

Подписано электронной подписью:

Вержицкий Данил Григорьевич

Должность: Директор КГПИ ФГБОУ ВО «КемГУ»

Дата и время: 2024-02-21 00:00:00

471086fad29a3b30e244c728afe3661ab35c9d50210dcf0e75e03a5b6fdf6436

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Кемеровский государственный университет»
Новокузнецкий институт (филиал)
Кафедра естественнонаучных дисциплин

Измайлов А.И., Горохова Л.Г.

Экология растений и животных

*Методические указания для выполнения самостоятельной работы по дисциплине
для обучающихся по направлению подготовки
44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)*

Новокузнецк
2020

УДК 581.5
ББК 28.580
И65

Измайлов А.И., Горохова Л.Г.

Методические указания для выполнения самостоятельной работы по дисциплине «Экология растений и животных» для бакалавров, обучающихся по направлению подготовки 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки) / А.И. Измайлов, Л.Г. Горохова; Новокузнец. ин-т. (фил.) Кемеров. гос. ун-та. – Новокузнецк: НФИ КемГУ, 2020 - 55с.

В настоящих методических указаниях для студентов-бакалавров направления подготовки 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки) представлен теоретический материал и рекомендации по выполнению самостоятельной работы.

Рекомендовано
на заседании кафедры
естественнонаучных дисциплин
27 августа 2020г.
и.о. заведующего кафедрой
 А.Г. Жукова

Утверждено
методической комиссией факультета
физической культуры, естествознания и
природопользования
« 05 » октября 2020г.
Председатель комиссии
 Н.Т. Егорова

УДК 581.5
ББК 28.580
И65

© Измайлов А.И., Горохова Л.Г.
© Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Кемеровский государственный университет»
Новокузнецкий институт (филиал), 2020

Текст представлен в авторской редакции

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
I. СОДЕРЖАНИЕ МЕТОДИЧЕСКИХ РЕКОМЕНДАЦИЙ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ	5
ТЕМА 1. ЗАДАЧИ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ, ЕЕ СВЯЗЬ С ДРУГИМИ НАУКАМИ	5
ТЕМА 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ.....	6
ТЕМА 3. СВЕТ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ	9
ТЕМА 4. ТЕПЛО КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР	17
ТЕМА 5. ВОДА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР	24
ТЕМА 6. ЗНАЧЕНИЕ ВОЗДУХА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА	30
ТЕМА 7. ЭДАФИЧЕСКИЕ И ОРОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ	34
ТЕМА 8. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЭКОТОПОВ	42
ТЕМА 9. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВИДОВ. ФИТОИНДИКАЦИЯ	51
II. ПРИМЕРНАЯ ТЕМАТИКА РЕФЕРАТОВ	55
Список литературы.....	55

Введение

Методические указания по изучению дисциплины «Экология растений и животных» подготовлены на основе Федеральных государственных образовательных стандартов высшего образования, в соответствии с учебными планами направления подготовки 44.03.05 «Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)» и рабочей учебной программы по предмету.

Профессиональная подготовка по учебной дисциплине «Экология растений и животных» предполагает усвоение обучающимися сведений с учетом новых педагогических тенденций, обозначившихся в последнее время в сфере образования.

Целью самостоятельной работы студентов по учебной дисциплине «Экология растений» является выработка умений и навыков самостоятельной постановки задач, поиска информации, представления результатов в виде рефератов и собственных научно-исследовательских разработок.

Основные **задачи** организации самостоятельной работы:

- формирование представлений об экологических факторах среды закономерностях их влияния на растения
- освоение основных принципов классификации экологических факторов
- получение знаний о действии света на растения
- получение знаний о действии тепла на растения
- получение знаний о роли воды в жизни растений
- усвоение роли эдафических факторов в жизни растений
- формирование представлений о биотических факторов в жизни растений
- изучение форм взаимоотношений между растениями
- усвоение понятий о жизненных формах растений и принципах классификации жизненных форм
- ознакомление с редкими и исчезающими видами растений, подлежащими охране и занесёнными в «Красную книгу» РФ и Кемеровской области;
- формирование у студентов навыков изучения научной ботанической литературы

Формами контроля знаний студентов по самостоятельной работе являются: контрольное тестирование, краткий реферат, выступления на семинарах, научно-практических конференциях с результатами собственных исследований, зачет.

