на растения бора. Физиологическая роль бора заключается в образовании и поддержании структуры белков, нуклеиновых кислот, липидов и полисахаридов. При недостатке бора наступает угнетение или даже гибель растения: отмирают кончики корней, конусы нарастания побегов, не раскрываются бутоны и т.д. При недостатке его в почву вносят борный суперфосфат.

Влияние на растения цинка. У растений цинк стимулирует дыхание и входит в состав многих ферментов, активизируя их действия. При цинковом голодании в тканях накапливается излишнее количество железа, вследствие чего, например, у яблонь, появляется заболевание «розеточность-мелколистность». К содержанию цинка очень чувствительны также: груша, цитрусовые, кукуруза.

Влияние на растения меди. Медь влияет на азотный и углеводный обмен растений. Особенно ее не хватает на торфяных почвах. К растениям, способным накапливать медь относятся: смолевка обыкновенная (*Silene vulgaris*), качим (*Gypsophila*), шпажники (*Gladiolus*), некоторые злаки, мхи.

Влияние на растения кобальта. Основное значение кобальта для растений – он усиливает устойчивость хлорофилла, предохраняя его от разрушения в темноте. Это приводит в свою очередь к увеличению листовой поверхности и активизации фотосинтеза. Кобальт оказывает положительное влияние на весь процесс усвоения азота и стимулирует синтез витаминов (B12). Особенно нуждаются в кобальте бобовые растения, пшеница. Однако избыток кобальта действует неблагоприятно: замедляется рост и развитие растений, появляются хлоротичные листья и другие признаки угнетения.

Влияние на растения серы. Сера входит в состав хлоропластов и аминокислот. В почве встречается в виде сульфидов и сульфатов, а также высвобождается при распаде органики. Обогащенные сульфатами засоленные почвы аридных областей определяют соответствующее поселение растений-галофитов. Много серы содержится в растениях семейств: зонтичных, крестоцветных, бобовых.

При ответе на четвертый вопрос рассматриваем различные типы рельефа. *Орографические факторы* – рельеф и связанная с ним высота над уровнем моря – чаще всего косвенно действующие факторы в жизни растений. Они влияют на отдельные растения и растительность через перераспределение и изменение климатических и почвенных факторов. Ранее говорилось, что на высокогорьях в связи с перераспределением тепла и влаги сменяются пояса растительности. Например, в сухом климате Средней Азии по мере подъема над уровнем моря растительные пояса сменяются в такой последовательности: степи-лесная растительность – субальпийские луга – альпийские луга. Кроме того, в пределах одного и того же пояса, например лесного, по мере подъема изменяются высота, диаметр и форма крон деревьев, причем у каждой породы по-разному. Г. И. Поплавская (1948) показала, что в горах Крыма с увеличением высоты над уровнем моря дифференциация стволов с возрастом у бука и сосны

проходит неодинаково. У верхней границы леса на высоте 1300–1400 м над уровнем моря высота деревьев и у сосны и бука сильно снижается, при этом диаметр ствола у сосны увеличивается, а у бука уменьшается.

Высота местности и связанное с ней изменение тепла и влаги влияют не только на рост и форму деревьев, но и на частоту плодоношения. Г. И. Поплавская (1948) приводит данные, согласно которым в Татрах семенные годы у пихты на высоте 600 м наступают через 4 года, на высоте 900 м – через 6, а на высоте 1300 м – через 8 лет. Кроме того, неуклонно уменьшается процент всхожести семян по мере движения к верхней границе леса.

Очень большое значение для растений имеют экспозиция и угол падения склонов. Наиболее резко отличаются растительность и флора склонов южной и северной экспозиций. В растительном покрове южных, более нагреваемых склонов много ксерофильных, южных элементов. На северных же, более влажных и менее нагреваемых склонах, наоборот, много северных, более мезофильных элементов флоры. Разнообразие форм рельефа и их влияние на растительность особенно хорошо выражены в горах. Но и на равнинах, например в степях, также встречаются разнообразные формы рельефа. В. В. Алехин различает: балочный макрорельеф, западинный мезорельеф и микрорельеф – кочки в западинах, холмики, образованные на земле роющими животными, и т. п. Влияние этих форм рельефа на растительность огромно. Лесная, более влаголюбивая растительность занимает отрицательные формы рельефа: балки, глубокие понижения и пр. По речным долинам она проникает далеко на юг – в зону полупустыни. В Волгоградской области древесная растительность встречается в поймах рек и покрывает склоны балок северной экспозиции и их днища.

В степях в различных по глубине западинах зимой накапливается много снега. Летом во время ливней в западины скатывается дождевая вода. Вследствие этого почва западин более влажная, чем почва окружающей их плакорной степи. В более увлажненных округлых западинах имеется ряд концентрированных, хорошо отграниченных друг от друга поясов растительности. Для степей Центрально-Черноземной области В. В. Алехин приводит следующий наиболее типичный экологический ряд по увлажнению: на ровных, даже слегка повышенных местах плакорной степи в травостое доминируют костер береговой (*Zerna riparia*) и овсец опушенный (*Helictotrichon pubesccns*). Затем в верхних частях западинки, на более влажной почве, чем почва плакорной степи, появляется пояс растительности с господством в травостое полевицы собачьей (*Agrostis canina*) и келерии Делявиня (*Koeleria delavignei*) с большим количеством более или менее влаголюбивых растений, таких как чистяк весенний (*Ficaria verna*), Черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris*), раковые шейки (*Polygonum bistorta*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), лютик золотистый (*R. auricomus*), серпуха неколючая (*Serratula inermis*) и др. На дне западинки в травостое господствует лютик едкий и произрастают многие болотные формы. Различие в рельефе особенно резко влияет на растительность сухих степей и пустынь. На возвышенностях растительный покров низкорослый и сильно изреженный, на дне западин он густой и высокий.

Вопросы для самоконтроля

1. На каких почвах создаются самые благоприятные условия для роста растений?

2. Исходя из размеров живых почвенных организмов, какие группы Вам известны?

3. От чего зависит численность микроорганизмов в ризосфере?

4. Что такое актуальная и обменная кислотности?

5. Какие группы растений по отношению к реакции почвенного раствора Вам известны?

6. На какие группы распределяются растения по отношению к богатству почвы питательными веществами?

7. Расскажите про экологическое значение важнейших макроэлементов для растений.

8. Какие группы растений по отношению к кальцию Вам известны?

9. Расскажите про экологическое значение важнейших микроэлементов для растений.

10. Что относится к орографическим факторам? Расскажите про каждый из них.

Тема 5 Экологические особенности растений засоленных почв; растений сыпучих песков. Экологические особенности растений сфагновых болот

Ключевые вопросы темы:

1. Экологические особенности растений засоленных почв.
2. Экологические особенности растений сыпучих песков.
3. Экологические особенности растений сфагновых болот.

Ключевые понятия: галофиты, гликофиты, эугалофиты, криногалофиты, псевдогалофиты, саммофиты, верховое болото, сфагновое болото, торфяник.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос рассматриваются экологические особенности растений *засоленных почв*. На них поселяются растения, приспособившиеся к высокому содержанию солей, – галофиты. Они отличаются специфическим видовым составом: так, есть целые «галофильные» семейства (маревых – *Chenopodiaceae*, свинчатковых – *Plumbaginaceae*, франкениевых – *Frankeniaceae*, тамариксовых – *Tamaricaceae*). Флора галофитов особенно богата и разнообразна в аридных зонах. В отличие от галофитов растения незасоленных местообитаний называют ***гликофитами***.

