

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

О. М. Бедарева

БОТАНИКА И ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины для студентов,
обучающихся в бакалавриате по направлению подготовки
35.03.04 Агрономия

Калининград
Издательство ФГБОУ ВО КГТУ
2025

УДК 581.82; 581.84

Рецензент

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

Бедарева, О. М.

Ботаника и экология растений: учеб.-методич. пособие по изучению дисциплины для студ. бакалавриата по напр. подгот. 35.03.04 Агрономия / О. М. Бедарева. – Калининград: Изд-во ФГБОУ ВО «КГТУ», 2025. – 92 с.

В учебно-методическом пособии по изучению дисциплины «Ботаника и экология растений» представлены учебно-методические материалы по освоению тем лекционного курса, включающие подробный план лекции по каждой изучаемой теме, вопросы для самоконтроля; отражены рекомендации по выполнению контрольной работы для обучающихся заочной формы обучения по направлению подготовки 35.03.04 Агрономия.

Табл. 3, список лит. – 24 наименования

Учебное пособие рассмотрено и рекомендовано к опубликованию кафедрой агрономии и агроэкологии 20 марта 2025 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» 31 марта 2025 г., протокол № 3

УДК 581.82; 581.84

© Федеральное государственное
бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Калининградский государственный
технический университет», 2025 г.
© Бедарева О. М. 2025 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ.....	6
2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ТЕКУЩЕЙ АТТЕСТАЦИИ	75
3. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ.....	77
ПРИЛОЖЕНИЕ А Типовые задания по контрольной работе по дисциплине «Ботаника и экология растений» (по заочной форме обучения)	81
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	90

ВВЕДЕНИЕ

Растения являются главным системообразующим элементом современного мира. Знания о растениях играли первостепенную и определяющую роль на всех этапах возникновения, становления и современного развития человеческого общества. Базовые ботанические знания незаменимы в ведении натурального хозяйства, культуре, медицине, религии, разнообразных промыслах и домохозяйствах многих стран и народов.

Продуктивность пищевых и кормовых растений по-прежнему лежит в основе огромной пирамиды, обеспечивающей благополучное существование человечества.

Дисциплина «Ботаника и экология растений» относится к профессиональному модулю по направлению подготовки 35.03.04 Агронимия. Целью освоения дисциплины «Ботаника и экология растений» является формирование знаний об историческом развитии высших и низших растений на основе родственных связей между ними, их анатомии, морфологии, систематике, географии, а также знаний и умений, связанных с изучением влияния экологических факторов на растительные организмы и сообщества, экологическими задачами сельского хозяйства в контексте ауто- 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.

В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

Знать:

- структуру основных вегетативных органов покрытосеменных, их метаморфозов на клеточном, тканевом и органном уровнях, строение генеративных органов покрытосеменных и процесс образования семян и плодов;
- многообразие мира растений, эволюцию их структурно-функциональной организации в ходе приспособления к изменяющимся условиям жизни на земле, возможности их использования в сельском хозяйстве;
- требования сельскохозяйственных культур к условиям произрастания;
- базовые (общепрофессиональные) представления о теоретических основах общей экологии.

Уметь:

- распознавать культурные и дикорастущие растения по морфологическим признакам, определять фазы развития культурных растений, хозяйственную ценность;
- устанавливать соответствие агроландшафтных условий требованиям сельскохозяйственных культур;
- применять экологические методы исследований, используемые при изучении сообществ живых организмов при решении типовых профессиональных задач.

Владеть:

- методами полевых и камеральных ботанических исследований растений;
- сбором информации, необходимой для разработки элементов системы земледелия и технологий возделывания сельскохозяйственных культур;
- основными методами, применяемыми в популяционной экологии растений, методами экологии микроорганизмов и растений.

При реализации дисциплины «Ботаника и экология растений» организуется практическая подготовка путем проведения практических (лабораторных) занятий, предусматривающих участие обучающихся в выполнении отдельных элементов работ, связанных с будущей профессиональной деятельностью.

Промежуточная аттестация проводится в виде **экзамена** в первом семестре, к которому допускаются студенты, освоившие темы курса, прошедшие текущие аттестации.

Материал пособия содержит рекомендации по написанию контрольной работы для студентов заочной формы обучения.

1 МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

В начале лекции необходимо ознакомиться с целью занятия. Тематический план лекционных занятий (ЛЗ) проводится в первом семестре (таблица 1).

Таблица 1 – Объем (трудоемкость освоения) и структура ЛЗ

Номер темы	Содержание лекционного занятия	Количество часов ЛЗ	
		очная форма	заочная форма
Раздел 1. Ботаника			
1	Ткани. Общая характеристика и классификация тканей	6	1
2	Вегетативные органы. Побег и системы побегов	2	-
3	Генеративные органы. Цветок, плод, семя, плоды	4	-
4	Отдел Покрытосеменные. Систематика классов. Подкласс Магнолииды	2	-
5	Подкласс Ранункулиды	2	-
6	Подкласс Кариофиллиды	2	-
7	Подкласс Гамамелидиды	2	-
8	Подкласс Дилленииды	2	1
9	Подкласс Розиды	2	1
10	Подкласс Ламииды	2	1
11	Подкласс Астериды	2	1
12	Класс Однодольные, или Лилиопсиды	2	-
13	Порядки: Злаковые (Мятликовые) и Осоковые	2	1
14	Подкласс Арециды. Порядок Пальмы	2	-
Раздел 2. Экология растений			
15	Введение. Свет и его экологическое значение	2	-
16	Тепло как экологический фактор	2	-
17	Вода как экологический фактор	2	1
18	Почвенные и орографические факторы	2	-
19	Экологические особенности растений засоленных почв; растений сыпучих песков. Экологические особенности растений сфагновых болот	4	-
20	Биотические факторы	2	1
Итого		48	8

РАЗДЕЛ 1. БОТАНИКА

Тема 1. Ткани. Общая характеристика и классификация тканей

Ключевые вопросы темы

1. Общая характеристика и классификация тканей.
2. Образовательные ткани.
3. Постоянные ткани.

Ключевые понятия: меристемы, паренхима, эпидерма, перидерма, корка, железистые волоски, нектарники, гидатоды, идиобласты, многоклеточные вместилища выделений, млечники и смоляные ходы, ксилема, флоэма.

Литература: [1, с. 113–143; 2, с. 34–58; 3, с. 15–32; 4, с. 25–36; 5, с. 20–45; 9, с. 54–79].

Методические рекомендации

При освоении данной темы курса необходимо изучить классификацию тканей растений. Рассмотреть систему классификации тканей.

Обратить внимание на строение тканей и распределение меристем в теле растения.

После изучения данной темы необходимо четко понимать функции всех типов меристем.

Вопросы для самоконтроля

1. На чем построена классификация тканей?
2. Что такое меристемы? Их основные функции.
3. Охарактеризовать покровные ткани.
4. Показать первичные, вторичные и третичные покровные ткани.
5. Проводящие ткани. Отличие ксилемы от флоэмы.
6. Выделительные ткани. Их функции.
7. Механические ткани: различия между склеренхимой и колленхимой.
8. Типы проводящих пучков.

Тема 2. Вегетативные органы. Побег и системы побегов

Ключевые вопросы темы

1. Корень и корневые системы. Морфологическое и анатомическое строение корня.
2. Морфологическое расчленение побега.
3. Стебель. Анатомическое строение стебля.
4. Морфологическое и анатомическое строение листовой пластинки.

Ключевые понятия: корень, стебель, лист, побег.

Литература: [1, с. 12–16, 31–32, 55–66; 2, с. 59, 109–124; 3, с. 33–42, 46–50; 4, с. 38–53; 5, с. 47; 9, с. 83–98, 109].

Методические рекомендации

В первом вопросе изучаемой темы необходимо сформировать целостное представление о вегетативных органах растения.

Уделить внимание основным чертам морфологического и анатомического строения корня; принципам классификации корневых систем; изучить метаморфозы корней, типы ветвления; узлы и междоузлия; почки, их строение, особенности расположения и роль в жизни растений. Подробно рассмотреть верхушечный рост побега; выделить морфологические особенности листа, листорасположение. Дать определение гетерофилии и анизофилии, листовой мозаики. Рассмотреть ярусные категории листьев и анатомическое строение листовой пластинки, жилкование листьев. Объяснить, что такое листопад, и указать его биологическое значение. Освоить стелярную теорию и классификацию стелей (прото-, актино-, сифоно-, диктио-, эу-, атактостела). Акротония, мезотония, базитония; а также специализацию и метаморфозы побегов. Привести определение понятий: каудекс, корневище, подземные и надземные столоны, клубни, луковички, усы, побеги суккулентов.

Необходимо рассмотреть общие черты анатомического строения стебля. Изучить строение стеблей однодольных, двудольных травянистых растений и многолетних древесных.

Вопросы для самоконтроля

1. Характер размещения растения в пространстве: ортотропные и плагиотропные побеги.
2. Метамерная организация побега.
3. Чем отличаются побеги укороченные от удлиненных?
4. Как организовано вегетативное тело растения?
5. Особенности листорасположения.
6. Что такое акротония, мезотония, базитония?
7. Какие типы центральных цилиндров известны?
8. Известные метаморфозы побегов, корневых систем, листьев.

Тема 3. Генеративные органы. Цветок, плод, семя

Ключевые вопросы темы

1. Генеративные органы.
2. Строение, функции цветка.
3. Формулы и диаграммы цветка.
4. Плоды. Общая характеристика плодов.

Ключевые понятия: цветок, плод, семя.

Литература: [1, с. 49–53; 2, с. 201–239; 3, с. 76–98; 4, с. 54–60; 5, с. 81–86; 9, с. 322–358].