Методические указания призваны способствовать не только лучшему усвоению знаний, полученных на лекциях и лабораторно-практических занятиях, но и приобретению дополнительных сведений об экологии растений, в том числе в историческом аспекте. Данное пособие будет полезным при подготовке студентов к устным опросам, собеседованиям и зачету. Кроме того, оно окажет существенную помощь в подготовке предусмотренных рабочей программой рефератов по экологии растений, организации самостоятельных научных исследований. Методические указания содержат краткие теоретические основы для освоения каждой темы, список рекомендованной литературы, контрольные вопросы.

I. СОДЕРЖАНИЕ МЕТОДИЧЕСКИХ РЕКОМЕНДАЦИЙ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

ТЕМА 1. ЗАДАЧИ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ, ЕЕ СВЯЗЬ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

Цель самостоятельной работы: ознакомление с наукой экология растений.

Контрольные вопросы:

1. Наука «Экология растений», ее задачи и связь с другими науками;
2. Место науки в системе естественнонаучных дисциплин;
3. Значение основных терминов науки: экосистема, геосистема, ПТК, биогеоценоз, биоценоз, фитоценоз, агроценоз, популяция, ценопопуляция, консорция, конфасция;

Краткие теоретические основы:

Наука экология растений, ее задачи.

Экология (от греч. *oikos* – дом, жилище, местообитание и *logos* – слово, учение) – наука об отношениях живых организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой.

Экология растений – один из ее разделов. Экология растений описывает процессы взаимодействия растений и их совокупностей со средой, а также факторы, влияющие на эти процессы. На воздействия среды реагируют объекты разного уровня — от клеточного до ценоотического. Поэтому экология растений рассматривает явления на уровне и клетки (цитозкология), и организма (аутоэкология), и разных совокупностей растений (синэкология). Она также обсуждает вопросы экологической физиологии растений, экологии видов, экологии популяций и сообществ растений.

Связь экологии растений с другими науками.

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, цитозкология, популяционная экология, экология сообществ. Для обработки результатов исследований наука привлекает данные: статистики, математического моделирования, компьютерных технологий. Химия и Физика предлагает экологии растений свои методы исследований и экологические приборы. Экология растений имеет связи с гуманитарными науками: охрана природы, ландшафтное озеленение и др. Для понимания процессов изменения растительного покрова наука использует данные палеоклиматологии и палеогеографии, археологии, палеоботаники, этнографии, истории.

Основные термины экологии растений и смежных наук.

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

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

Природно-территориальный комплекс (ПТК) – конкретное локальное или

региональное сочетание природных географических компонентов; пространственно-временная система географических компонентов взаимообусловленных в своём размещении и развивающихся как единое целое.

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

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

Фитоценоз (растительное сообщество) – совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории, характеризующаяся определённым составом, сложением, строением и взаимоотношениями растений как друг с другом, так и с условиями среды. Характер этих взаимоотношений определяется с одной стороны экологическими свойствами растений, с другой стороны, 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 неопределяемо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.

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

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

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

ТЕМА 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Цель самостоятельной работы: знакомство с экологическими факторами и их влиянием на жизненные процессы растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Понятие об экологическом факторе;
2. Классификации экологических факторов. Основные абиотические и биотические факторы;
3. Закон минимума Ю. Либиха; закон толерантности В.Э. Шелфорда;
4. Закон оптимума, аутоэкологические и синэкологические ареалы и оптимумы;
5. Влияние экологических факторов на географическое распространение растений.

Краткие теоретические основы:

Понятие об экологическом факторе

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.

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 почвенногрунтовые) – 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, сенокошение, 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.

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

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

В случае если какой-либо из факторов, составляющих условия существования,

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

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

Так, в приполярных районах лимитирующим фактором для растений обычно выступает тепло, в тропической пустыне – вода. Например, в условиях лесостепной зоны 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 (рис. 1). 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.



Рис. 1. Схема действия факторов среды на живые организмы (по Черновой и др.)

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

1. Аутэкологический (или потенциальный, физиологический). Он подразумевает те условия, которые вид потенциально может занять при отсутствии конкуренции с другими видами и отражает физиологические возможности вида.
2. Синэкологический (или фитоценотипический, фактический). Это такие условия среды, в которых вид играет наибольшую роль в естественном растительном покрове, конкурируя при этом с соседями. Из-за зависимости от конкурентной обстановки этот оптимум (и ареал) для вида не является стабильным.