В зависимости от морфофизиологических особенностей и путей адаптации к засолению различают несколько групп галофитов (Афанасьева и др., 2011; Березина, 2009):

1. *Эугалофиты* (солянки). В основном это обитатели солончаков или солончаковых участков засоленных комплексов. Примеры – солерос европейский (*Salicornia europaea*), сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*), виды родов солянок (*Salsola*), *Petrosimonia*, сведа (*Suaeda*), *Obione*

и др. Характерен внешний облик этих растений. Некоторые из них имеют суккулентные черты: редуцированные листья, мясистые членистые стебли, по периферии которых располагается ассимиляционная ткань – двухслойная палисадная паренхима, а центральная часть занята сочной водозапасающей тканью. У других (*Obione, Suaeda*) листья обычные, пластинчатые, но с фертами «галоморфной» структуры: сильно утолщенной и несколько суккулентной листовой пластинкой, сравнительно крупными клетками.

2. *Криногалофиты* (солевыделители). Эти растения способны выделять наружу избыток соли в виде солевого раствора через особые железки на листьях. Таковы тамариксы, франкения, многие кермеки (*Limonium*). (Ботаники хорошо знают, как при сборах гербария трудно высушить ветку тамарикса с листьями, покрытыми солью и потому «отмокающими» в бумаге.) Сухой порошок соли сдувается с листьев ветром, осыпается или смывается дождем. По строению листа многие криногалофиты близки к мезофитам.

3. *Гликогалофиты.* Сюда относятся растения ксерофильного облика (например, многие полыни (*Artemisia*), покрывающие огромные территории в степной и полупустынной областях). Корневая система гликогалофитов малопроницаема для солей, поэтому даже на сильно засоленных почвах в тканях растений соли не накапливаются. Механизм этого «корневого барьера» еще не ясен: одни авторы придают значение утолщению стенок клеток корня, другие – биохимическим процессам, обеспечивающим задержку вредных солей, третьи – способности растений существовать при очень экономном водном режиме и потому меньше поглощать «балластные» ионы.

Следует еще упомянуть о группе растений, избегающих засоления благодаря глубокой корневой системе: хотя они и могут расти на сильно засоленных почвах, их сосущие корни располагаются в глубоких малозасоленных горизонтах. Таков, например, тростник (*Phragmiies australis*) Эту группу иногда называют ***псевдогалофитами***.

Есть и другая промежуточная группа – ***галомезофиты***. Это, в основном, растения лугов, произрастающие на слабозасоленных почвах: в поймах наших рек в условиях лесостепи и степи, в местах с подтоком засоленных грунтовых вод. По внешнему облику и строению они не отличаются от обычных луговых мезофитов. Таковы лисохвост вздутый – *Alopecurus ventricosus*, бескильница расставленная – *Puccinellia distans*, клубнекамыш морской – *Bolboschoenus maritimus*, морковник Бессера – *Silaus besseri* и др. Некоторые из них имеют повышенное содержание солей (что придает сену с таких лугов солоноватый привкус, привлекательный для животных) и способны выделять их избыток в процессе гуттации.

Своеобразную группу составляют приморские галофиты и галомезофиты – растения «маршей» (приморских лугов, литоралей, дюн и зон, контактных с дюнами, приморских скал). В этих местообитаниях избыток солей, поступающий в почву с морскими приливами, из засоленных грунтовых вод или с ветром, для одних видов сочетается с избытком увлажнения (и даже временным анаэробиозом при заливании), для других, растущих на повышенных и песчаных субстратах, – с ограниченным количеством доступной влаги. Видовой состав

приморской флоры (в пределах Европы) довольно однообразен. Здесь можно найти и типичный галофит – солерос – *Salicornia europaea*, и виды с галоморфными чертами – утолщенными суккулентными листьями (*Honkenya peploides, Glaux maritima, Mertensia maritima* и др.), и растущие на засоленных песках галопсаммофиты с теми или иными ксерофильными чертами (достаточно вспомнить встречающиеся на побережье Финского залива голубые заросли крупного злака волоснеца гигантского – *Elymus gigatiteus* с листьями, покрытыми сизым восковым налетом).

Особую группу среди растений засоленных местообитаний составляют мангровые заросли, или мангры, – затопляемые леса тропических побережий в зоне морских приливов или в эстуариях тропических рек. Сильное засоление в этих местообитаниях создается благодаря действию морской воды, накоплению солей на берегах, приносу солевой пыли ветрами. Из древесных пород в манграх наиболее распространены роды *Avicennia, Rhizophora* и др.

Существует еще одна разновидность местообитаний, где необходима адаптация растений к солености – это воды морей и океанов. Напомним, что воды Мирового океана, содержащие 3–4 % солей, составляют около 97 % воды нашей планеты. Однако адаптации морских растений к засолению изучены еще очень мало. Некоторые данные свидетельствуют о том, что морские способны накапливать в тканях большие количества солей (до 60 % от сухой массы). Многие виды обнаруживают признаки угнетения при выращивании их в опресненной среде; так, для ряда галофильных водорослей оптимальна концентрация раствора NaCl в пределах 3–12 %, в пресной же воде у них нарушается жизнедеятельность или они гибнут. В этом смысле некоторые авторы считают морские растения облигатными галофитами, а наземные - только факультативными, поскольку они способны жить и на незасоленных почвах.

Интересно, что анатомо-физиологические изменения в зависимости от концентрации солей у водных и наземных растений в известной степени сходны: так, у пресноводных водорослей при переносе в растворы солей увеличиваются размеры клеток, а также размеры ядра и ядрышка (как у галофильных суккулентов). Морские водоросли, выращенные в растворах более высокой, чем морская вода, концентрации, отличаются от типичных форм примерно теми же чертами, что и галофильные цветковые растения от обычных: более рыхлым строением тканей, меньшим развитием механических элементов, меньшим разветвлением (Работнов, 1985).

При ответе на второй вопрос рассматриваются экологические особенности растений *сыпучих песков* Хотя представление о песках связывается в основном с пустынями, песчаные массивы распространены не только в аридных, но и в более умеренных зонах. По происхождению пески могут быть приморскими, приозерными, приречными (и потому приурочены к берегам этих водоемов); связанными с деятельностью ледниковых потоков (современных или древних) – флювиогляциальными, или с деятельностью ветра – эоловыми. Различают сыпучие, или подвижные, пески, свободно перевеваемые ветром (например, подвижные пустынные барханы или подвижные дюны на морских побережьях) и пески, закрепленные растительностью.

Растения, произрастающие на сыпучих песках, выделяются в отдельный вид – ***псаммофиты***. При зарастании песков и утрате их подвижности псаммофиты уступают место другим, более соответствующим новым экологическим условиям.

Песок как субстрат имеет ряд особенностей, вызывающих необходимость адаптации со стороны растений. Во-первых, это тепловой режим: обладая малой теплоемкостью и высокой теплопроводностью, песок способен к сильному нагреванию и резким суточным колебаниям температуры (особенно на поверхности). В пустынях Средней Азии в жаркие дни температура поверхности песка доходит до 70–78 °С при температуре воздуха в тени 40–43 °С.

Водный режим растений на песках складывается не совсем благоприятно. Это объясняется тем, что осадки быстро и беспрепятственно просачиваются вниз, так как водоудерживающая сила песка очень низкая, а скважность и водопроницаемость очень высокие. В связи с ничтожной капиллярностью песка обратный восходящий ток от грунтовых вод чрезвычайно мал. Эти особенности песчаных почв приводят к тому, что в поверхностных горизонтах для корневых систем растений создаются условия весьма скудного водоснабжения. В летние месяцы в среднеазиатских пустынях верхние слои песка иссушены почти полностью. К концу вегетационного сезона иссушение доходит до глубины 50-60 см. Вместе с тем на песчаных почвах создаются благоприятные условия для накопления влаги атмосферных осадков в глубоких горизонтах.

Поскольку пески всегда хорошо промыты и поглощающий комплекс их невелик, содержание солей здесь очень мало. Количество органических веществ в песках также невелико, особенно в пустынях со скудной растительностью, где поступление в почву органических остатков ограничено. Особенно бедны ими незакрепленные барханные пески; лишь под кронами редких пустынных кустарников и деревьев несколько повышено содержание гумуса, соединений азота, минеральных солей.