Методические рекомендации

При изучении вопросов рассматриваемой темы обучающимся необходимо уделить внимание строению и функции цветка; законспектировать, что представляют собой все части цветка (околоцветник, его строение; простой и двойной околоцветник; симметрия цветка; онтогенез цветка; андроцей; расположение тычинок в цветке, разнообразие их строения; развитие и строение пыльника; микроспорогенез; морфологическое разнообразие пыльцевых зерен; гинецей; плодолистики; строение пестика; происхождение гинецея; образование завязи, ее положение в цветке и типы гинецея).

Важным при изучении третьего вопроса является изучение методики составления формулы и диаграммы цветка. При этом студент раскрывает в конспекте такие понятия, как цветение и опыление, дихогамия и гетеростилия, их биологическое значение; оплодотворение и развитие семян; двойное оплодотворение; развитие зародыша и эндосперма; развитие семени.

Завершающий вопрос изучения темы лекции – изучение типов плодов и их общей характеристики, классификации и приспособление плодов к распространению.

Вопросы для самоконтроля

1. Общий план строения цветка: стерильные и фертильные части цветка.
2. Что такое околоцветник?
3. Типы околоцветников.
4. Что такое андроцей?
5. Как называются стерильные тычинки?
6. Типы гинеев.
7. Типы завязей.
8. Чем ботриоидные соцветия отличаются от цимоидных? Привести примеры.
9. Привести морфологическую классификацию плодов.
10. Привести генетическую классификацию плодов.

Полученные практические знания и навыки по «Анатомии и морфологии растений» в первом семестре будут использованы при изучении второго раздела ботаники «Систематика высших растений» во втором семестре, а также имеют огромное практическое значение в будущей профессиональной деятельности бакалавров сельскохозяйственного и биологического профилей.

Тема 4. Отдел покрытосеменные. Систематика классов. Подкласс Магнолииды

Ключевые вопросы темы

1. Искусственные и естественные системы построения отдела покрытосеменных.
2. Класс Однодольные.
3. Класс Двудольные.

Ключевые понятия: отдел, класс, двудольные, однодольные.

Литература: [1, с. 242–296; 2, с. 241; 3, с. 112–130; 4, с. 88–101; 7, с. 97–99, 116; 8, с. 173, 348, 520; 9, с. 283–292; 464; 10, с. 278, 369].

Методические рекомендации

В первом вопросе необходимо сформировать целостное представление о системах покрытосеменных растений. Уделить внимание искусственным и естественным системам покрытосеменных. Изучить историю систематики цветковых растений; основные особенности систем предшественников К. Линнея (А. Чезальпино и Ж. Турнефора). Системы А. Л. Жюсье и А. П. Декандоля и других, филогенетические системы восходящего типа: А. Браун, А. Энглер, Р. Ветштейн и нисходящего типа: Г. Галлир, Ч. Бесси, Б. Т. Козо-Полянский, А. Л. Тахтаджян.

Классы: Однодольные и Двудольные. Необходимо рассмотреть общие черты анатомии и морфологии порядков Манголиевые, Лавровые, Нимфейные. Акцентировать внимание на общей характеристике порядков, экологических, анатомо-морфологических особенностей. Выделить важнейших представителей рассмотренных порядков.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие естественные системы известны?
2. В чем особенность искусственных систем?
3. Приведите примеры филогенетических систем восходящего типа. Назовите ученых, работавших в этой области.
4. Приведите примеры филогенетических систем нисходящего типа. Назовите ученых, работавших в этой области.
5. Приведите примеры генеалогических систем.
6. Охарактеризуйте класс двудольных растений.
7. Различия между классами однодольных и двудольных.
8. Охарактеризуйте порядки: Манголиевые, Лавровые, Нимфейные.

Тема 5. Подкласс Ранункулиды

Ключевые вопросы темы

1. Охарактеризовать подкласс Лютиковые. Анатомо-морфологические особенности строения.
2. Семейства: Лютиковые и Барбарисовые.
3. Порядок Маковые.

Ключевые понятия: подкласс, порядок, семейство, ранункулиды.

Литература: [1, с. 304–306; 2, с. 243–255; 3, с. 114–116; 4, с. 94; 6, с. 57–70; 7, с. 99–100; 8, с. 354–361; 9, с. 396–400; 10, с. 232–235, 247–250].

Методические рекомендации

При изучении темы «Ранункулиды» следует изучить теоретические и прикладные вопросы порядка, семейства Лютиковые. Акцентировать внимание на

строении вегетативных и генеративных органов. Строение соцветий и плодов. Перечислить наиболее распространенные виды семейства. Обратит внимание на ядовитые растения семейства.

Обратит внимание на семейство Барбарисовые. Изучит строение цветков и плодов. Выявит хозяйственно важных представителей семейства.

В третьем вопросе изучаемой темы необходимо сформировать целостное представление о семействе Маковые. Выделить подсемейства. Найти различия в строении цветков подсемейств.

Вопросы для самоконтроля

1. Дать общую характеристику подкласса Ранункулиды. Выделить порядки семейства.

2. Рассмотреть строение цветков актиноморфных и зигоморфных представителей семейства Лютиковые.

3. Охарактеризовать семейство Барбарисовые: строение цветков, соцветий, плодов.

4. Найти различия в строении цветков подсемейств Маковые, Гипекойные, Дымянковые. Рассмотреть строение плодов, обратит внимание на строение перистома.

Тема 6. Подкласс Кариофиллиды

Ключевые вопросы темы

1. Подкласс Кариофиллиды. Анатомо-морфологическое строение.

2. Семейства Гвоздичные. Анатомо-морфологическая характеристика.

3. Семейство Маревые. Анатомо-морфологическая характеристика.

4. Семейство Кактусовые. Особенности анатомии и морфологии.

Ключевые понятия: дихазий, ноготок, отгиб, суккуленты, плод многоорешек.

Литература: [1, с. 307–310; 2, с. 256–258; 3, с. 116–117; 4, с. 95; 8, с. 382–392; 9, с. 400–406].

Методические рекомендации

При изучении темы «Кариофиллиды» обратит внимание на особенности строения цветка, плодов, вегетативное строение побега.

При рассмотрении вопроса «Маревые» обратит внимание на положение завязи у некоторых представителей, простоту строения цветка, характер размещения тычинок.

При изучении четвертого вопроса сделать акцент на вегетативном теле кактусов (суккуленты). Экологические особенности представителей семейства. Выявит географическое расположение семейства.

Вопросы для самоконтроля

1. Дать общую характеристику подкласса Кариофиллиды. Выделить порядки семейства.

2. Рассмотреть строение цветка представителей семейства Гвоздичные. Обратить внимание на строение лепестка. Выявить ноготок и отгиб. Написать формулу цветка.

3. Охарактеризовать семейство маревые: строение цветков, соцветий, плодов.

4. Охарактеризовать вегетативное тело кактусов. Выявить морфологические различия в строении вегетативной организации кактусов. Обратить внимание на строение корневых систем. Записать формулу цветка кактуса.

Тема 7. Подкласс Гамамелидиды

Ключевые вопросы темы

1. Подкласс Гамамелидиды. Разделение на порядки, семейства.

2. Общая характеристика порядков Буковые, Березовые.

3. Дать анатомо-морфологическую характеристику представителей семейств. Записать формулу и диаграмму цветков.

4. Семейство Ореховые. Особенности анатомии и морфологии. Строение цветка.

Ключевые понятия: мужские и женские дихазии, древесные и кустарниковые растения, плюска.

Литература: [1, с. 299–302; 2, с. 264–267; 8, с. 363–381; 9, с. 406–408; 10, с. 194–200].

Методические рекомендации

При изучении темы «Гамамелидиды» обратить внимание на строение цветков, плодов.

При рассмотрении вопроса «Буковые» обратить внимание на положение завязи у некоторых представителей семейства, рассмотреть строение мужских и женских дихазиев у бука, дуба, каштана.

Изучить строение мужских и женских цветков, обратить внимание на строение плода ореха.

Вопросы для самоконтроля

1. Дать общую характеристику подкласса Гамамелидиды. Выделить порядки, семейства, представителей.

2. Рассмотреть строение цветка у семейств Буковые, Березовые. Охарактеризовать плоды. Отметить наличие плюски.

3. Охарактеризовать семейство Ореховые. Рассмотреть особенности строения мужских и женских цветков. Обратить внимание на строение плодов.

Тема 8. Подкласс Дилленииды

Ключевые вопросы темы

1. Подкласс Дилленииды. Разделение на порядки, семейства.

2. Общая характеристика порядков Ивовые, Вересковые, Мальвовые, Тыквенные, Крапивные, Каперсовые, Коноплевые.

3. Семейства Крестоцветные: Мальвовые, Тыквенные.

Ключевые понятия: орешек, околоцветник, однополые и обоеполые цветки, поликарпики.

Литература: [1, с. 311–318; 2, с. 267–270, 273–275; 3, с. 117–120; 6, с. 144–146, 204–207, 230–235, 240–245; 8, с. 393–419; 9, с. 408–426; 10, с. 192–194, 200, 251, 296, 309, 323].

Методические рекомендации

При изучении темы Дилленииды обратить внимание на раздельнополые цветки порядка Крапивные. Наличие волокон в стеблях крапивы.

Общая характеристика порядка Ивовые. Обратить внимание на раздельнополые цветки представителей семейства. Цветение ив до распускания листьев.

Порядок Мальвовые характеризуется наличием подчашия. Обратить внимание на строение пыльцевого зерна. Строение пестика. Цветок обоеполый. Выявить наиболее важные предельные растения.

При изучении порядка Тыквенные обратить внимание на раздельнополые цветки. Наличие плаценты в плоде «тыква». Выявить культурные растения порядка.