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

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

ТЕМА 3. СВЕТ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Цель самостоятельной работы: знакомство с влиянием лучистой энергии на жизненные процессы растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Экологическое значение света для роста и развития растений;
2. Поглощение и усвоение лучистой энергии зелеными растениями;
3. Основные приспособления зеленых растений для усвоения энергии света;
4. Типы растений по отношению к свету;
5. Приспособления растений к различным условиям освещения;

Краткие теоретические основы:

Экологическое значение света для роста и развития растений

Свет – один из наиболее важных для жизни растений абиотических факторов. Его роль определяется прежде всего особой позицией растений в биосфере как автотрофов, образующих органическое вещество из простых неорганических соединений с использованием для синтеза энергии солнечного излучения (недаром этот процесс назван фотосинтезом). Подчеркивая, что жизнь зеленых растений невозможна без света, К. А. Тимирязев образно назвал их «детьми Солнца». Свет оказывает на растения и значительное формообразующее действие, во многих случаях определяя такие особенности строения, как форма роста, внутренняя структура тканей листа, величина хлоропластов и их расположение в клетках и т. д. С некоторыми особенностями светового режима тесно связано географическое распространение растений.

Поглощение и усвоение лучистой энергии зелеными растениями

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 ($\text{Дж/см}^2\text{-мин}$ 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 $52\text{--}55^\circ$ с. ш. И, наоборот, на широте $52\text{--}55^\circ$ с. ш. на северный склон с крутизной всего 10° радиации приходится меньше, чем на горизонтальную поверхность под Санкт-Петербургом.

На условия освещенности немалое влияние оказывают свойства субстрата, на котором растут растения, – его способность к отражению света, характеризуемая величиной альбеда (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 альбеда 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 сосновых 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 зеленый (*Setaria viridis*), куриное просо (*Echinochloa crusgalli*), курай (*Salsola rutenica*) или травянистые виды лиственных лесов, развивающиеся осенью, после листопада древесных пород.

Основные приспособления зеленых растений для усвоения энергии света

С точки зрения оптики растение представляет собой непрозрачное тело, которое частично поглощает солнечную радиацию, частично отражает и пропускает ее. 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 $660\text{--}680$ нм) и сине-фиолетовых ($460\text{--}490$ 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 $630\text{--}660$ 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.

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. *Типы растений по отношению к свету.*

Разнообразие световых условий, при которых живут растения на нашей планете, чрезвычайно велико: от таких сильно освещенных местообитаний, как высокогорья, степи, пустыни, меловые обнажения, до сумеречного освещения в пещерах и водных глубинах. В разных местообитаниях различаются не только интенсивность радиации, но и ее спектральный состав, продолжительность освещения растений, пространственное и временное распределение света разной интенсивности и т. д. Соответственно разнообразны и приспособления растений к жизни при том или ином световом режиме.

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 – *Chamerion angustifolium*, одуванчик лекарственный – *Taraxacum officinale*, пижма обыкновенная – *Tanacetum vulgare*, цикорий обыкновенный – *Cichorium inthybus*, зверобой продырявленный – *Hypericum perforatum* и др.) скальные лишайники, виды альпийских лугов, прибрежные и водные растения (с плавающими листьями), ранневесенние травянистые растения наших листопадных лесов (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, (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 растения (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.

Основные приспособления растений к различным условиям освещения

Соответственно местообитаниям у растений выработались приспособления к тем или иным 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 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».

Расположение листовых пластинок в пространстве также варьирует в условиях избытка и недостатка света. У растений–гелиофитов листья обычно ориентированы так, чтобы уменьшить приход радиации в самые «опасные» дневные часы, листовые пластинки расположены вертикально или под большим углом к горизонтальной плоскости, так что днем листья получают лишь скользкие лучи. Среди древесных пород примеры такого положения листьев у эвкалиптов, мимоз, акаций; среди травянистых – у многих степных растений и др.