Наиболее яркая экологическая особенность песка как субстрата для растений – его подвижность, обусловленная весьма слабой связью между почвенными частицами. В песчаных пустынях или на приморских дюнах непрерывный перенос песка ветром – фактор не эпизодический, а постоянный, и без приспособления к нему растения не могут существовать.

Постоянная угроза для пустынных растений (не только мелких травянистых, но и крупных деревьев и кустарников) – частичное или полное погребение их под толщей песка. Существует и противоположная опасность – выдувание и оголение корней, грозящее им и всему растению засыханием. В качестве защиты у пустынных псаммофитов выработалась способность при погребении образовывать придаточные корни от ствола на любой высоте. Так, кустарники из рода джузгун (*Calligonum*) при засыпании развивают сильные придаточные корни на стеблях выше корневой шейки, а быстрый рост стеблей дает им возможность обогнать наступающие барханы. Часто от большого куста 3–4-метровой высоты на поверхности бархана остается только щетка зеленых побегов, но благодаря придаточным корням куст продолжает жить. При отступлении песка придаточные корни обнажаются и остаются свидетелями

бывшего уровня погребения – иногда в середине кроны или даже близ ее вершины.

Одним из приспособлений к возможному обнажению корней является образование на корнях защитных футляров из пробковой ткани или из песчинок, сцементированных выделениями корней. Такие корневые чехлики встречаются не только у настоящих пустынных растений, но и у видов, населяющих в наших широтах приречные пески, например, у овсяницы Беккера (*Festuca beckeri*).

У многих псаммофитов подземные части имеют приспособления, направленные на то, чтобы как можно прочнее закрепиться в подвижном субстрате: распространены длинные, сильно разветвленные корневые системы экстенсивного типа. Часто они расположены почти горизонтально в поверхностных слоях песка (например, корни у видов рода *Aristida*, длинные шнуровидные корневища осоки вздутой – *Carex physodes*; вейника наземного – *Calamagrostis epigeios* и др.).

Большую опасность для растений подвижных песков представляет погребение плодов и семян. В связи с этим у многих видов семена имеют приспособления к переносу ветром («парусные» выросты у солянок и саксаулов, перистые ости у селина, вздутия у осоки песчаной). Весьма специфическое «псаммофильное» приспособление – развитие упругих ветвистых щетинок на семенах джузгунов (один из них получил название «голова Медузы»), они облегчают прыгучесть семян и передвижение их ветром вместе с массами песка. Семена пустынных псаммофитов устойчивы к высокой температуре и долго сохраняют жизнеспособность даже при засыпании песком.

В связи с большими затруднениями в водоснабжении (особенно в областях пустынь) у псаммофитов выработались черты ярко выраженной ксероморфной организации. Среди них много суккулентов (именно в песчаных пустынях разнообразие крупных суккулентов наиболее велико). Большинство древесных и кустарниковых пород песчаных пустынь безлистны (саксаулы, джузгуны, солянки, биюргуны); фотосинтез у них осуществляется зелеными веточками цилиндрической формы. У других листья сильно редуцированы (песчаная акация). В самое жаркое время многие пустынные псаммофиты сокращают испаряющую поверхность путем сбрасывания части листьев и сочных ветвей или сезонной смены листьев.

У всех псаммофитов высокое осмотическое давление клеточного сока, что также помогает переносить длительную засуху.

Еще одна особенность, помогающая псаммофильным кустарникам преодолевать недостаток воды, – использование влаги глубоких горизонтов благодаря развитию мощной, глубоко проникающей корневой системы, как у крупных кустов и деревьев саксаула, почти всегда связанной с капиллярным подпором грунтовых вод.

Среди травянистых псаммофитов много эфемеров и эфемероидов, вегетирующих только ранней весной, когда в пустыне еще есть влага.

Растения-псаммофиты встречаются на песчаном субстрате и вне пустынь, в областях более умеренного климата – по берегам морей, крупных озер, на пойменных песчаных террасах вдоль рек и т. д. В нашей области в песчаных

степях (часто возникших на месте сведения сосновых лесов на песчаных почвах) и в настоящих песчаных степях на юге области встречаются: волоснец (*Elymus giganteus*), цмин песчаный (*Helychrysum arenarium*), лапчатка песчаная (*Potentilla arenaria*) и др. Произрастая не в столь жестких условиях, как пустынные псаммофиты, эти растения не имеют выраженных специализированных черт; но и у них встречаются корневые чехлики, длинные цепкие корневища, защищающие подземные части от выдувания, а также ксероморфные черты в структуре надземных частей (например, восковой голубоватый налет на листьях волоснеца, густое серебристое опушение листьев и цветки-«бессмертники» с сухим околоцветником у цмина и т. д.).

В лесостепной и степной зонах такие обычные древесные породы, как сосна, береза, тополь, дуб также часто произрастают на песчаных субстратах, но без регулярного орошения атмосферными осадками или искусственным поливом – они существовать не могут. Поэтому назвать псаммофитами их нельзя. Кроме того, они предпочитают более тонкие пылевато-мелкозернистые пески (сыпучим среднезернистым пескам пустынь), которые способны удерживать вдвое больший запас влаги и богаче макро- и микроэлементами. В практике мелиорации многие псаммофиты применяют для закрепления подвижных песков. Так, способность кустарниковой ивы-шелюги (*Salix acutifolia*) к быстрому укоренению используется при «шелюговании» песков.

При ответе на третий вопрос рассматриваются экологические особенности растений *сфагновых болот*. Сфагновые торфяники представляют собой наиболее своеобразный в экологическом отношении субстрат для растений.

Режимы экологических факторов на сфагновых торфяниках отличаются большим своеобразием. К числу их основных особенностей принадлежит обилие влаги, связанное не только с климатическими чертами местности, но главным образом со свойствами сфагнума. Наряду с живыми клетками сфагнум имеет систему мертвых гиалиновых клеток, обладающих большой капиллярностью, и потому отличается огромной влагоемкостью. Разные виды сфагнума в воздушно-сухом состоянии на единицу массы способны поглотить от 13 до 20 частей воды (в том числе и парообразную влагу из воздуха). Особенно влагоемки головки сфагнумов, которые могут впитать влаги в 50 раз больше своей сухой массы.

Водоудерживающая способность очень велика как у живого сфагнового покрова, так и у мертвого «очеса». Обычно пересыхает лишь самый поверхностный слой сфагнума, а капиллярное поднятие влаги очень слабое (в 3–15 раз медленнее, чем в обычных минеральных почвах). Торф также хорошо удерживает воду благодаря большому содержанию гидрофильных коллоидов. Кроме того, в торфяниках очень затруднен боковой внутрипочвенный сток. Все это создает условия постоянного избыточного увлажнения, в результате которого отмечается недостаток кислорода, угнетающий дыхание и всасывающую деятельность корней растений, а также активность микроорганизмов.

Аэробные бактерии сосредоточены лишь в самом верхнем слое; в нижних слоях можно найти лишь небольшое количество анаэробных микроорганизмов.

Полностью отсутствует в торфяниках такая важная группа, как нитрифицирующие бактерии.

Все эти особенности сильно замедляют разложение органических остатков, которое идет не до конца и приводит к накоплению продуктов неполного разложения. Среди них большую роль играют гуминовые кислоты, окрашивающие торф в темный цвет и придающие болотной воде характерные коричневые и ржавые оттенки. Они же обусловливают высокую кислотность торфяных субстратов (pH 4,0–4,5). В торфе присутствуют также некоторые токсические для растений и микроорганизмов продукты разложения (сероводород, метан, издавна называемый болотным газом, и др.).

Слабое разложение растительных остатков означает малый возврат питательных элементов растений в биологический круговорот. В этом смысле торфяные болота – несбалансированные системы, которые резервируют большую часть накапливаемой ими органической массы. Значительная доля питательных элементов (в том числе соединения азота) находится в торфе в малодоступных для растений формах, поэтому растения испытывают острый недостаток минеральных веществ, особенно на верховых болотах, не связанных с грунтовыми водами.