Порядок Каперсовые включает семейство Крестоцветные. Вегетативные органы имеют особые клетки – идиобласты. Цветки собраны в ботриоидные соцветия. В строении цветка обратить внимание на разную длину тычиночных нитей. Составить формулу цветка. Выявить особенности строения семени крестоцветных.

Семейство Коноплевые – травянистые растения. Не имеют млечного сока. Цветки раздельнополые. Обратить внимание на мужские цветки, собранные в дихазий. Оценить роль предельных растений семейства.

Вопросы для самоконтроля

1. Дать общую характеристику подкласса Дилленииды. Выделить порядки, семейства, представителей.

2. Рассмотреть строение цветка у семейств Ивовые, Крапивные, Коноплевые. Охарактеризовать строение плодов.

3. Рассмотреть обоеполые цветки мальвы. Отметить наличие подчашия. Охарактеризовать плоды. Назвать по латыни наиболее важные прядильные растения.

4. Отметить особенности строения соцветия, цветка семейства Крестоцветные.

5. Назвать наиболее важные культурные растения семейства Крестоцветные.

Тема 9. Подкласс Розиды

Ключевые вопросы темы

1. Подкласс Розиды. Разделение на порядки, семейства.

2. Общая характеристика порядков Розоцветные, Бобовые, Камнеломковые, Льновые, Гераниевые, Виноградные, Зонтичные.

3. Семейства Толстянковые, Розовые, Бобовые, Льновые, Зонтичные.

Ключевые понятия: листовые суккуленты, деревья, травы, культурные растения, гипантий.

Литература: [1, с. 319–331; 2, с. 278–285, 286–288, 289–290; 3, с. 120–123; 4, с. 97; 6, с. 93–120; 7, с. 103–105, 106–108, 114–116; 8, с. 426–469; 9, с. 426–448; 10, с. 261–267, 267, 274, 277].

Методические рекомендации

При изучении темы «Розиды» обратить внимание на разнообразие семейств. Способы вегетативного размножения. Разнообразие строения плодов. Вероятные эволюционные отношения между подсемействами; важнейшие представители, их хозяйственное значение.

При рассмотрении подкласса Розиды обратить внимание на общую характеристику; морфологические особенности; направления эволюции семейств Мимозовые, Бобовые.

Семейства Льновые, Гераниевые. Порядок Виноградные, семейство Виноградные; особенности строения цветка; народнохозяйственное значение.

Порядок Аралиевые. Общая характеристика; направление эволюции семейства Зонтичные; анатомо-морфологические особенности; пути эволюции соцветий, цветка, плода; важнейшие представители и их хозяйственное значение.

Вопросы для самоконтроля

1. К какой жизненной форме относятся толстянковые?
2. В чем особенность вегетативного размножения камнеломковых?
3. Для какого семейства характерно наличие гипантия?
4. Какие плодовые растения относятся к семейству Розовые?
5. В чем особенность строения тычиночного аппарата бобовых?
6. Как называется плод бобовых?
7. Какие пищевые медоносные растения относятся к семейству Бобовые?
8. В чем особенность строения цветка гераниевых?
9. На какие группы подразделяется культурный лен?
10. В чем особенности строения цветка виноградных?
11. В чем особенности строения цветка зонтичных? Каково положение завязи?

Тема 10. Подкласс Ламииды

Ключевые вопросы темы

1. Подкласс Ламииды. Разделение на порядки, семейства.
2. Общая характеристика порядков Горечавковые, Вьюнковые, Пасленовые, Бурачниковые, Норичниковые, Губоцветные.
3. Семейства Пасленовые, Бурачниковые, Норичниковые, Губоцветные.

Ключевые понятия: цветки актиноморфные и зигоморфные, спаянность тычинок, ягода, четырехраздельный орешек.

Литература: [1, с. 332–338; 2, с. 298–306; 3, с. 129–130; 4, с. 98–99; 6, с. 196–203; 7, с. 110–111; 9, с. 448–457; 10, с. 344, 350, 353].

Методические рекомендации

При изучении порядков Горечавковые, Вьюнковые обратить внимание на анатомо-морфологические особенности семейств; важнейшие представители. Порядок Пасленовые. Общая характеристика. Семейство Пасленовые. Анатомо-морфологические особенности; важнейшие представители, их хозяйственное значение. Обратить внимание на строение цветков и плодов пасленовых. Выявить пищевые и ядовитые растения семейства Пасленовые.

Охарактеризовать: Бурачниковые, Норичниковые, Губоцветные с точки зрения эволюции цветка в пределах порядков; выделить важнейших представителей, имеющих хозяйственное значение.

Вопросы для самоконтроля

1. Вьюнковые. Рассмотреть особенности строения цветка и стебля.
2. Бурачниковые. Изучить структуру соцветия. Определить, к какому типу оно относится. В строении плода отметить четырехлопастное строение. Определить, что такое гинобазический столбик.
3. В семействе Губоцветных рассмотреть особенности эволюции цветка. Выявить лекарственные и эфирноносные растения.
4. В порядке Пасленовые рассмотреть строение картофеля, томата, красного стручкового перца. Выявить ядовитые растения.
5. В семействе Норичниковые рассмотреть особенности строения цветка от почти актиноморфного до зигоморфного. Особенности тычиночного аппарата.

Тема 11. Подкласс Астериды

Ключевые вопросы темы

1. Общая характеристика порядка Астровые.
2. Анатомо-морфологическая характеристика семейства Астровые. Разделение на два подсемейства: Язычковые и Трубоччатые.

Ключевые понятия: соцветие корзинка, цветки трубчатые, язычковые, ложноязычковые, воронковидные, плод семянка.

Литература: [1, с. 339–343; 2, с. 311–317; 3, с. 130–131; 4, с. 98–99; 6, с. 174–195; 7, с. 114–116; 8, с. 474–508; 9, с. 457–464].

Методические рекомендации

При рассмотрении первого вопроса обратить внимание на строение цветоложа, строения цветков. Выявить положение завязи. Рассмотреть особенности строения андроцея. Семейство Сложноцветные: важнейшие направления эволюции; строение и эволюция соцветия, цветка, плода; деление на подсемейства; важнейшие представители; хозяйственное значение.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие типы цветоложа характерны для астроцветных?

2. Какое количество цветков может встречаться на цветоножке?
3. Как отличаются цветки краевые от цветков центральных у подсолнечника?
4. Какие общие черты имеют цветки астровых?
5. Как сформировался ложноязычковый цветок?
6. В чем состоит разнообразие плодов астровых?
7. Какие способы распространения имеют плоды одуванчика, череды, цикория, чертополоха, бодяка?

Тема 12. Подкласс Однодольные, или Лилиопсиды

Ключевые вопросы темы

1. Класс Лилиопсиды. Разделение на подклассы.
2. Общая характеристика подкласса Лилииды. Разделение на порядки.

Ключевые понятия: однодольные, травы, одревесневшие травы, колос, рыхлая кисть.

Литература: [1, с. 344–356; 2, с. 318–320; 3, с. 131–134; 4, с. 91–93; 6, с. 251–257, 258–303; 7, с. 116–122; 8, с. 520, 526; 9, с. 464–476, 477–496; 10, с. 374].

Методические рекомендации

В первом вопросе рассмотреть класс Лилиопсиды. Подкласс Лилииды, порядок Лилейные. Общая характеристика; признаки примитивности в специализации цветка; происхождение; отношение к двудольным; происхождение односемядольного зародыша; важнейшие направления эволюции; основные семейства.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте развернутую характеристику класса Однодольные.
2. Особенности строения цветка порядка Орхидные. Обратит внимание на зигоморфность цветка. Структура генеративных органов.
3. Значение злаковых в природе и хозяйственной деятельности человека. Наиболее значимые представители семейства Злаковые. Назвать три хлеба человечества.

Тема 13. Порядки Злаковые (Мятликовые) и Осоковые

Порядок Злаки (Мятликовые); общая характеристика; анатомо-морфологические особенности; происхождение цветка; морфологическая природа зародыша; деление на подсемейства и трибы; важнейшие представители; роль злаков в природе и значение в хозяйстве.

Порядок Осоковые. Семейство Осоковые; общая характеристика; черты сходства со злаками и отличия от них; эволюция цветка; биологические особенности; их значение.

Вопросы для самоконтроля

1. Рассмотреть порядок Злаковые. Акцентировать внимание на строении цветка и плодов.

2. Охарактеризовать порядок Осоковые. Сравнить со злаковыми.
3. Значение злаковых в природе и хозяйственной деятельности человека. Наиболее значимые представители семейства Злаковые. Назвать три хлеба человечества.

Тема 14. Подкласс Арециды. Порядок Пальмы

Ключевые вопросы темы

1. Подкласс Арециды.
2. Порядок Пальмоцветные.
3. Порядок Аронниковые.

Ключевые понятия: гиницей апокарпный и ценокарпный, семена с эндоспермом, соцветие, покрывало, жилкование параллельное.

Литература: [2, с. 321–326; 8, с. 565–571; 9, с. 496–503; 10, с. 395–399].

Методические рекомендации

Изучить подкласс Арециды. Обратит внимание на строение соцветия, листьев (размеры).

Порядок пальмы. Выявить наиболее значимых представителей. Выявить строение кокосовой и финиковой пальмы. Оценить хозяйственное значение пальмы в Африке и Азии.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие типы соцветия характерны для подкласса Пальмы?
2. Что такое покрывало?
3. Объяснить степень и порядок одревеснения пальм.
4. В чем суть апокарпного и ценокарпного гиницей?
5. Описать строение кокосовой пальмы.
6. Описать строение финиковой пальмы.