Интересна адаптация к ослаблению полученной радиации у так называемых «компасных» растений: листья у них расположены в одной плоскости, ориентированной с севера на юг, так что в полдень приход радиации к листовой поверхности минимальный. Классические примеры такого расположения листьев представляют: латук компасный (*Lactuca seriola*) – растение наших степей, опушек и других открытых местообитаний; в американских прериях растения из рода *Sylphium*, которые индейцы использовали для ориентировки по странам света. Тенденцию к «компасному» расположению листьев на сильно освещенных местообитаниях можно заметить и у ряда других травянистых видов: пижмы обыкновенной – *Tanacetum vulgare*, тысячелистника обыкновенного – *Achillea millefolium* и др. В затенении ориентация листьев у них становится беспорядочной.

Если листья гелиофитов, «отворачиваются», «увертываются» от избыточного света, то у теневыносливых растений, растущих при ослабленном освещении, напротив, листья направлены так, чтобы получить максимальное количество падающей радиации. Это особенно хорошо заметно в лесу: если в густом пологе древостоя имеются просветы и

«окна», листья растений нижних ярусов ориентированы по направлению к этому дополнительному источнику света. Обычно же, под плотно сомкнутым древостоем, основной источник света для растений – поток диффузной радиации сверху, в связи с чем листья лесных трав и подроста имеют преимущественно горизонтальное или близкое к нему расположение. То же отмечается и в напочвенных ярусах густых луговых травостоев, и в нижних частях плотных древесных крон.

Затенение одних листьев другими уменьшается благодаря расположению листьев одной ветви в одной плоскости, в виде «листовой мозаики» т. е. когда мелкие листья располагаются в промежутках между крупными. Такая мозаика характерна для подроста и нижних затененных ветвей деревьев клена, вяза, ильма, липы и других древесных пород.

Ряд адаптивных черт можно отметить в строении листа как основного приемника солнечной радиации. У многих гелиофитов поверхность листа имеет особенности, способствующие отражению лучей (блестящая, словно лакированная, например, у лавра, магнолии; покрытая светлым восковым налетом – у кактусов, молочаев, толстянковых) или ослаблению их действия (густое опушение, толстая кутикула). Иногда в клетках эпидермиса обнаруживаются кристаллические включения, играющие роль «экрана» для световых лучей (у некоторых растений на меловых обнажениях, у липы при избытке освещения и др.). У растений теневых местообитаний такие защитные особенности покровных тканей листа, как правило, отсутствуют.

Внутреннее строение листа у растений-гелиофитов отличается рядом черт «световой структуры» ассимиляционных тканей. Это, прежде всего, хорошо развитая палисадная ткань, часто состоящая из узких и длинных клеток (иногда из 2–3 рядов).

Клетки мезофилла у световых листьев мелкие, расположены компактно, без крупных межклетников; устьица мелкие и многочисленные. В связи с развитием мощной палисадной ткани возрастает общая толщина листа. На единицу площади световых листьев обычно приходится значительно большая масса, чем у теневых, иными словами, меньше удельная поверхность листа (площадь, приходящаяся на единицу массы).

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

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

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

значение это 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 компенсируют 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, цветonoсных 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, 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 адаптаций 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 лесах это: гусиные луки (*Gagea lutea*, *G. minima*), ветреничка лютиковая (*Anemonoides ranunculoides*), ветреничка алтайская (*Anemonoides altaica*),

первоцвет (*Primula veris*) и др. Они прорастают и начинают цвести сразу же после таяния снега в лесу, а ко времени полного развития листвы на деревьях и установления тени уже заканчивают вегетацию и теряют надземные части. Период глубокого затенения эфемероиды переживают в состоянии летнего покоя, в виде подземных органов – луковиц, клубней, корневищ.

Другой тип сезонной адаптации к режиму освещенности под пологом листопадных лесов наблюдается у длительновегетирующих травянистых растений, сезонное развитие которых начинается еще в безлистном лесу и кончается глубокой осенью. Это сныть – *Aegopodium podagraria*, копытень – *Asarum europaeum*, ясменник – *Asperula 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 пологом еловых лесов, 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.

ТЕМА 4. ТЕПЛО КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Цель самостоятельной работы: знакомство с влиянием тепловой энергии на жизненные процессы растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Влияние тепла на растения и растительность;
2. Экологические группы растений в связи с температурным режимом местообитания;
3. Отношение растений различных широт к тепловому режиму;
4. Тепловой режим растений и причины гибели их от низких и высоких температур;
5. Температура тела растения и устойчивость его органов к перегреву и низким температурам.