Зольность торфа на верховых болотах – всего 2–4 %. Некоторые болота довольствуются лишь минеральным питанием, поступающим с атмосферной пылью и осадками.

Большое влияние на жизнь растений оказывает тепловой режим торфяников. Малая теплопроводность торфа (а на сфагновых болотах – и теплоизолирующее действие сфагнового ковра) приводит к тому, что в корнеобитаемом слое температура всегда понижена (на 2–4 °С ниже, чем в минеральных почвах). Вместе с тем поверхность торфа в дневные часы может довольно сильно нагреваться (до 30–40 ^{0}С).

Особый фактор для жизни растений на торфе – постоянное нарастание торфяного субстрата. Ежегодный линейный прирост сфагновых мхов может достигать нескольких миллиметров и даже сантиметров, но затем отмершие остатки сильно спрессовываются, так что прирост собственно торфа в несколько раз меньше. Например, в условиях нашей лесостепной зоны он составляет около 1–2 мм в год. Хотя эта величина ничтожна, за большие промежутки времени нарастание торфа составляет весьма ощутимую величину. Для растений постоянное нарастание торфа означает, во-первых, опасность погребения надземных частей и, во-вторых, углубление корневых систем, отдаляющее их от поверхностного слоя торфа с более или менее хорошей аэрацией.

На протяжении тысячелетий совокупность этих факторов способствовала строгому отбору растений, которые могут обитать на болотах. Флора болот небогата и весьма постоянна в разных географических областях. Наиболее часто встречающиеся на сфагновых торфяниках растения это: сфагновые мхи, вечнозеленые ксероморфные кустарнички психрофиты «брусничного» и «вересковидного» типа (багульник – *Ledum palustre*, клюква – *Oxycoccus palustris*, мирт болотный – *Chamaedaphne calyculata*, подбел белолистник – *Andromeda polifolia*, брусника – *Vaccinium vitis-idaea*, голубика – *V. myrtilloides*),

летнезеленые листопадные кустарнички (ивы – И. розмаринолистная (*Salix rosmarinifolia*), И. лапландская (S. *lapponum*) и др., карликовая береза (*Betula nana*), Б. приземистая (*B. humilis*)). Характерны травы (главным образом, осоковые – *Carex vesicaria, C. rostrata, C. limosa*). Из деревьев встречаются сосна (особые болотные формы – *Pinus sylvestris f. uliginosa*), береза пушистая (*Betula pubescens*) (Ниценко, 1967). Почти все эти растения не сформировались на месте, во флоре болот, а являются мигрантами – пришельцами из других растительных формаций. Действительно, и сейчас многие из них распространены в лесах, тундрах, высокогорьях.

И внешний облик, и анатомическое строение, и физиология растений сфагновых болот несут яркий отпечаток экологических особенностей торфа как субстрата.

В связи с избытком увлажнения и анаэробными условиями в толще торфа корневые системы болотных растений распространены лишь в самых поверхностных горизонтах, иногда в живом сфагновом ковре. У сосны тонкие окончания корней растут вверх (отрицательный геотропизм) к источнику кислорода. У многих видов корни и длинные корневища имеют хорошо развитую «систему проветривания» (воздушные полости, сообщающиеся с надземными частями).

Постоянный прирост торфа вызвал у ряда растений способность перемещать корни вверх по мере погребения: у кустарничков придаточные корни образуются на стеблях; у корневищных злаков новые корневища формируются выше старых; у росянки перемещаются зимующая почка и новая розетка листьев (по расстоянию между отмершими розетками на стебле росянки можно определять скорость роста торфяной залежи). Сосна не способна к образованию новых корней, чем объясняется ее частое погребение.

Бедность минерального питания на сфагновых болотах связана с появлением именно в этих условиях насекомоядных растений (на наших болотах – виды росянки (*Drosea rotundifolia, D.anglica*), на болотах Северной Америки – венерина мухоловка), которые с помощью ловчих аппаратов обеспечивают себе внепочвенный источник азота и других элементов.

Многие болотные кустарнички (карликовая береза, голубика, клюква, багульник и др.) микотрофны, т. е. благодаря сожительству с почвенными грибами микоризообразователями имеют дополнительный источник минеральных веществ.

В целом болотная флора представлена ярко выраженными олиготрофами (растения содержат мало солей в тканях и могут успешно развиваться на бедном субстрате).

По отношению к кислотности растения торфяных болот – ярко выраженные ацидофилы. В опытах сфагнум испытывает угнетение даже при поливе слабыми растворами известковых солей. В литературе болотные растения иногда называют оксилофитами, обозначая этим термином особую разновидность ацидофильности: способность выносить высокую кислотность в сочетании с сильным увлажнением и анаэробиозом.

Довольно сложен вопрос о водном режиме обитателей болот. Характерно, что при обилии влаги почти все они имеют ярко выраженные ксероморфные черты в строении листа (особенно заметные у осоковых трав и вересковых кустарничков): опушение (багульник, мирт болотный, росянки), восковой налет (голубика, подбел), постепенное передвижение корневой шейки вверх по мере нарастания сфагнового ковра (росянка), сильно кутинизированный толстый эпидермис (брусника, клюква), эрикоидная структура листа (вереск, водяника), узколистность (пушица – *Eriophorum vaginatum*, осоки).

Эти черты раньше объясняли физиологической сухостью торфяников (действительно, при физическом обилии влаги такие особенности почвенной среды, как низкая температура, анаэробность, обилие токсических веществ, означают, что практически влага недоступна для растений). В настоящее время преобладающая роль физиологической сухости в формировании ксероморфного облика болотных растений поставлена под сомнение. Безусловно, она играет известную роль в жизни болотных растений, однако нельзя исключить и другие влияния. Так, наряду с физиологической сухостью в жизни растений на сфагновом торфянике большую роль играют и периоды физической сухости, когда сильно пересыхают самые верхние слои сфагнума, где расположены корневые системы; нельзя также забывать, что, хотя в торфе много влаги, значительная часть ее находится в коллоидно-связанном состоянии, а значит недоступна для корней растений (коэффициент завядания на песке 1,3 %, на торфе 49 %). Очевидно, известную роль в формировании ксероморфной структуры (в частности, таких черт, как недоразвитие или редукция листовой поверхности) играла бедность субстрата азотом. Иными словами, ксероморфоз болотных растений – это в большой степени пейноморфоз (приспособление растений к недостаточной обеспеченности элементами минерального питания, например, азотом).

Опыты выращивания некоторых болотных растений на удобренном фоне показали, что при внесении азотных удобрений ксероморфоз заметно уменьшается.

Наконец, в связи со сложной историей болотной флоры не исключена возможность сохранения некоторых черт организации, унаследованных от предков, живших совсем в иных условиях: так, некоторые вечнозеленые болотные кустарнички – отдаленные потомки теплолюбивой флоры прежних геологических эпох

Вопросы для самоконтроля

1. Объясните различие солончаковых, солонцеватых почв и солонцов.
2. Дайте определение растениям-галафитам.
3. Как относятся большинство деревьев и кустарников к засолению почвы и грунтов сульфатами и хлоридами?
4. Чем отличаются растения солонцов от растений солончаков?
5. Охарактеризуйте условия местообитания растений, произрастающих в сыпучих песках.

6. Какие приспособления у псаммофитов выработались в условиях недостаточного увлажнения?

7. Что такое полевая влагоемкость и влажность завядания?

8. Какие два процесса играют важную роль в торфообразовании?

9. На какие экологические группы подразделяют растения сфагновых торфяников?

10. Какие источники доступной формы азота для растений сфагновых болот Вам известны?

11. Дайте определение растениям-сфагнумам.