РАЗДЕЛ 2. ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Тема 15. 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 другими 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 предлагают 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 своем 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 своем 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 определенным 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 стороны, 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 определенное 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 почвенно-грунтовые) – 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) прямодействующие – непосредственно влияющие на обмен веществ, формообразовательные процессы, развитие (тепло, вода, состав и движение воздуха, сенокосение, поедание животными, пожары, перенос семян и плодов и т. д.);

б) косвеннодействующие – влияющие на организм через изменение других факторов (высота над уровнем моря и экспозиция склонов, географическая широта, удаленность от океана, материнская горная 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 г. агрохимиком Ю. Либихом. Рисую 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 служит 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 (в условиях лесостепной зоны), например, лимитирующим фактором для широкого распространения ели является низкая относительная влажность воздуха. ***Закон оптимума, аутоэкологические 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. ***Аутоэкологический*** (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.

Все 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) $1,95 \text{ кал/см}^2\text{-мин}$, 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 люксометры.

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 яркие 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/см²·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 севере 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, характеризующаяся 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 покровов, 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. Основным органом, воспринимающим 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 синеволетовых (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 обуславливают 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 обертки 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 – *Dianthus deltoids*, иван-чай узколистый – *Chamenerion angustifolium*, одуванчик лекарственный – *Taraxacum officinale*, пижма обыкновенная – *Tanacetum vulgare*, цикорий обыкновенный – *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 растениями-сообитателями. 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 широколиственным».

У растений затененных местообитаний листья имеют черты «теневого» строения. 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, строение 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 $a : b$ 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 пологими листопадными лесами 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 освещенные: 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 пологими еловыми лесами, а в субальпийском и альпийском поясах прекрасно растут в открытых кустарниковых 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 16. 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 приспособляются 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°, а цветение – при более высоких температурах, выше +10°. 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°, то оптимальной является температура от +25 до +28°.

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 плюс 35 °С – плюс 40 °С и реже до плюс 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°, 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 °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 замерзнуть 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 сильнее высыхают и отмирают.

Очень низкие зимние температуры -(40–45) °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 $-(3-5)^\circ\text{C}$. 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 $-(45-50)^\circ\text{C}$, 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 -40°C). 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: опущение почечных чешуй, засмоление почек у хвойных, утолщенный пробковый слой, толстая кутикула, опущение 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 sibirica*). 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 осенне-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 «термопериодизм». 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 ранней 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 $-(10-15)^\circ\text{C}$. 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 место-произрастания.

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 °С пустынные кактусы нагреваются до 55–60 °С; в умеренных широтах в летние дни сочные листья растений из родов очитков (*Sedum*) и молодил (*Sempervivum*) нередко имеют температуру 45 °С, а внутри розеток молодила – до 50 °С. Таким образом, превышение температуры растения над температурой воздуха может достигать 20 °С. Сильно нагреваются солнцем различные мясистые плоды: например, спелые томаты и арбузы на 10–15 °С теплее воздуха; температура красных плодов в зрелых початках аронника доходит до 50 °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 °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° выше, чем на северной стороне, где она имеет температуру окружающего воздуха. В жаркие дни температура темных стволов ели повышается до 50–55 °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 °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 °С листья могут нагреться до 17–19 °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 °С. Это крайний пример, но и снижение на 3–4 °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 древесных и кустарниковых пород обязательна стратификация, то есть воздействие пониженных температур (от 1 до 5 °С). Семена многих растений умеренных широт прорастают при температуре 0-1 °С, а их всходы появляются при 2-3 °С.

Для прорастания семян тропических растений необходима довольно высокая температура. Так, семена виктории регии (*Victoria regia*), произрастающей в бассейне р. Амазонки, требуют 30 °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 16 °С, зерновки кукурузы (*Zea mays*) – при 8–10 °С, но оптимальными для их развития являются температуры около 25 °С.

Многие растения субтропиков лучше растут при переменных температурах. Так, томаты при 26 °С днем и 17-18 °С ночью растут лучше, чем при постоянной суточной температуре в 26 °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 °С. Иное наблюдается у растений тропиков. У них фотосинтез прекращается уже при температурах от 4 до 8 °С, у водных и субтропических – в пределах от 0 до 2 °С. Для большинства растений умеренных и более низких широт для фотосинтеза оптимальны температуры порядка 25–30 °С, для растений более высоких широт они значительно ниже – 8–15 °С. У тропических пустынных растений и термофильных водорослей – не ниже 40 °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 17. 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, эвапотранспирация.

Методические рекомендации

При ответе на первый вопрос указываются элементы прихода и расхода влаги. Общий объем воды на земном шаре составляет приблизительно 1500 млн км³. Он складывается из жидкой (пресной и соленой), твердой и газообразной воды. Из общего количества на океаны и 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 уравнивается 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 почвогрунтом 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 местообитаний: 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 питанием 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 древесные 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 древесные мезофиты** – деревья и кустарники с листовой, опадающей на холодный период года. Это растения наших умеренных зон.

4. *Летнезеленые многолетние травянистые 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 местобитаний 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, джугун, 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 каркас 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 водозапасующей 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*) (Матвеев, 2006) и др.

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 0,5–1,0 % 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 1 г 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 водоотнимающей силе растения. Осмотическое давление клеточного сока выражают в паскалях ($1 \text{ атм} = 10^5 \text{ паскалей (Па)} = 10^2 \text{ кПа}$). 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, также 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 при-

водит 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 растений 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 такое эвапотранспирация?
4. Какие существуют экологические группы растений по отношению к водному режиму?
5. Подробно охарактеризовать адаптационные возможности ксерофитов.

Тема 18. Почвенные и орографические факторы

Ключевые вопросы темы

1. Охарактеризовать гранулометрический состав почвы, биоту и отношения растений к кислотности почвы и солевому режиму.
2. Потребность растений в зольных элементах и азоте.
3. Экологическое 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 растений к рН 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 влагоемкость – 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 (рН), 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 рН, 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 рН (от 4 до 7). Наконец, у отдельных видов имеются два оптимума в разных областях рН в связи с тем, что они приурочены к резко различным местообитаниям.

Приуроченность растений к почвам с определенным значением рН дает возможность использовать растительность в качестве индикатора почвенных условий по степени кислотности (Бахарев и др., 1998). Индикаторами наиболее кислых почв служат такие типичные ацидофилы (рН 3,5–4,5), как: виды сфагнома – *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 (рН 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*, погребок большой – *Alectorolophus major*.

Индикаторы нейтральных и околонеитральных 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, MgCl₂, CaCl₂. Менее токсичны труднорастворимые соли: CaSO₄, MgSO₄, CaCO₃. 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 Cl⁻, ион SO₄²⁻ 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 вод 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 отложениях 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 про-

цессе 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 составляет 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 недействительны 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 вырубков (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 микрохимических 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 обуславливает 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 обуславливает 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 известколлюбивый – *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 поселиться 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 растений 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, активизирует более 60 ферментных систем, обеспечивает работу проводящих тканей, участвует в перемещении ассимилятов к органам запаса. Если калия недостаточно, растения приобретают черты ксероморфности, листья желтеют с краев, затем края и верхушки буреют и засыхают, отмирают верхушечные почки, активизируется 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 дефицитным 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 известковых 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 состоит в том, что 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 (В12). 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 pubescens*). 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 о каждом из них.

Тема 19. 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 чертами «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 мало-

проницаема 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 (*Phragmites 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 анаэробизмом 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 растения 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 достигает 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 джужгун (*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 трех-четырёхметровой 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 джугунов (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, джугуны, 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-мелкоземистые 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 поэтому 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 обуславливают высокую кислотность торфяных субстратов (рН 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 °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 оксифитами, обозначая этим термином особую разновидность ацидофильности: способность выносить высокую кислотность в сочетании с сильным увлажнением и анаэробизмом.

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 сфагнома, 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-галофитам.
3. Как относится 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 20. 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 типам популяций, входящих в него. Согласно учению В. Н. Сукачева (1964), в биосфере основную роль играют биогеоценозы, которые он определял 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 «фитогосфера», 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. «сообщество») 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, жизнен-

ными, 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 свете. 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 (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 различал 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, поедая листву, ослабляют деревья непарный, кольчатый и сибирский шелкопряды, различные листовертки, пяденицы. Массовая деятельность 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 сосновый, удаленный от него на несколько километров. В двадцатисемилетнем 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 прицепков. 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 – *мирмекохория*.

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 лосьми, 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, славков 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 четвертом 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 растений 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, запасующие 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 radicum*) 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 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 длиноклювые 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 трансбиотические 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 выразился 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 грибок, 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. Грибок 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 проникающие 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 зарази́ха (*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 растений – 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 зарази́хи прорастают только тогда, когда они входят в контакт с корнями растения-хозяина. Проросток семени зарази́хи проникает в корень растения-хозяина и образует там клубневидное тело, а цветковые побеги, лишённые зеленых листьев, поднимаются над землей. Большинство видов зарази́хи – голубая (*Orobanche caesia*), песчаная (*O. arenaria*), уральская (*O. uralensis*), синеватая (*O. coerulescens*) и др. – паразитируют на полыньях. Некоторые виды зарази́хи приурочены к другим родам цветковых растений, например зарази́ха пурпуровая (*O. purpurea*) паразитирует на корнях тысячелистника; зарази́ха желтая (*O. lutea*) – на корнях люцерны.

Наиболее типичный пример **полупаразитов** – омела белая (*Viscum 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 освещенных 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, лазающие при помощи придаточных корней и лазающие при помощи прицепков. 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, лазающие 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, лазающие 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 освещенных 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, образуя 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 и 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?