Краткие теоретические основы:

Влияние тепла на растения и растительность

Тепло является одним из главнейших экологических факторов. Оно необходимо для основных жизненных процессов – фотосинтеза, дыхания, транспирации, роста и развития растений. Тепло влияет на распространение растений по земной поверхности. Именно этот фактор в значительной степени определяет границы растительных зон.

Границы географического распространения отдельных растений часто совпадают с изотермами.

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°C живут сине-зеленые водоросли, у некоторых наземных растений листья прогреваются до 53°C 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°C, 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 экспозициигреваются лучше, чем водоразделы, и т. д. Поэтому в северных районах на склонах южной экспозиции могут расти виды, характерные для водораздельных условий более южных районов.

Тепловой режим растений и причины гибели их от низких и высоких температур. Экологические группы растений в связи с температурным режимом местообитания

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 $+10^{\circ}$, а цветение – при более высоких температурах, выше $+10^{\circ}$. 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 $+34^{\circ}$, то оптимальной является температура от $+25$ до $+28^{\circ}$.

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

Высокая температура вызывает высыхание или свертывание протоплазмы. У разных растений и в различных состояниях у одного и того же растения верхняя температурная граница различна. Большинство растений имеет верхнюю температурную границу около $+35$ + 40° и реже до $+50^{\circ}$. 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 $+5^{\circ}$, а ниже нуля гибнут (например, некоторые орхидеи). Другие растения в покоем 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 замерзать и оттаивать без вреда для жизни.

Зимой для древесных пород вредными являются не только низкие температуры, но и испарение воды побегами под влиянием сухого зимнего воздуха. Побеги различных древесных пород зимой испаряют разное количество воды. Так, ель европейская и клен остролистный испаряют в 2 раза, а бук и граб в 4–5 раз больше воды, чем сосна. Это

приводит к тому, что при сухой холодной зиме однолетние побеги у таких пород сильнее высыхают и отмирают.

Очень низкие зимние температуры (-40 , -45°C) 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 замёрзших 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°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.

По отношению к теплу древесные растения, естественно растущие или разводимые в России, классифицируют следующим образом:

1. Вполне холодостойкие – совершенно не повреждающиеся низкими зимними температурами, переносящие морозы до -45 – -50°C , а некоторые и ниже, не повреждающиеся поздними весенними заморозками. К таким древесным растениям относятся лиственницы сибирская и даурская, сосна обыкновенная, ель сибирская, кедр 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: опушение почечных чешуй, засмоление почек у хвойных, утолщенный пробковый слой, толстая кутикула. опушение листьев, повышенная концентрация клеточного сока, повышение доли коллоидно связанной воды, толстые мясистые корни, способные сокращаться осенью в длину и втягивать зимующие почки возобновления глубже в почву и др. Нередко развивается карликовость (береза карликовая – *Betula nana*, ива полярная – *Salix polaris*) и стелящиеся формы растений (кедровый стланик – *Pinus pumila*, можжевельник сибирский – *Juniperus 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 осеннее зимнего покоя. Все сравнительно теплолюбивые растения (мезотермные) сокращают транспирирующие поверхности в холодное время года за счет листопада (деревья и кустарники), отмирания наземных частей (многолетние травы. Потребность растений умеренных широт в чередовании холодных и теплых периодов получила название «термопереодизма». Если растения лишит смен этих периодов – они сокращают свою жизнестойкость.

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

5. Очень теплолюбивые, которые совершенно не переносят или плохо переносят продолжительные морозы до -10 -15° 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.

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

Температура тела растения и устойчивость его 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 40–45⁰ С пустынные кактусы нагреваются до 55–60⁰С; в умеренных широтах в летние дни сочные листья растений из родов очитков (*Sedum*) и молодил (*Sempervivum*) нередко имеют температуру 45⁰С, а внутри розеток молодила – до 50⁰ С. Таким образом, превышение температуры растения над температурой воздуха может достигать 20⁰С.

Сильно нагреваются солнцем различные мясистые плоды: например, спелые томаты и арбузы на 10–15⁰С теплее воздуха; температура красных плодов в зрелых початках аронники доходит до 50⁰С. 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 0⁰С.