Тема 6. Биотические факторы

Ключевые вопросы темы

1. Дать определение термину «Фитоценоз». Типы популяций.
2. Взаимодействие животных и растений.
3. Охарактеризовать виды зоохории.
4. Классификация животных по типам питания.
5. Взаимоотношения между растениями (прямые или контактные; косвенные трансбиотические; косвенные трансабиотические).
6. Типы популяционных взаимодействий.
7. Охарактеризовать лианы, эпифиты, полуэпифиты.

Ключевые понятия: экологические факторы, популяция, фитоценоз, продуценты, мирмекохория, фитобиотрофы, сапротрофы, зообиотрофы, симбиотрофы, паразиты, полупаразиты, лианы, эпифиты.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос дать развернутую характеристику фитоценозам и типов популяций, входящих в него. Согласно учению В. Н. Сукачева (1964) в биосфере основную роль играют биогеоценозы, которые он определяет следующим образом: «Биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии».

По представлениям В. Н. Сукачева, биогеоценозы на поверхности Земли существуют там, где есть растительные и животные организмы, в совокупности составляя биогеоценотический покров Земли. Е. М. Лавренко (1962) вместо понятия «биогеоценотический покров Земли» предложил термин «фитогеосфера», в состав которой входят весь растительный покров Земли с животными и микробным населением и вся насыщенная организмами среда: почва, грунты, нижние слои атмосферы (т.е. тропосферы).

Идея о взаимосвязях всех явлений в биосфере отражалась и в других учениях и понятиях, прежде всего в учении о географических ландшафтах

(Л. С. Берг, 1931, и др.) и в представлениях об эпигенеме (Р. И. Аболин, 1914). За рубежом кроме учения о географических ландшафтах разрабатывается близкое к биогеоценологии учение об экосистемах. Под экосистемой Ю. Одум (1975) понимает «Любое единство, включающее все организмы (т. е. «сообществ») на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ (т. е. обмен веществами между биотической и абиотической частями) внутри систем».

Эти понятия и определения дают общее представление о взаимосвязях всех явлений в природе. Впервые эти идеи были высказаны В. В. Докучаевым в конце прошлого века, затем его учениками и последователями – Г. Ф. Морозовым (1912) и Г. Н. Высоцким (1915). При детальном изучении биогеоценозов их разграничивают и границы выделенных участков, как правило, совпадают с границами конкретных фитоценозов (В. Н. Сукачев, 1964). Наиболее удачное определение понятия «фитоценоз» дано В. Н. Сукачевым (1956): «Фитоценоз, или растительное сообщество, – совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории, характеризующаяся определенным составом, строем, 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». Поскольку в естественных условиях растения живут не обособленно, а образуют фитоценозы, то между ними, а также между ними и другими живыми компонентами биогеоценоза (животными, микробами) постоянно существуют сложные и разнообразные взаимоотношения. В любом фитоценозе, с одной стороны, идет конкуренция за свет, пищу, воду как между особями различных видов, так и особями одного и того же вида. С другой стороны, растения в фитоценозе оказывают друг на друга положительное действие. Под пологом светолюбивых древесных пород обитают теневыносливые растения, не растущие на полном свету. Материнский древесный полог защищает нежные всходы и подрост теневыносливых древесных растений от губительного действия на них прямых солнечных лучей и резкого колебания температур и т.д. В процессе естественного отбора в некоторых растительных сообществах подобрались растения, которые уже не в состоянии расти сами по себе без помощи других растений (лианы, эпифиты).

В том или ином фитоценозе виды представлены различным количеством особей, отличающихся по возрасту и жизненности. Совокупность всех особей вида в фитоценозе составляет его ценопопуляцию (Т. А. Работнов, 1950). Количество, жизненность и состав особей в ценопопуляции зависят от экологических условий, биоценотической среды, биологических свойств вида и от длительности существования вида в данном ценозе. По данным Т. А. Работнова, у растений, размножающихся семенами, в естественных ценозах происходит следующая смена фенотипических состояний: семя→ всходы → ювенильные растения фенотипических состояний: семя→ всходы → ювенильные растения (молодые растения с листьями, отличающимися по

размерам и форме от взрослых) → прематурные растения (переходные от ювенильных к взрослым) → растения с вегетативными органами взрослого типа, но не достигшие половозрелого состояния → растения в генеративном состоянии → вегетативные растения, утратившие в силу старости способность цвести и плодоносить. Присутствие в фитоценозе тех или иных возрастных групп свидетельствует о степени устойчивости вида в ценозе. Так, наличие в популяциях всходов, ювенильных, прематурных и взрослых плодоносящих особей служит доказательством нормального процесса возобновления и устойчивости вида в фитоценозе. Если же в популяции только старческие особи, утратившие способность к цветению и плодоношению, то это свидетельствует о неустойчивости вида в данном сообществе. Т. А. Работнов различает три типа популяций:

I. Популяции *инвазионного* типа. Растение только начало вселяться в фитоценоз и в данном ценозе еще не проходит полного цикла развития. Популяция состоит из жизнеспособных семян, занесенных в данное сообщество извне, или же из семян и всходов, или только из всходов. Всходы в дальнейшем погибают из-за неблагоприятных экологических условий или уничтожаются животными, или отмирают по другим причинам, или же всходы не становятся взрослыми растениями вследствие краткости периода инвазии. Иногда популяция состоит из всходов и взрослых растений, находящихся в вегетативном состоянии. Они не переходят в генеративную фазу по причине неблагоприятных для данного вида экологических и других условий или из-за краткости периода инвазии.

II. Популяции *нормального* типа. Растения проходят в данном ценозе полный цикл своего развития – от всходов до созревания семян.

III. Популяции *регрессивного* типа. Генеративное возобновление вида в фитоценозе прекратилось. Иногда растения цветут и дают семена, однако появившиеся всходы гибнут, вследствие чего в ценозе отсутствует подрост данного вида. Всходы и ювенильные особи гибнут по причине неблагоприятных условий, созданных взрослыми растениями, или уничтожаются животными и по другим причинам. Растение не цветет в ценозе или цветет, но не дает семян. Все это свидетельствует о том, что данный вид находится на грани исчезновения из данного фитоценоза.

При ответе на второй вопрос показать структуру трофической цепи. Взаимодействие животных и растений осуществляется в основном через пищевые цепи. Имеются два типа пищевых цепей. Одни связаны с поеданием живых растений травоядными животными, другие – с потреблением различными детритными формами неживых, более или менее разложившихся веществ растительного происхождения. Если пищевая цепь начинается с поедания живых растений животными, то обычно выделяют следующие группы организмов:

1. *Продуценты* – зеленые высшие и низшие автотрофные растения и хемотрофные незеленые бактерии, способные синтезировать органические вещества.

2. *Первичные консументы*, питающиеся автотрофными продуцентами. К этой группе относятся главным образом травоядные животные и паразитирующие на зеленых растениях бесхлорофилльные растения (повилика, заразиха и др.).

3. *Вторичные консументы* – плотоядные животные, питающиеся травоядными.

4. *Третичные консументы* – плотоядные организмы, питающиеся вторичными консументами.

5. Конечное звено трофической цепи представлено *деструкторами*, или *редуцентами*, – организмами, разлагающими полуразложившееся органическое вещество и превращающими его в минеральные соединения. Сюда относятся различные микроорганизмы, главным образом бактерии, дрожжевые грибы, грибы-сапрофиты и др., а также формы, разрушающие трупы и экскременты (Р. Дажо, 1975).