2 МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ТЕКУЩЕЙ АТТЕСТАЦИИ

Универсальная система оценивания результатов обучения включает в себя следующие оценки: 1) «отлично», «хорошо», «удовлетворительно», «неудовлетворительно»; 2) «зачтено», «не зачтено»; 3) 100-балльную (процентную) систему и правило перевода оценок в пятибалльную систему (таблица 2).

Таблица 2 – Система оценок и критерии выставления оценки

Система оценок	2	3	4	5
	0-40 %	41-60 %	61-80 %	81-100 %
	«неудовлетворительно»	«удовлетворительно»	«хорошо»	«отлично»
Критерий	«не зачтено»	«зачтено»		
1. Системность и полнота знаний в отношении изучаемых объектов	Обладает частичными и разрозненными знаниями, которые не может научно корректно связывать между собой (только некоторые из них может связывать между собой)	Обладает минимальным набором знаний, необходимых для системного взгляда на изучаемый объект	Обладает набором знаний, достаточным для системного взгляда на изучаемый объект	Обладает полнотой знаний и системным взглядом на изучаемый объект
2. Работа с информацией	Не в состоянии находить необходимую информацию либо в состоянии находить отдельные фрагменты информации в рамках поставленной задачи	Может найти необходимую информацию в рамках поставленной задачи	Может найти, интерпретировать и систематизировать необходимую информацию в рамках поставленной задачи	Может найти, систематизировать и систематизировать необходимую информацию, а также выявить новые, дополнительные источники информации в рамках поставленной задачи
3. Научное осмысление изучаемого явления, процесса, объекта	Не может делать научно-корректных выводов из имеющихся у него сведений, в состоянии проанализировать только некоторые из имеющихся у него сведений	В состоянии осуществлять научно-корректный анализ предоставленной информации	В состоянии осуществлять систематический и научно-корректный анализ предоставленной информации, вовлекает в исследование новые, релевантные задаче данные	В состоянии осуществлять систематический и научно-корректный анализ предоставленной информации, вовлекает в исследование новые, релевантные поставленной задаче данные, предлагает новые ракурсы поставленной задачи

Система оценок Критерий	2	3	4	5
	0-40 %	41-60 %	61-80 %	81-100 %
	«неудовлетворительно»	«удовлетворительно»	«хорошо»	«отлично»
	«не зачтено»	«зачтено»		
4. Освоение стандартных алгоритмов решения профессиональных задач	В состоянии решать только фрагменты поставленной задачи в соответствии с заданным алгоритмом, не освоил предложенный алгоритм, допускает ошибки	В состоянии решать поставленные задачи в соответствии с заданным алгоритмом	В состоянии решать поставленные задачи в соответствии с заданным алгоритмом, понимает основы предложенного алгоритма	Не только владеет алгоритмом и понимает его основы, но и предлагает новые решения в рамках поставленной задачи

Для оценки результатов освоения дисциплины используются: оценочные средства поэтапного формирования результатов освоения, оценочные средства для промежуточной аттестации по дисциплине. К оценочным средствам поэтапного формирования результатов освоения дисциплины относятся: тестовые задания по отдельным темам (по очной форме обучения), задания по контрольной работе (по заочной форме обучения), задания и контрольные вопросы по лабораторным работам. К оценочным средствам для промежуточной аттестации по дисциплине, проводимой в форме зачета, соответственно относятся вопросы для зачета.

Тестовые задания используются для оценки освоения всех тем дисциплины студентами очной формы обучения – знания основных понятий, методов, закономерностей фитогеографии, разнообразия растений Земли. Тестирование обучающихся проводится на занятиях после рассмотрения на лекциях соответствующих тем.

Задание по контрольной работе, выполняемой студентами заочной формы обучения, предусматривает ответы на вопросы по темам дисциплины. Оценка контрольной работы определяется количеством допущенных в ней ошибок: «отлично» – ошибок нет, «хорошо» – не более двух фактических ошибок, «удовлетворительно» – при трех фактических ошибках, «неудовлетворительно» – более трех фактических ошибок. Для зачета по контрольной работе достаточно получения оценки «удовлетворительно». Типовые задания для контрольной работы по дисциплине представлены в приложении А.

Промежуточная аттестация проводится в форме экзамена. К экзамену допускаются студенты, получившие положительную оценку по результатам лабораторного практикума. Для получения положительной оценки на экзамене студент обязан посещать занятия, проявлять активность в аудитории, выполнять выдаваемые ему задания, защитить лабораторные работы. Процентный вклад в итоговый результат этих составляющих следующий: посещаемость – 15 %, выполнение индивидуальных заданий – 10 %, выполнение лабораторных работ – 15 %, официальный экзамен – 60 %.

3 МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ

РАЗДЕЛ 1. БОТАНИКА

Контрольная работа выполняется по теоретическим вопросам (приложение А), указанным в каждом разделе морфологии и анатомии растений. Номера вопросов следует найти по таблице 3 согласно двум последним цифрам своего шифра, причем по горизонтали берется последняя цифра, а по вертикали – предпоследняя. Студент выполняет контрольную работу письменно и прикрепляется в электронно-информационной образовательной среде к заданию для проверки.

Таблица 3 – Номера вопросов контрольной работы № 1

Пред- последняя цифра шифра	Последняя цифра шифра									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	9,30, 66,78	6,32, 53,90	9,27, 45,73	6,28, 62,69	10,41, 49,70	9,29, 67,81	8,34, 45,85	8,31, 46,82	8,32, 59,81	7,37, 49,79
1	8,41 42,97	9,30, 61,84	6,27, 43,89	6,40, 47,95	6,34, 58,87	6,37, 44,85	7,31, 45,70	7,33, 48,100	2,31, 68,88	3,34, 54,95
2	5,31, 50,71	2,38, 51,76	3,37, 45,86	1,31, 59,79	1,33, 57,77	3,26, 68,90	3,31, 68,96	1,32, 58,98	2,30, 43,91	1,38, 59,70
3	4,37, 46,83	4,27, 50,94	19,35, 63,92	11,36, 55,93	25,30, 60,72	5,39, 57,74	12,41, 54,75	14,28, 56,86	13,29, 64,82	26,30, 43,97
4	14,29, 50,90	8,38, 60,85	20,39, 63,101	17,27, 47,90	24,34, 61,91	18,41, 54,79	12,33, 68,83	9,40, 64,98	24,34, 42,88	6,40, 42,92
5	15,41, 61,87	26,38, 54,84	25,33, 46,82	6,33, 67,100	3,32, 48,69	22,38, 64,101	23,39, 61,79	10,40, 51,88	25,35, 49,92	23,31, 64,96
6	11,39, 47,99	15,37, 58,95	7,36, 63,92	11,35, 54,80	20,32, 65,90	12,41, 51,96	21,38, 48,85	18,35, 65,80	19,41, 54,95	10,27, 51,97
7	19,28, 43,69	7,37, 52,87	16,32, 67,82	15,29, 54,93	17,29, 44,69	21,36, 65,87	17,39, 59,83	17,28, 52,95	15,41, 66,81	15,40, 52,88
8	26,32, 48,83	9,30, 44,69	19,34, 52,89	20,36, 62,92	21,35, 66,85	8,39, 66,83	13,28, 62,87	18,33, 68,97	11,29, 42,70	7,30, 42,92
9	15,28, 49,80	16,41, 46,91	5,35, 48,96	21,41, 49,89	20,36, 53,95	17,32, 41,81	10,41, 68,86	12,27, 43,78	22,30, 44,81	18,30, 62,89

При выполнении контрольных вопросов по теме «Основы учения о клетке» обратите особое внимание на строение клетки и ее органоидов в световом и электронном микроскопах. Описывая отдельные органоиды, укажите их субмикроскопическое строение, химический состав и выполняемые функции. Особенно тщательно рассмотрите пигменты пластид. Излагая материал о продуктах жизнедеятельности клетки, обратите внимание на места их отложения в клетке, в тканях, обязательно приведите примеры растений.

При описании разных типов тканей отметьте своеобразие их строения и функций, местонахождение в теле растений. Тщательно излагайте материал по проводящим пучкам: открытым и закрытым – по наличию камбия; коллатеральным, концентрическим и радиальным – по расположению луба и древесины. Указывайте ткани, входящие в их состав.

При ответе на вопросы по вегетативным органам растений детально описывайте их внутреннее строение, последовательность расположения тканей и их роль в жизни растения. Детально излагайте материал по морфологии растений, приводите больше конкретных примеров растений и примеры использования вегетативных органов в практике сельского хозяйства.

При изложении вопросов по темам «Цветок», «Плоды и семена» четко раскрывайте поставленный вопрос, приводите примеры строения цветков и плодов растений различных семейств. Особенно внимательно относитесь к вопросам о развитии цветка и его органов, описанию микроспорогенеза и мегаспорогенеза, двойного оплодотворения. Ответы иллюстрируйте рисунками.

Некоторые вопросы контрольной работы могут быть заменены при выдаче индивидуального задания после чтения лекций на первом курсе.

Контрольные вопросы носят различный характер. Некоторые издания затрагивают ботанические понятия (гаметофит, сапрофит, зигота, спора и др.). Обычно в конце учебника имеется предметный указатель, пользуясь которым можно найти соответствующий раздел и дать краткий ответ на вопрос; кроме того, выше указано, к какому разделу относятся вопросы.

Если речь идет о систематическом положении вида растения, то указываются таксономические (систематические) единицы более высокого ранга, к которым относится: род, семейство, порядок, класс, отдел.

Большое внимание в контрольных заданиях уделяется характеристике условий местообитания растений. При описании внешнего строения растения и его биологии (особенно оплодотворения, размножения) следует подчеркнуть приспособленность к условиям существования.