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 10–20⁰ выше, чем на северной стороне, где она имеет температуру окружающего воздуха. В жаркие дни температура темных стволов ели повышается до 50–55⁰С, что может привести к ожогам камбия. Показания тонких термодатчиков, 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 9–12⁰С, 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, 6⁰С листья могут нагреться до 17–19⁰С, 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°C . Это крайний пример, но и снижение на $3-4^{\circ}\text{C}$ 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 низкорослом – 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».

Отношение растений различных широт к тепловому режиму

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

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

Многие растения субтропиков лучше растут при переменных температурах. Так, томаты при 26°C днем и $17-18^{\circ}\text{C}$ ночью растут лучше, чем при постоянной суточной температуре в 26°C .

Таблица

Отношение растений различных широт к тепловому режиму (по В. Лархеру, 1978)

Группа растений	Минимум, $t^{\circ}\text{C}$	Оптимум, $t^{\circ}\text{C}$	Максимум, $t^{\circ}\text{C}$
Злаки субтропиков и тропиков	10–20	32–40	45–50
Злаковые культуры умеренной зоны	2–5	20–25	30–35
Травянистые растения тундры	5–10	20–30	

Травянистые растения умеренных широт (дикорастущие)	2–5	20–30	35–45
Культурные растения умеренных широт	1–3	15–25	30–40
Культурные растения субтропиков и тропиков	10–20	30–40	45–50
Деревья умеренной зоны: хвойные	4–10	15–20	35–40
Лиственные	–	20–30	–

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

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.

ТЕМА 5. ВОДА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Цель самостоятельной работы: знакомство с влиянием воды на жизненные процессы растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Влияние различных форм воды на растение и растительность;
2. Типы растений по отношению к водному режиму.

Краткие теоретические основы:

Влияние различных форм воды на растение и растительность

Для растений вода, как экологический фактор имеет огромное значение. Ни одно растение без воды существовать не может. Все жизненные функции растения требуют воду, она обуславливает течение всех физиологических процессов. Вода для растения нужна как составная часть живой клетки, материал при фотосинтезе, растворитель минеральных веществ, а также для транспирации, которая понижает температуру тела растений и повышает концентрацию минеральных веществ в клетках. Она оказывает сильное формирующее действие и на внешний облик растения, который, прежде всего, отражает условия водного режима.

В распределении воды по земной поверхности нет такой зависимости, которая

приводит к зональности, как это наблюдается в распределении тепла. На увеличение количества воды в виде осадков оказывает большое влияние близость океанов, а также горный рельеф. На сравнительно небольшой территории можно встретить места, сильно различающиеся по условиям увлажнения (например, в горах).

Естественными источниками воды для растения могут быть атмосферные осадки и грунтовая вода. В общем балансе атмосферной воды главная роль принадлежит дождю, второе место занимает снег, третье – роса, туман, изморозь. Существуют два пути искусственного снабжения растений водой: атмосферный - дождевание, полив; грунтовой - орошение и обводнение.

Основным источником воды для большинства наземных растений является почвенная и отчасти грунтовая вода, запасы которой восполняют атмосферные осадки. Не вся влага атмосферных осадков достигает почвы, часть ее задерживается кронами деревьев и травостоем, с поверхности которых она испаряется. Атмосферные осадки насыщают воздух и верхние горизонты почвы, избыток влаги стекает и скапливается в низинах, вызывая заболачивание, попадает в реки и моря, из которых испаряется. Почвенная влага и грунтовые воды, поднимаясь к поверхности почвы, также испаряются.

Если сравнить карту распределения осадков по поверхности суши Земли и карту растительности земного шара, можно отметить зависимость распределения основных типов растительного покрова от количества осадков. Например, дождевые тропические леса приурочены к территориям, где выпадает от 2000 до 12 000 мм осадков в год. Умеренные леса Евразии развиваются при количестве осадков 500—700 мм в год, пустыни характерны для территорий, где выпадает осадков не более 250 мм. Более детальный анализ показывает, что в пределах одного климатического пояса различия в растительности обусловлены не только общим количеством осадков, но и их распределением в течение года, наличием или отсутствием засушливого периода, его продолжительностью.

Наряду с количеством осадков для жизни растений чрезвычайно существенно распределение их во времени, в первую очередь обеспеченность влагой вегетационного периода (или его наиболее важных отрезков) и соотношение осадков с годовым ходом температуры.