Поедая растения целиком или отдельные его органы, воздействуя на почву и видоизменяя ландшафт, животные оказывают огромное влияние на растительный покров тундр, лесов, степей и пустынь. Такие крупные обитатели леса, как лоси, олени, косули, кабаны, медведи, и мелкие зверьки – зайцы, белки, бурундуки, мышевидные грызуны, а также птицы – рябчики, фазаны, тетерева и др., поедая только определенные травянистые растения и оставляя другие, способствуют появлению мозаичности в напочвенном покрове. В хвойных лесах большой вред естественному возобновлению сосны наносят лоси. Так, на Кольском полуострове осенью один лось за сутки обедает от 120 до 200, а зимой – от 60 до 100 молодых побегов сосны (А. Г. Вороков, 1973). Огромный вред сосне наносит пилильщик и другие насекомые, питающиеся хвоей. В лиственных лесах злят гузка, непарный, кольчатый н сибирский шелкопряды, различные листовертки, пяденицы, поедая листву, ослабляют деревья. Массовая деятельность ость этих вредителей может иногда вызвать гибель коренных хвойных и широколиственных лесов и смену их мелколиственными лесами из березы и осины, зарослями кустарников или материковыми лугами. Мышевидные грызуны и другие животные, потребляя семена и плоды древесных пород, влияют на процесс возобновления леса. Многие грызуны, предпочитая желуди дуба плодам ясеня, тем самым способствуют смене дуба ясенем. Плоды клена платановидного для грызунов менее съедобны, чем богатые жирами и белками орешки липы и семена ильмовых, поэтому в лесах всходов клена обычно больше, чем всходов липы и ильмовых (А. Г. Воронов, 1973). Животные играют важную положительную роль в жизни растений, способствуя их опылению и распространению семян и плодов, удобряя почву экскрементами, остатками пищи, своими трупами. Большое значение для расселения древесных пород имеет распространение семян птицами и зверями. Желуди дуба, например, разносятся сойками, которые прячут их под лесную подстилку, под пни и корни растений. Часть собранных и спрятанных желудей сойки съедают, а некоторое количество не находят. Эти желуди весной дают всходы. В воронежских лесах сойки переносят желуди из дубового леса в сосновой, удаленный от него на несколько километров. В 27-летнем сосновом лесу на 1 га было обнаружено 522

молодых дубка, выросших из занесенных сойками желудей. Таким же путем распространяются семена кедра кедровками, лещины европейскими ореховками и т. п. (Н. П. Наумов, 1963).

В третьем вопросе дать развернутые понятия что такое эктозоохория, эндозоохория, мирмекохория.

Различают следующие виды переноса семян:

1. Перенос диаспор (зачатков) растений на поверхности тела животных (***эктозоохория***) такие плоды и семена имеют специальные приспособления в виде различных прицепок. Кроме того, плоды и семена многих растений прилипают с грязью к копытам млекопитающих, к ногам птиц и других животных и таким путем переносятся на большие расстояния.

2. Перенос диаспор в пищеварительном тракте животных (***эндозоохория***). Так переносятся диаспоры растений, привлекающих животных яркой окраской, сахаристостью и сочностью плодов. Это главным образом плодово-ягодные растения. Животные питаются мякотью таких плодов, а их семена проходят через пищеварительный тракт без каких- либо повреждений, сохраняя всхожесть и способность к дальнейшему развитию. Однако не все животные сохраняют диаспоры без изменения. Например, снегири и некоторые вьюрковые еще в клюве дробят семена так, что они полностью теряют всхожесть.

3. Перенос диаспор муравьями – ***мирмкоехория***.

Таким образом, животные, распространяя диаспоры растений, оказывают огромное влияние на процесс становления и развития растительных сообществ. Вместе с тем биогеоценозы, в свою очередь, не меньшее влияние оказывают на жизнь и численность животных. Определенные животные приурочены к соответствующим биогеоценозам. Как правило, в благоприятных почвенно-климатических условиях развиваются сложные многоярусные многовидовые биоценозы. Именно в них обитает наибольшее количество видов животных, достигающих наибольшей численности. Эта приуроченность определенных животных к определенным биогеоценозам хорошо исследована Г. Н. Симкиным (1974). Он выявил, что в темных, слабо прогреваемых солнцем пихтово-еловых лесах Пермской области медленно и поздно развиваются травянистые растения, позже наступают многие сезонные явления в жизни животных. Обычно темнохвойные пихтово-еловые леса малоблагоприятны для подавляющего большинства животных из-за слабого развития травяного покрова. Коренные типы ельников-зеленомошников, ельников-долгомошников, различные заболоченные ельники, особенно большие массивы, реже, чем многие другие типы лесов, посещаются лосями, медведями, зайцами и другими животными. В сомкнутых ельниках и пихтарниках низка численность таких птиц, как дрозд, рябчик, редко встречаются или совсем отсутствуют лесной конек, чечевица, обыкновенная овсянка, горихвостка и садовая камышевка. Мало мухоловок, славок и других птиц, зато сравнительно высока численность глухаря. Обычен юрок, большая синица и некоторые другие виды. В годы хорошего урожая семян ели и пихты большой численности достигают грызуны: лесная мышь, красная и рыжая полевки, однако урожайные годы у этих пород повторяются через 4–5 лет и реже.

В четвёртом вопросе рассматриваем особенности питания различных групп животных. Исходя из энергетических связей, Т. А. Работнов (1974) выделяет следующие группы животных, обитающих на лугах:

1. ***Фитобиотрофы*** – животные, питающиеся: а) нектаром и пыльцой (насекомые-опылители энтомофильных растений); б) цветками, семенами и плодами (личинки насекомых, поедающие завязь цветков и формирующиеся семена); в) надземными вегетативными органами растений (травоядные животные, птицы, мышевидные грызуны, моллюски и т. д.); г) подземными органами растений (членистоногие, нематоды иногда кабаны).

2. ***Сапротрофы*** (главным образом дождевые черви и членистоногие).

3. ***Зообиотрофы*** (хищники, птицы, кроты и некоторые насекомые).

Более крупные животные непосредственно влияют на луговые травы прежде всего тем, что повреждают их копытами (травоядные), покрывают их экскрементами и засыпают землей (роющие животные). Действие животных сказывается на изменении водного и воздушного режимов почвы луга вследствие ее уплотнения (копытами) или разрыхления (роющими животными). Велико влияние животных на растительный покров и ландшафт тундры и лесотундры. В связи с более суровыми экологическими условиями и как следствие этого – медленным ростом растении и бедностью кормами – равнинные тундры мало населены животными, особенно зимой. Большинство животных летнего сезона, прежде всего птицы, осенью покидают тундру; зимуют только песцы, лемминги, суслик «евражка», пищуха, иногда заяц, в небольшом количестве дикий олень и белая сова. Животные тундры, как правило, ведут кочевой образ жизни, поэтому среди них отсутствуют виды, запасающие корма.

Особенно большое влияние на растительность тундр оказывают скопления колониально живущих птиц, так называемые «птичьи базары». Огромные стаи птиц обогащают почву азотом и тем самым способствуют появлению нитрофильных растений и нитрофильных растительных сообществ. К числу растений, обильно растущих на местах, удобренных птицами, Б. А. Тихомиров относит родиолу северную *(Rhodiola borealis*), произрастающую совместно с бескильницей *(Atropis angustata*), синюху северную *(Polemonium boreale*), растущую вместе с желтушником Палласа *(Erysimum pallasii),* незабудку азиатскую *(Myosotis asiatica*), крупку серую *(Draba cinerea*), мак полярный *(Papaver radicatum)* и др.

Таким образом, растительный покров тундр, лугов, степей, пустынь, полупустынь и других травяных равнин сложился и существует благодаря многочисленным взаимовлияниям животных и растений. Общеизвестны взаимовлияния и взаимоприспособления животных-опылителей и опыляемых ими растений. Энтомофильные растения привлекают опылителей, питающихся нектаром и пыльцой, яркостью окраски, величиной цветков и соцветий, запахом. Некоторые насекомые имеют очень длинный хоботок, поэтому способны опылять цветки с длинными трубками венчика. У многих их растений нектарники расположены в глубине цветка и труднодоступны для опылителей. Например, у чернушки полевой *(Nigella arvensis)* нектарные ямки прикрыты

крышечкой, у других растений – узкий зев цветка и т. д. Преодолевая эти препятствия, насекомое все время соприкасается с пыльниками и покрывается пыльцой данного растения. Обычно насекомое из одного цветка берет очень мало нектара, поэтому оно посещает многие цветки и таким образом переносит пыльцу с одного растения на другое.