Если речь идет о какой-либо экологической группе растений (бентосные или планктонные водоросли) или растения с одинаковым способом питания (грибы-паразиты, грибы-сапрофиты), то в ответе следует рассмотреть несколько организмов, которые описаны в одном из учебников основного списка литературы, а не ограничиваться одним-двумя примерами.

В контрольных заданиях имеется много вопросов сравнительного характера. В таком случае надо не просто описать два растения или два явления, а отметить черты сходства и различия и показать более совершенный тип строения.

При описании жизненного цикла архегониальных растений должно быть четко показано чередование двух поколений: гаметофита (половое поколение) и сапрофита (бесполое поколение), а также отмечено преобладающее поколение.

Если в задании требуется описать эволюцию гаметофита или сапрофита у определенной группы растений, то прежде всего следует указать, какие растения входят в эту группу, какое строение имеет гаметофит или сапрофит, а также отметить, совершенствуется или упрощается их строение в процессе эволюции, с чем это связано.

В каждом варианте имеется задание по характеристике определенного семейства цветковых растений. Семейство следует характеризовать по следующему плану:

Географическое распространение и среда обитания семейства.

Жизненные формы (деревья, кустарники, полукустарники, травы и другие) представителей семейства.

Подземные органы (тип системы, видоизменения корней и побегов) на конкретных примерах.

Надземные органы: стебли, листья и листорасположение, цветок (дать описание и формулу) и плод на конкретных примерах.

Представители и их практическое значение по группам: зерновые, плодовые, ягодные, овощные, технические, кормовые, лекарственные, сорные, ядовитые, декоративные, медоносные.

Рациональное использование и охрана растений данной группы. Желательно указать некоторых представителей, внесенных в «Красную книгу России».

В список включаются наиболее важные растения. Видовые названия растений даются на латинском и русском языках: Горох посевной (*Pisum sativum*).

В некоторых вопросах требуется привести примеры растений, имеющих определенное практическое значение (ядовитые, лекарственные, овощные, плодовые и др.). За основу берутся семейства, которые указаны в «Списке основных семейств и видов растений», желательно использовать также и растения других семейств, руководствуясь учебником.

Ниже приводится *ПРИМЕР* характеристики семейства Бобовых по вышеуказанному плану.

1. Семейство Бобовые – *Leguminosae*, или Мотыльковые – *Papilionaceae*, насчитывает около 12 тысяч видов.

2. В северных районах произрастания распространены деревья, кустарники, лианы, а в горах – многолетние и однолетние травы. Большинство трав сосредоточено в умеренном и холодном климате; деревья и кустарники приурочены к тропическим и субтропическим районам.

3. В почве развивается стержневая корневая система с корневыми клубеньками.

4. Стебли прямостоячие, приподнимающиеся или ползучие, травянистые, деревянистые или полудревесневшие. Листья редко простые (верблюжья колючка), чаще сложные: тройчатые (многие виды клевера, люцерна), или перистые – парноперистые (чина, желтая акация), реже пальчатосложные (люпин). Листья с прилистниками, которые иногда превращаются в колючки (желтая и белая акации), иногда имеются усики. Листорасположение – очередное, иногда бывает розетка из прикорневых листьев.

Соцветия разнообразные: головка (клевер), кисть (люпин, эспарцет), метелка (донник). Цветок неправильный зигоморфный, мотылькового типа. Части цветка чаще всего представлены такими органами: чашечка сростнолистная, пятизубчатая, правильная или зигоморфная (двугубая). Мотыльковый венчик состоит из пяти лепестков: крупный верхний лепесток (флаг или парус), два боко-

вых лепестка называются веслами или крыльями, а два нижних сростаются отчасти и образуют лодочку, у клевера все лепестки внизу сростаются и образуют трубочку.

Тычинок десять, чаще всего 9 тычинок сростаются, а одна свободная – двубратственный андроцей, иногда андроцей однобратственный – когда все тычинки сростаются (люпин, дрок), у некоторых представителей все 10 тычинок свободные (термопсис, софора). Завязь верхняя, одногнездная. Гинецей из одного плодolistика.

Формула типичного цветка: $\uparrow C_{a(5)} C_{o_{1+2+(2)}} A_{(9)+1} \underline{G}_1$. Цветки с двубратственным андроцеом.

Плод – боб, сухой, либо многосемянный, растрескивается по створкам (горох, фасоль), либо многосемянный, дробный (вязель), либо односемянный (клевер, эспарцет). Семена содержат большое количество белка – от 30 до 60 %.

5. Далее следует перечислить представителей по хозяйственно ценным группам:

Пищевые и кормовые бобовые:

Горох посевной – *Pisum sativum* Горох полевой – *Pisum arvense* Соя щетинистая – *Glycine hispida*

Фасоль обыкновенная – *Phaseolus vulgaris* Земляной орех подземный – *Arachis hypogea* Клевер луговой – *Trifolium pratense*

Клевер розовый – *Trifolium hybridum* Клевер ползучий – *Trifolium repens* Люцерна серповидная – *Medicago falcate* Вика волосистая – *Vicia hirsute*

Вика посевная – *Vicia sativa* Горошек мышиный – *Vicia cracca*

Горошек заборный – *Vicia sepium* Конские бобы – *Faba bona*.

Далее следует перечислить медоносные, декоративные, лекарственные, сидеральные (используются как зеленые удобрения, люпин) бобовые растения.

6. В заключении отмечают некоторые мероприятия по охране и рациональному использованию этих растений.

Ботаническая характеристика определенного растения может быть составлена по плану, в котором дается описание вегетативных (корень, стебель, лист) и генеративных (цветок, плод) органов растений. После ботанической характеристики растения приводятся указанные рисунки и схемы.

Почти во всех контрольных заданиях имеются вопросы, касающиеся характеристики отдельных органов цветковых растений. При ответе на эти вопросы за основу берутся растения из семейств, указанных в «Списке важнейших растений», но это не исключает возможности рассмотрения морфологического разнообразия органов на примере растений других семейств.

Последние вопросы в контрольных работах посвящены элементам ботанической географии растений. Для ответов на эти вопросы следует пользоваться пособиями по охране природы, а также учебниками по геоботанике и географии растений.

**Типовые задания по контрольной работе по дисциплине
«Ботаника и экология растений»
(по заочной форме обучения)**

1. Что изучает ботаника? Разделы ботаники. Значение растений в природе (экосистемах) и жизни человека. Роль ботаники для специалистов сельского хозяйства.
2. Основы учения о клетке (цитология). Клетка как основная структурная и функциональная единица растительного организма. История изучения растительной клетки.
3. Основные особенности строения растительной клетки, отличие растительной клетки от животной.
4. Что такое протопласт? Компоненты протопласта. Перечислить производные протопласта. Физическое состояние и химический состав протоплазмы.
5. Понятие о биологической мембране, ее строение и функции. Плазмалемма, тонопласт, система внутренних мембран. Основные органеллы цитоплазмы, их строение и функции.
6. Типы пластид. Строение и специфические функции пластид, размножение и взаимопревращение. Субмикроскопическое строение хлоропласта. Роль хлоропластов в жизни растений, животных и человека.
7. Форма, размеры, число ядер в клетке. Перечислить компоненты ядра, отметить физико-химические особенности.
8. Характеристика и выполняемые функции ядерной оболочки, нуклеоплазмы и ядрышка.
9. Хромосомы, строение, химический состав. Диплоидный и гаплоидный наборы хромосом.
10. Роль ядра в процессах жизнедеятельности клетки в передаче наследственной информации. Способы деления клетки. Амитоз, митоз и мейоз.
11. Вакуоли и клеточный сок. Химический состав клеточного сока. Значение клеточного сока в процессах жизнедеятельности растений, использование в народном хозяйстве. Пигменты пластид и клеточного сока, их биологическая роль. Запасные питательные вещества, их локализация в клетках и органах растений.
12. Место образования и локализация крахмала в клетках и органах растений. Строение и типы крахмальных зерен. Место образования и локализация белковых запасных веществ. Строение алейроновых зерен. Образование и локализация жирных и эфирных масел в растительной клетке и органах растений.

13. Клеточная стенка, ее образование, химический состав, структура и рост, поры, плазмодесмы. Видоизменения клеточной стенки. Понятие о поступлении веществ в растительную клетку. Осмотические явления в клетке. Тургор, плазмолиз, деплазмолиз.

14. Ткани (гистология). Понятие о тканях. Появление тканей в филогенезе. Классификация тканей.

15. Типы образовательных тканей: апикальные, латеральные, интеркалярные, раневые. Характерные особенности меристематических тканей, их строение и функции. Значение для вегетативного размножения растений.

16. Типы покровных тканей: эпидерма, перидерма, корка, спородерма (семенная кожа), их краткая характеристика.

17. Особенности строения эпидермиса листа, строение, механизм работы устьица. Функции эпидермиса, значение волосков (трихом) в защитной функции эпидермиса.

18. Эпиблема: строение, расположение, функции. Комплекс перидермы, образование и строение чечевичек, функции перидермы, использование пробки. Корка, ее возникновение и функции.

19. Типы основных тканей: водопоглощающая, фотосинтезирующая, запасующая, воздухоносная и водоносная. Расположение в органах, строение, функции.

20. Типы механических тканей: колленхима, склеренхима и склереиды. Расположение в органах, строение, функции. Использование механических тканей в народном хозяйстве.

21. Проводящие ткани: трахеиды, трахеи (сосуды), ситовидные трубки. Расположение в органах, строение, функции. Онтогенез трахеи и ситовидной трубки.

22. Гистологические элементы ксилемы (древесины), функции ксилемы, вещества, передвигающиеся по ксилеме. Гистологические элементы флоэмы (луба), функции флоэмы. Вещества, передвигающиеся по флоэме.