Кроме общеклиматического фона для характеристики водообеспеченности растений нужно знать также условия увлажнения в конкретных местообитаниях. В общей форме говорят о местообитаниях избыточно или слабо увлажненных, влажных, сухих и т. д.; но это лишь ориентировочная качественная оценка. При количественной характеристике среды обитания растений по водному фактору используют показатели, отражающие содержание, распределение и динамику влаги в почве и воздухе.

Основной путь поступления воды в наземные растения – поглощение ее из почвы через корни (и ризоиды).

Вода в почве находится в раздробленном состоянии: она вкраплена в поры разных размеров и форм и имеет огромную поверхность раздела с почвой, содержит ряд катионов и анионов. Поэтому почвенная влага весьма неоднородна по физическим и химическим свойствам. Различают три основные категории почвенной воды, отличающиеся по механизму удержания ее почвой: гравитационную, капиллярную и связанную.

Гравитационная вода – подвижная вода, которая заполняет широкие промежутки между частицами почвы и просачивается вниз под действием силы тяжести (откуда название), пока не достигнет грунтовых вод.

Капиллярная вода заполняет тончайшие промежутки между частицами почвы и удерживается капиллярными силами сцепления.

Связанная вода – удерживается в почве под воздействием менисковых сил на поверхности почвенных частиц адсорбционными силами. Количество ее значительно благодаря огромной поверхности почвенных частиц.

Кроме перечисленных форм воды в почве всегда содержится парообразная влага,

занимающая все свободные от воды поры. Это почти всегда (кроме пустынных почв) насыщенный водяной пар. При понижении температуры ниже 0°C почвенная влага переходит в лед (вначале свободная вода, а при дальнейшем охлаждении – в часть связанной).

Разные формы почвенной влаги в неодинаковой степени доступны корневым системам растений. Наиболее легко усваивается гравитационная вода, с большим трудом – капиллярная. Вся влага, удерживаемая в почве силами, превышающими осмотическое давление клеточного сока зоны всасывания корня, не может поступить в растение даже при максимальной величине его сосущей силы (при завядании). Это так называемая недоступная влага, или мертвый запас; он приблизительно соответствует количеству прочно связанной воды. Количество недоступной влаги в разных почвах неодинаково и зависит от их физических и химических свойств (размеры частиц и пор, содержание коллоидных веществ и т. д.).

Кроме поглощения почвенной влаги возможен еще один путь поступления воды в растение – поглощение надземными частями капельно-жидкой влаги, выпадающей в виде дождя, а также парообразной влаги из воздуха. У высших растений это явление довольно ограничено и встречается в основном у эпифитов тропических лесов, поглощающих влагу всей поверхностью листьев и воздушных корней.

Парообразную влагу из воздуха могут впитывать безлистные ветви некоторых пустынных кустарников и деревьев, например саксаулов – *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*; реже это явление встречается у кустарниковых солянок и кандымов. Такие же факты отмечены и для кустарничков в холодных высокогорных пустынях Памира: так, терескен – *Eurotia ceratoides* и полынь Скорнякова – *Artemisia skorniakowii* поглощают влагу из воздуха побегами и листьями.

У высших споровых и особенно у водорослей и лишайников, поглощение влаги надземными частями – обычный способ водного питания. Известно, что при недостатке влаги мхи, лишайники, некоторые водоросли способны переживать длительное время в состоянии, близком к воздушно-сухому, впадая в анабиоз. В сухую погоду в лишайниковых борах напочвенный покров из «оленьего мха» (*Cladonia sylvatica* и др.) хрустит под ногами; скручиваются листочки зеленых мхов, добела высыхает сфагнум; в степях черной хрустящей пленкой выглядят колонии синезеленой водоросли *Nostoc* на почве и т. д. Но стоит пройти дождю, и эти растения быстро впитывают влагу всеми надземными частями, приобретают мягкость, восстанавливают тургор, возобновляют процессы фотосинтеза и роста.