Наряду с насекомыми-опылителями, существуют насекомые-вредители. В борьбе с вредителями первостепенную роль играют птицы, истребляющие огромное количество насекомых, их личинок и яиц. Только одна синица в течение года съедает многие миллионы насекомых. Птицы не только уничтожают насекомых, но и, особенно в тропиках, опыляют растения. В настоящее время уже известно около 1600 видов птиц – опылителей растений. Среди них наибольшее значение имеют длинноклювые колибри, добывающие нектар со дна самых длиннотрубчатых цветков тропических растений.

В ответе на пятый вопрос необходимо уделить внимание взаимоотношениям между растениями. В. Н. Сукачев (1975) и А. Л. Шенников (1964) считали, что взаимодействие между растениями – самый существенный и специфический признак фитоценоза. Взаимоотношения растений в сообществе В. Н. Сукачев называл коакциями и выделял среди них следующие категории:

1. ***Прямые или контактные коакции***, к которым относятся непосредственные воздействия одних особей на другие, находящиеся с ними в контакте.

2. ***Косвенные трансбиотические коакции*** – воздействие одних высших растений через различные организмы, главным образом микробы, на другие высшие растения.

3. ***Косвенные трансабиотические коакции*** – различные влияния одних видов на другие через изменения химических и физических свойств местообитания.

Провести резкую границу между этими тремя категориями воздействий нельзя. Конечный результат воздействий растений друг на друга в целом может быть положительным для устойчивости данного сообщества или отрицательным, или для одного из двух совместно произрастающих видов положительным, а для другого – отрицательным. Иначе говоря, взаимодействия среди растений могут быть конкурентными и взаимоблагоприятными.

Внутривидовые и межвидовые отношения в чистых и смешанных насаждениях находятся, как выражался Г. Ф. Морозов (1949), «под влиянием климата и под властью земли», поэтому каждый вид в разных зонах вследствие неодинаковых сочетаний экологических условий может хорошо расти то в смешанных, то в чистых насаждениях. По нашим многолетним наблюдениям, в Приокско-Террасном заповеднике (Московская область) после пожара и обогащения почвы зольными элементами самосев сосны (до массового нашествия лосей) сплошь покрывал супесчаную почву. Через 5–7 лет на таких местах из опавших хвоинок сформировался слой подстилки 3–5 см толщиной, но почти совершенно отсутствовали травянистые растения, способные восстанавливать плодородие почвы. Вследствие этого и обильных дождей происходил процесс оподзоливания и выщелачивания почвы и изреживания

самосева сосны. Появлялись пятна и прогалины, быстро покрывавшиеся злаками, главным образом вейником тростниковидным *(Calamagrostis arundinacea)* и келерией большой (*Koeleria grandis*), а также вейником наземным (*C. epigeios)*. После первых морозов надземные части этих растений отмирали и затем, разлагаясь, обогащали почву зольными элементами и азотом. Через 5–6 лет на таких прогалинах стали появляться лиственные породы: береза, осина и липа. Таким образом, в условиях лесной зоны с годовым количеством осадков 500–600 мм чистые естественные сообщества сосны постепенно переходили в смешанные.

При ответе на шестой вопрос остановиться на симбиотических, паразитических и полупаразитических типах отношений.

Симбиотическими считаются такие отношения между растениями, при которых имеется взаимная польза. Типичный пример таких отношений – сожительство водоросли и гриба в лишайнике. В гонидиальном слое лишайника водоросль (зеленая или синезеленая) оплетается гифами гриба (главным образом сумчатого), которые извлекают из водоросли некоторые питательные вещества, прежде всего углеводы. Водоросль, оплетенная гифами гриба, хорошо защищена, кроме того, она получает от гриба воду и растворенные в ней минеральные соли, которые гриб поглощает из субстрата.

Другой пример симбиотических взаимоотношений – сожительство гриба с корнями высших растений – микориза. Микориза обнаружена у большинства древесных растений: дуба, сосны, липы, березы и др. У большинства травянистых растений также имеется микориза. Обычно различают внутреннюю (эндотрофную) и наружную (экзотрофную) микоризу. При эндотрофной микоризе гифы гриба находятся внутри корня, проникая по межклетникам в его клетки. При экзотрофной микоризе гифы снаружи чехлом оплетают окончания корней растения. Благодаря микоризе многие растения – вересковые, орхидные, злаки (прежде всего белоус, овсяница овечья и др.) – могут успешно расти на почвах, бедных легкодоступными формами азота. Перечисленные выше растения, в ризосфере которых есть гриб, используют некоторые формы азотных соединений. С другой стороны, гифы гриба, находящиеся в межклетниках и клетках растения, получают из них углеводистые соединения. У древесных растений в состав экзотрофной микоризы входят различные гименомицеты. Гриб не только оплетает корень гифами, но некоторые из них, частично проникая в клетки корня, поглощают из них углеводы, в то же время клетки корня разлагают некоторые проникшие в них гифы гриба. Наружные гифы гриба питаются корневыми выделениями, кроме того, некоторые из них проникают в почву, разветвляются и поглощают из нее воду и растворенные питательные вещества и таким образом способствуют росту и развитию растений.

Паразитическими считаются такие отношения, при которых одни виды добывают пищу или отдельные пищевые вещества за счет других. Многие низшие растения паразитируют на высших растениях; например, мучнистые и ржавчинные грибы поражают не только зерновые злаки и другие травянистые растения, но и древесные, которые особенно часто заболевают мучнистой росой. Среди высших растений те, которые лишены зеленых листьев и получают пищу

от хозяина, называются полными паразитами. Растения же, имеющие хлорофилл и сами производящие углеводы, но получающие от хозяина воду и растворенные в ней минеральные соли, называются полупаразитами. Типичные примеры полных паразитов – повилика (*Cuscuta)* и заразиха *(Orobanche).*

Специализированные виды повилики паразитируют только на стеблях определенных растений, например, повилика клеверная *(Cuscuta trifolii)* – на клевере, повилика льняная *(C. epilinum)* – на культурном льне, однако она переходит и на рыжик (*Camelina sativa),* растущий среда льна. Неспециализированные виды, например повилика европейская (паразитируют на многих видах, но чаще всего поражают крапиву, а из культурных растении – коноплю. Повилика – вьющееся растение, ее семена обычно прорастают поздней весной, когда молодые ростки других растений уже достаточно окрепли. Кончик молодого растения повилики во время роста производит вращательное движение и, если он не найдет растение хозяина, то, просуществовав немногим более недели, погибнет. Но если росток повилики соприкоснется с нужным ему растением-хозяином, то он начинает усиленно расти и обвиваться вокруг хозяина, пронизывая его своими присосками (гаусториями), представляющими собой видоизмененные придаточные корни. Через некоторое время после этого повилика теряет связь с почвой и превращается в полного паразита.

Виды рода *Orobanche* относятся к корневым паразитам. Семена заразихи прорастают только тогда, когда они входят в контакт с корнями растения-хозяина. Проросток семени заразихи проникает в корень растения – хозяина и образует там клубневидное тело, а цветковые побеги, лишенные зеленых листьев, поднимаются над землей. Большинство видов заразихи – голубая (*Orobanche caesia*), песчаная *(O.arenaria)*, уральская *(O. uralensis*), синеватая (O. *coerulescens)* и др. – паразитируют на полынях. Некоторые виды заразихи приурочены к другим родам цветковых растений, например, заразиха пурпуровая (O. *purpurea)* паразитирует на корнях тысячелистника; заразиха желтая *(O. lutea*) – на корнях люцерны.