23. Проводящие пучки. Типы проводящих пучков.

24. Структуры выделительных тканей внутренней секреции: млечники членистые и нечленистые. Схизогенные и лизигенные вместилища, функции.

25. Структуры выделительных тканей внешней секреции: железистые волоски (трихомы), гидатоды, нектарники, осмофоры, их функции.

26. Органы растений (органография).

27. Морфологическое строение корня. Типы корней и корневых систем. Функции корня.

28. Зоны корня. Строение и функции корневых волосков. Элементы, получаемые растением из почвы, их роль в жизни растений.

29. Первичное анатомическое строение корня. Функции коры, перицикла и проводящего пучка.

30. Переход ко вторичному анатомическому строению корня. Процесс формирования камбия. Вторичное анатомическое строение корня двудольного растения.

31. Различия в анатомическом строении корнеплодов редьки, морковки и свеклы. Морфологическое строение корнеплодов. Формирование корнеплода у редиса, моркови, свеклы. Биологическая роль корнеплодов, их кормовое и пищевое значение.

32. Метаморфозы корня в связи с функциями. Использование видоизмененных корней. Микориза и клубеньки, значение их в жизни растений, природе и хозяйстве.

33. Понятие о побеге, его морфологическое строение, расположение листьев. Закономерности строения побега. Рост и развитие побега, ветвление и нарастание.

34. Классификация растений по типам побегов и продолжительности жизни.

35. Почки, строение и классификация. Биологическая роль почек. Придаточные почки, их заложение на различных органах. Биологическая роль придаточных почек. Привести примеры корнеотпрысковых растений.

36. Стебель, его основные и дополнительные функции, классификация стеблей. Первичное анатомическое строение стеблей однодольных и двудольных растений.

37. Вторичное анатомическое строение стебля травянистого двудольного растения (пучковый и непучковый типы).

38. Вторичное анатомическое строение деревянистого двудольного растения на примере липы. Гистологические элементы древесины и луба голосеменных растений, их особенности. Использование древесины.

39. Лист, его строение и функции. Морфология листа. Простые и сложные листья. Анатомическое строение листа. Лист как орган фотосинтеза и транспирации в жизни растений.

40. Метаморфозы побега и листа. Их экологическое значение. Использование побегов в питании человека и животных. Корневище, его строение и биологическое значение. Отличие корневища от корня.

41. Клубень, его строение и биологическое значение. Клубеньки побегового и корневого происхождения, подземные и надземные. Привести примеры. Использование клубней. Луковица, ее строение и биологическое значение. Привести примеры. Использование луковиц.

42. Метаморфозы листа и связи с выполняемыми функциями. Органы гомологичные и аналогичные. Привести примеры

43. Понятие о размножении. Способы размножения. Биологическое значение размножения. Естественное вегетативное размножение растений, его биологическая роль. Привести примеры.
44. Искусственное вегетативное размножение растений. Значение для человека. Привести примеры.
45. Прививки, их типы. Привести примеры прививок.
46. Бесполое размножение спорами и зооспорами. Мейоз при спорообразовании. Привести примеры.
47. Половое размножение растений. Эволюция форм полового процесса. Привести примеры изогамии, гетерогамии, оогамии.
48. Понятие о жизненном цикле. Типы жизненного цикла и чередование поколений у низших и высших растений. Особенности размножения и жизненного цикла голосеменных растений.
49. Соцветия, их типы. Биологическая роль соцветия. Привести примеры соцветий у растений.
50. Строение и биологическая роль цветка. Формула цветка.
51. Андроцей. Строение тычинки и пыльника. Число тычинок в цветке. Функции андроцея. Микроспорогенез. Микроспора и развитие мужского гаметофита (пыльца).
52. Гинецей. Строение пестика. Типы завязи. Плодолистик, его листовая природа. Число плодолистиков в цветке. Макроспорогенез. Макроспора. Развитие женского гаметофита – зародышевого мешка.
53. Строение и развитие семязачатка (семяпочки) покрытосеменных растений. Биологическая роль семязачатков. Значение покрытосемянности.
54. Цветки обоеполые и однополые. Растения однодомные и двудомные. Привести примеры культурных и дикорастущих растений.
55. Энтомофильные растения, приспособления к насекомопопылению, биологическое значение. Привести примеры энтомофильных растений.
56. Анемофильные растения, приспособления к ветроопылению, биологическое значение. Привести примеры анемофильных растений.
57. Самоопыление, его биологическое значение. Искусственное опыление, его значение в практике сельского хозяйства.
58. Двойное оплодотворение покрытосеменных растений. Работы С. Г. Навашина. Эволюционная и биологическая оценка двойного оплодотворения.
59. Развитие семян из семязачатка. Строение семени. Основные типы семян. Биологическая роль. Кормовое и пищевое значение семян.
60. Строение семени пшеницы и гороха. Сходство и различие в строении и химическом составе. Использование человеком.

61. Условия прорастания семян. Превращение веществ при созревании и прорастании семян. Морфология проростков.

62. Классификация плодов, их биологическая роль. Использование плодов и семян в питании человека и кормлении животных. Односеменные и многосеменные плоды, их строение. Привести примеры. Использование.

63. Основные типы сухих плодов, их строение. Привести примеры. Использование. Основные типы сочных плодов, их строение. Привести примеры. Использование.

64. Жизненный цикл сосны обыкновенной. Приведите рисунки семяпочки и пыльцевого зерна.

65. Развитие мужского и женского гаметофита сосны обыкновенной. Дайте рисунки сформированных гаметофитов.

66. Строение, развитие шишек, оплодотворение и развитие семян у голосемянных растений (на примере сосны обыкновенной).

67. Разноспоровость и ее эволюционное значение на примере архегониальных растений.

68. Роль современных голосеменных растений (сем. Сосновые, сем. Кипарисовые, сем. Эфедровые) в растительном покрове России, их использование и охрана.

69. Сравните голосеменные и покрытосеменные растения по морфолого-анатомическим признакам и способу оплодотворения.

70. Укажите семейства голосеменных и покрытосеменных растений, распространенные в умеренных широтах и отметьте их роль в сложении различных растительных сообществ (лес, луг, болото, водоем).

71. Отметьте особенности условий обитания архегониальных растений.

72. Эволюция гаметофита у высших растений (показать на примере растений различных отделов).

73. Для каких высших растений характерно преобладание в жизненном цикле гаметофита (полового поколения)? Опишите жизненный цикл конкретного представителя.

74. Какие условия необходимы для процесса оплодотворения различных отделов высших растений? Опишите на примере конкретных представителей.

75. Характерные признаки покрытосеменных. Отличие однодольных от двудольных. Перечислите наиболее важные культурные растения Вашего района и укажите семейства, к которым они относятся.

76. Строение и эволюция цветка. Признаки низкой и высокой организации цветка.

77. Строение и развитие гинецея. Типы завязей. Нарисуйте схемы.

78. Макроспорогенез у цветковых растений. Строение женского гаметофита.

79. Микроспорогенез у цветковых растений. Строение мужского гаметофита.

80. Какие покрытосеменные растения возделываются в Вашем хозяйстве и каково их практическое значение?

81. Характеристика сем. Лютиковые. Нарисуйте разные типы цветков и плодов. Формулы цветков. Укажите представителей (15 видов) и их практическое значение.

82. Характеристика сем. Бобовые (Мотыльковые). Зарисуйте типы листьев, типичное строение цветка и плода. Формула цветка. Важнейшие дикорастущие и культурные растения из этого семейства (15 видов). Роль бобовых в повышении плодородия почв.

83. Охарактеризуйте сем. Капустные (Крестоцветные), укажите культурные, сорные, дикорастущие виды из этого семейства (20 видов). Нарисуйте разные типы плодов, типичное строение цветка с околоцветником и без него. Формула цветка.

84. Характеристика сем. Розанные (Розоцветные). Укажите важнейшие плодовые, ягодные и дикорастущие растения из этого семейства. Нарисуйте разные типы цветков, напишите их формулы.

85. Характеристика сем. Крыжовниковые. Укажите по-латыни и по-русски важнейшие плодовые и ягодные растения из различных семейств.

86. Характеристика сем. Виноградные. Нарисуйте схему побега и цветков. Напишите по-русски и по-латыни названия важнейших овощных растений и укажите семейства, к которым они относятся (20 видов).

87. Характеристика сем. Пасленовые. Укажите практическое значение культурных и дикорастущих растений из этого семейства. Нарисуйте цветок и плод. Напишите формулу цветка.

88. Характеристика сем. Яснотковые (Губоцветные). Нарисуйте цветок, плод. Напишите формулу цветка. Укажите практическое значение представителей.

89. Характеристика сем. Льновые. Нарисуйте цветок и плод. Формула цветка. Напишите русские и латинские названия волокнистых растений, распределив их по семействам.

90. Характеристика сем. Маревые. Нарисуйте цветок, соплодие, корнеплод. Формула цветка. Дайте по-русски и по-латыни список кормовых растений и укажите семейства, к которым они относятся (20 видов).

91. Характеристика сем. Сельдерейные (Зонтичные). Формула цветка. Нарисуйте цветок, плод, соцветие (схема). Укажите важнейшие культурные и дикорастущие растения.

92. Характеристика сем. Гречишные. Опишите важнейшие дикорастущие и культурные растения этого семейства.

93. Характеристика сем. Гвоздичные. Нарисуйте цветок, плод. Напишите формулу цветка. Укажите декоративные и сорные растения.

94. Характеристика сем. Тыквенные. Нарисуйте женский и мужской цветки. Напишите формулы цветков. Укажите овощные растения из этого семейства.