Наиболее типичный пример ***полупаразитов*** – омела белая *(Viscun album),* имеющая вечнозеленые, богатые хлорофиллом листья. При помощи присосок, внедрившихся в древесину ветвей дерева-хозяина и представляющих собой своеобразные придаточные корни, омела извлекает воду и растворенные в ней минеральные соли. Омела паразитирует на пихте, яблоне, липе, но чаще всего на осокоре (*Populus nigra),* в кроне которого она иногда образует своеобразные насаждения.

Другой пример полупаразитов – некоторые виды рода *Pedicularis.* Листья их содержат хлорофилл, и большинство корней находится в почве, извлекая из нее воду и минеральные соли. Однако некоторые их корни часто контактируют с корнями других растений и таким образом получают дополнительную воду и минеральные соли за счет других растений.

При ответе на седьмой вопрос следует рассмотреть особый тип взаимодействий между растениями (лианы, эпифиты).

Лианы – это растения, использующие в качестве опоры другие растения. Стебли лиан имеют слабую механическую ткань и не способны сохранять

вертикальное положение. Большинство лиан относится к светолюбивым растениям и для того, чтобы расположить свои листья ближе к свету, вынуждены взбираться на другие растения. В умеренной зоне лиан мало. К ним относится хмель вьющийся, лимонник, виды родов и некоторые другие. Но в тропических лесах, особенно на более или менее осветленных местах, лианы достигают максимального развития и видовое богатство их исключительно велико.

П. У. Ричардс (1961) делит тропические лианы на две экологические группы:

1. Группа крупных, почти всегда деревянистых лиан, достигающих вершин деревьев второго, реже первого яруса древостоя. Эти лианы используют солнечную радиацию более или менее полно.

2. Группа более мелких и теневыносливых растений, преимущественно травянистых, редко пробивающихся сквозь подлесок.

Обычно лианы подразделяют на вьющиеся, взбирающиеся, лазящие при помощи придаточных корней и лазящие при помощи прицепок. У вьющихся лиан кончик стебля производит вращательное движение. При соприкосновении с опорой лиана начинает обвиваться вокруг нее. Так как завивание стебля влечет за собой скручивание его по оси, то место быстрого роста стебля, перемещаясь, вызывает закручивание лианы вокруг опоры и ее продвижение вверх.

Взбирающиеся лианы не имеют специальных чувствительных органов и поэтому не обвивают опоры. Подавляющее большинство взбирающихся лиан имеет некоторые пассивные приспособления, помогающие им взбираться к вершинам опорных деревьев. К таким приспособлениям относятся ветви, расходящиеся под прямым углом, шипы, различные прицепки и проч.

Лианы, лазящие при помощи воздушных корней, особенно обильны в дождевом тропическом лесу. У них отрастает огромное количество придаточных корней, расположенных горизонтально вдоль стебля. Эти корни внедряются в трещины и в мягкие части коры дерева-хозяина и таким образом поддерживают стебель лианы в вертикальном положении. Растения, лазящие и взбирающиеся при помощи прицепок, очень разнообразны. Их прицепки имеют неодинаковую морфологическую природу. Так усики, при помощи которых вьющиеся растения прикрепляются к опоре, могут быть видоизменениями верхних листьев (горошек и другие представители бобовых) или представляют собой метаморфоз черешков листа (виды рода *Clematis*), видоизменение побегов (виноград и другие представители семейства *Vitaceae*).

Эпифитами считают растения, которые живут на других растениях, используя их как место прикрепления. По мнению многих исследователей, эпифиты не получают от растения-хозяина никакой пищи. Однако П. У. Ричардс (1961) полагает, что эпифиты используют растительные выделения листьев и других частей растения-хозяина, содержащие калий, кальций и другие элементы. Эти вещества существенно дополняют скудное питание эпифитов. Эпифиты растут на более или менее осветленных местах, прикрепляясь к деревьям, кустарникам, лианам, на местах скопления хотя бы небольшого количества почвы. Находясь в сравнительно хороших условиях освещенности, эпифиты испытывают недостаток в почве и воде. Они обильны в тропических областях с

высокой влажностью воздуха. Многие эпифиты из семейства *Bromeliaceae* имеют своеобразные вместилища и резервуары для скопления воды. Длинные жесткие листья бромелиевых, образующие розетку, настолько плотно заходят друг за друга, что создаются резервуары, в которых может накапливаться до 5 л дождевой воды. В такие сосуды попадают насекомые, минеральные и органические частицы почвы, пыль и таким образом пополняется количество недостающих эпифитам питательных веществ. Кроме того, эпифиты сами способствуют накоплению органических частиц почвы. Дело в том, что корневые выделения эпифитов привлекают муравьев, которые приносят с собой опавшие листья, плоды, различные растительные и животные остатки н таким образом накапливают органическое вещество вблизи корней. Местообитания многих эпифитов в какой-то мере тождественны местообитаниям скальных растений. У тех и других нерегулярность водоснабжения сочетается с недостаточностью почвенного субстрата (П. Ричардс, 1961). Во влажных тропиках некоторые эпифиты селятся на листьях, их называют ***эпифиллами.***

От эпифитов следует отличать ***полуэпифиты*** и ***псевдоэпифиты.***

К полуэпифитам относятся растения, которые начинают жить как типичные эпифиты, но затем их корни начинают расти вниз, окружая ствол, затем укореняются в почве и растут самостоятельно. Примером полуэпифитов может служить удушитель *(Clusia rosea).* Корни этого растения, окружающие ствол дерева-хозяина, сильно разрастаются и так сильно сжимают его, что дерево гибнет.

Ложными эпифитами называют растения, обычно обитающие на земле, но иногда поселяющиеся в трещинах и на развилинах стволов деревьев, там, где скапливается почва.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое биогеоценоз?
2. Какие типы популяций Вам известны?
3. Расскажите про взаимодействие животных и растений.
4. Какие виды переноса семян существуют?
5. Какие группы животных, обитающих на лугах, Вам известны?
6. Какие категории взаимоотношений растений в сообществе выделял В. Н. Сукачев?
7. Чем симбиотические отношения отличаются от паразитических?
8. Расскажите про лианы.
9. Охарактеризуйте растения-эпифиты. Чем полуэпифиты отличаются от псевдоэпифитов?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Афанасьева, Н. Б. Введение в экологию растений / Н. Б. Афанасьева, Н. А. Березина. – Москва: Изд-во МГУ, 2011. – 800 с.

2. Двораковский, М. С. Экология растений: учеб. пособие / М. С. Двораковский. – Москва: Изд-во «Высшая школа», 1983. – 189 с.

3. Чернова, Н. М. Общая экология / Н. М. Чернова, А. М. Былова. – Москва: Дрофа, 2004. – 416 с.

4. Шенников, А. П. Введение в геоботанику. Раздел «Экология фитоценозов» / А. П. Шенников. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1964. – 446 с.

5. Шилов, И. А. Экология: учебник / И. А. Шилов. – Москва: Высшая школа, 2003. – 512 с.

6. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности: учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – Москва: Логос, 2002. – 264 с.

7. Климентова, Е. Г. Приспособление и устойчивость растений: учеб. пособие / Е. Г. Климентова. – Ульяновск: УлГУ, 2006. – 53 с.

8. Березина, Н. А. Экология растений / Н. А. Березина, Н. Б. Афанасьева. – Москва: Издательский центр «Академия», 2009. – 400 с.

9. Воронов, А. Г. Геоботаника / Г. А. Воронов. – Москва: Высшая школа, 1973. – 382 с.

10. Горышина, Т. К. Экология растений: учеб. пособие / Т. К. Горышина. – Москва: Высшая школа, 1979. – 368 с.

Локальный электронный методический материал

Ольга Михайловна Бедарева

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Редактор Е. Билко

Уч.-изд. л. 4,7. Печ. л. 4,1

Федеральное государственное
бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Калининградский государственный технический университет»,
236022, Калининград, Советский проспект, 1