95. Охарактеризуйте сем. Астровые (Сложноцветные). Нарисуйте разные типы корзинок, основные типы цветков и плод. Укажите представителей и их практическое применение.

96. Типы цветков и корзинок у сем. Астровые (Сложноцветные). Приведите примеры и рисунки. Напишите формулы.

97. Укажите (кратко) самые характерные признаки семейств: Бобовые (Мотыльковые), Капустные (Крестоцветные), Зонтичные (Сельдерейные) и Астровые (Сложноцветные).

98. Сем. Лилейные, охарактеризуйте наиболее распространенные овощные, дикорастущие и декоративные растения (20 видов). Нарисуйте цветок, плод и подземные видоизменения побегов.

99. Характеристика сем. Орхидные. Нарисуйте цветок, плод. Напишите формулу цветка. Назовите дикорастущие орхидеи вашего района. Охрана орхидей.

100. Характеристика сем. Осоковые. Нарисуйте цветок, плод. Напишите формулу цветка. Укажите важнейшие кормовые растения.

101. Характеристика сем. Мятликовые (Злаковые). Укажите важнейших представителей и отметьте их практическое значение. Нарисуйте цветок и схему простого колоска злака.

Раздел 2. ЭКОЛОГИЯ

Учебным планом предусматривается написание контрольной работы по дисциплине «Ботаника и экология растений». Этот вид письменной работы выполняется по выбранным вариантам.

Контрольная работа – самостоятельный труд студента, который способствует углубленному изучению пройденного материала.

Цель выполняемой работы – получить специальные знания по выбранной теме.

Основные задачи выполняемой работы:

- 1) закрепление полученных ранее теоретических знаний;
- 2) выработка навыков самостоятельной работы;
- 3) выяснение подготовленности студента к будущей практической работе;

Весь процесс написания контрольной работы можно условно разделить на следующие этапы:

- а) выбор варианта и составление предварительного плана работы;

- б) сбор научной информации, изучение литературы;
- в) анализ составных частей проблемы, изложение темы;
- г) обработка материала в целом.

Вариант контрольной работы выбирается студентом самостоятельно из предложенного списка.

Подготовку контрольной работы следует начинать с повторения соответствующего раздела учебника, учебных пособий по данной теме и конспектов лекций, прочитанных ранее. Приступать к выполнению работы без изучения основных положений и понятий науки не следует, так как в этом случае студент, как правило, плохо ориентируется в материале, не может отграничить смежные вопросы и сосредоточить внимание на основных, первостепенных проблемах рассматриваемой темы.

Вариант 1

1. Типы растений по отношению к свету.
2. Причины гибели растений от высоких и низких температур.
3. Почвенная засуха, коэффициент завядания.

Вариант 2

1. Анатомические и морфологические приспособления для усвоения лучистой энергии.
2. Потребности растений в зольных элементах и азоте.
3. Экологические особенности растений засоленных почв.

Вариант 3

1. Факторы, определяющие зимостойкость озимых культур.
2. Классификация растений по отношению к фактору тепла.
3. Значение макро- и микроэлементов для растений.

Вариант 4

1. Типы популяций. Определение фитоценоза.
2. Экологические особенности растений сфагновых болот.
3. Типы растений по отношению к водному режиму.

Вариант 5

1. Экологические особенности растений сыпучих песков.
2. Взаимодействие растений и животных на популяционном уровне.
3. Характеристика лиан, эпифитов и полуэпифитов. Их роль в фитоценозе.

Вариант 6

1. Орографические факторы и их роль в размещении растений.
2. Экологические группы растений по отношению к почвам.
3. Устойчивости растений и их органов к перегреву и высоким температурам.

Вариант 7

1. Свет как ботанико-географический фактор. Фотопериодизм, его экологическое значение и практическое применение.
2. Мезофиты: типичные местообитания, жизненные формы, анатомо-морфологические и биологические особенности.
3. Классификация экологических факторов.

Вариант 8

1. Экологическая валентность вида. Экологические шкалы.
2. Гигрофиты: типичные местообитания, жизненные формы, анатомо-морфологические и биологические особенности.
3. Зональность. Охарактеризовать природную зону тундры.

Вариант 9

1. Термопериодизм. Тепловой режим (оптимальный, минимальный, максимальный).
2. Мутуализм и протокооперация на популяционном уровне фитоценоза различных типов.
3. Гидрофиты: типичные местообитания, жизненные формы, анатомо-морфологические и биологические особенности.

Вариант 10

1. Консорция. Типы консортивных связей.
2. Экологическая ниша. Толерантность видов. Зоны оптимума и пессимума.
3. Закон Либиха (закон минимума), закон толерантности Шелфорда.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

РАЗДЕЛ 1. БОТАНИКА

1. Растительный мир, или флора Земли // Природа мира. – 2021. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://natworld.info/rasteniya/rastitelnyj-mir-ili-flora-zemli>
2. Аверьянов, Л. В. Ботаника в современном мире / Л. В. Аверьянов // Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (18–23 июня 2018 г.). Т. 1: Систематика высших растений. Флористика и география растений. Охрана растительного мира. Палеоботаника. Ботаническое образование. – Махачкала: АЛЕФ, 2018. – С. 4–8.
3. Троян, Т. Н. Ботаника: учеб.-методич. пособие по выполн. курсовой работы для студ. бакалавриата по напр. подгот. 35.03.03 Агрехимия и агропочвоведение, 35.03.04 Агрономия / Т. Н. Троян, О. М. Бедарева, А. И. Юсов. – Калининград: Изд-во ФГБОУ ВО «КГТУ», 2022. – 45 с.
4. Коровкин, О. А. Ботаника: учебник / О. А. Коровкин. – Москва: КноРус, 2021. – 434 с. – Текст: электронный. – URL: <https://old.book.ru/book/939276> (дата обращения: 31.03.2022).
5. Кищенко, И. Т. Практический курс ботаники (цитология, гистология, морфология, анатомия, систематика): учебник / И. Т. Кищенко. – Москва; Берлин: Директ-Медиа, 2020. – 351 с. – Текст: электронный. – Режим доступа: по подписке. – URL: <https://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=594527> (дата обращения: 31.03.2022). – Библиогр. в кн.
6. Мельникова, Н. А. Ботаника: учеб. пособие / Н. А. Мельникова, Ю. В. Степанова, Е. Х. Нечаева. – Самара: СамГАУ, 2020. – 142 с. – Текст: электронный // Лань: Электронно-библиотечная система. – Режим доступа: для авториз. пользователей: <https://e.lanbook.com/book/158656> (дата обращения: 31.03.2022).
7. Ботаника: учеб. пособие / сост. М. С. Ракина. – Кемерово: Кузбасская ГСХА, 2018. – 184 с. – Текст: электронный // Лань: Электронно-библиотечная система. – Режим доступа: для авториз. пользователей. – URL: <https://e.lanbook.com/book/142995> (дата обращения: 31.03.2022).
8. Найда, Н. М. Электронный атлас по анатомии и морфологии растений / Н. М. Найда. – Санкт-Петербург: СПбГАУ, 2014. – 88 с. – Текст: электронный // Лань: Электронно-библиотечная система. – Режим доступа: для авториз. пользователей. – URL: <https://e.lanbook.com/book/162730> (дата обращения: 31.03.2022).
9. Найда, Н. М. Систематика покрытосеменных: учеб. пособие / Н. М. Найда. – Санкт-Петербург: СПбГАУ, 2014. – 307 с. – Текст: электронный // Лань: Электронно-библиотечная система. – Режим доступа: для авториз. пользователей. – URL: <https://e.lanbook.com/book/162731> (дата обращения: 31.03.2022).
10. Пятунина, С. К. Ботаника. Систематика растений: учеб. пособие /

С. К. Пятунина, Н. М. Ключникова; Московский педагогический государственный университет. – Москва: Прометей, 2013. – 124 с. – Текст: электронный. – Режим доступа: по подписке. – URL: <https://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=240522> (дата обращения: 31.03.2022). – ISBN 978-5-7042-2473-0.

11. Комарницкий, Н. А. Ботаника: систематика растений / Н. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. – Москва: Книга по Требованию, 2013. – 610 с.

12. Андреев, И. И. Ботаника: учебник / И. И. Андреева, Л. С. Родман. – Изд. 3-е, перераб. и доп. – Москва: КолосС, 2005. – 528 с.

13. Еленевский, А. Г. Ботаника: Систематика высших, или наземных, растений / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, В. Н. Тихомиров. – Изд. 2-е, исправ. – Москва: Издательский центр «Академия», 2001. – 432 с.

14. Бедарева, О. М. **Ботаника: анатомия и морфология**: учеб.-метод. пособие по лабораторным работам для студентов, обучающихся в бакалавриате по направлениям «Агрохимия и агропочвоведение», «Агрономия» / О. М. Бедарева, Т. Н. Троян. – Калининград: ФГБОУ ВО «КГТУ», 2020. – 50 с.

15. Бедарева, О. М. **Ботаника: Систематика растений**: учеб.-метод. пособие по лабораторным работам для студентов, обучающихся в бакалавриате по направлениям 35.03.03 Агрохимия и агропочвоведение, 35.03.04 Агрономия / О. М. Бедарева, Т. Н. Троян, А. И. Юсов. – Калининград: ФГБОУ ВО «КГТУ», 2021. – 69 с.

РАЗДЕЛ 2. ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

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

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

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

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

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

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

Локальный электронный методический материал

Ольга Михайловна Бедарева

БОТАНИКА И ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Редактор М. А. Дмитриева

Уч.-изд. л. 4,2. Печ. л. 5,8.

Издательство федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Калининградский государственный технический университет».
236022, Калининград, Советский проспект, 1