Снег играет в жизни растений двоякую роль. С одной стороны, сильные снегопады способны причинить механические повреждения – (снеголом), которым часто подвержены деревья с густой, компактной кроной, например ель и пихта. Меньше страдают лиственные породы, которым листопад помогает избавиться от излишней поверхности (эта роль листопада становится ясна при внезапных и сильных ранних снегопадах, когда ветви деревьев с еще не опавшими листьями ломаются под тяжестью снежных пластов). С другой стороны, в жизни напочвенных растений снег играет положительную роль, защищая их зимующие части от холода, а почву – от глубокого и сильного промерзания. Велика роль снежного покрова в накоплении влаги, в обеспечении влагой вегетационного периода растений, особенно на первых этапах.

Лед оказывает на растения в основном неблагоприятное влияние. Образование ледяной корки на поверхности почвы прекращает доступ воздуха в почву, в результате чего зимующие растения «задыхаются» и гибнут. Ледяной покров может образоваться и на растениях: в сырую погоду при быстром понижении температуры стволы и ветви деревьев покрываются так называемой ожеледью (разновидность гололеда). Этот ледяной футляр, плотно сцепленный с поверхностью ветвей и непроницаемый для воздуха и водяных паров, затрудняет дыхание и может вызвать поломки.

Град как источник влаги следует оценить весьма скромно, зато он наносит существенный вред, разрушая фотосинтетический аппарат – листья и другие надземные части растений.

Роса – конденсат парообразной влаги на охлажденной поверхности – довольно обычное явление в жизни растений. Выпадению росы в утренние и вечерние часы способствует большая листовая поверхность растительных сообществ. Не только луговые травостой обильно покрываются росой, но иногда и в древесных кронах наблюдается явление «внутреннего дождя» из конденсированной влаги. Большинство растений непосредственно росе не потребляют. Однако при скудном водоснабжении растений аридных местообитаний она иногда служит существенной добавкой.

Типы растений по отношению к водному режиму

Все растения делят на два типа (по обводненности их клеток):

1) Пойкилогидрические – растения с меняющимся содержанием воды. Это низшие наземные растения (водоросли, грибы, лишайники) и мхи. Обводнение их клеток практически не отличается от содержания влаги в окружающей среде;

2) Гомойогидрические – высшие наземные растения, активно поддерживающие высокую влажность клеток с помощью осмотического давления клеточного сока. Эти растения не обладают способностью к обратимому высыханию, как растения первой группы. Растения различных по влажности местообитаний различаются особенностями, которые отражаются в их внешнем облике.

По отношению к водному режиму местообитания выделяют экологические группы растений: гидрофиты, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты.

Гидрофиты – это водные семенные растения, у которых все вегетативные органы погружены в воду или плавают на поверхности воды, например элодея, рдест, кувшинка, а также те, у которых вегетативные органы могут развиваться как в воде, так и в воздухе, в зависимости от этого у них очень сильно изменяется внешний вид (например, стрелолист, лютик водяной).

Влияние водной среды у этих растений очень сильно отразилось на их морфологическом и анатомическом строении. Проводящая система у них развита слабо: кутикула, предохраняющая клетки от высыхания, отсутствует; механические элементы в тканях не развиты, зато хорошо развита необходимая в этой среде воздухоносная ткань, воздушные полости у некоторых растений занимают до 70% объема тела. Осмотическое давление внутри клеток низкое. Древесных растений среди гидрофитов нет.

Гидрофиты, в свою очередь, подразделяются на группы:

1. Гидатофиты — водные растения, целиком или большей своей частью погруженные в воду, например водоросли, кувшинки, рдесты, кубышка, элодея (водяная чума), наяда, уруть, пузырчатка, роголистник и др. У этих растений листья либо плавают на поверхности воды, как у кубышки и кувшинок, либо все растение целиком находится под водой (уруть, роголистник). У подводных растений лишь во время цветения и плодоношения цветки и плоды появляются на поверхности.

Среди гидатофитов есть растения, прикрепленные корнями к грунту (кувшинка) и не укореняющиеся в грунте (ряска, водокрас). Все органы гидатофитов пронизаны воздухоносной тканью — аэренхимой, которая представляет собой систему межклетников, заполненных воздухом.

2. Аэрогидатофиты – растения с плавающими листьями. В этой группе выделяют: а) неукореняющиеся (плавающие) виды – водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae*), ряска (*Lemna*) и др., б) укореняющиеся – кувшинки (*Nymphaea*), кубышки (*Nuphar*), водные лютики и рдесты с плавающими листьями (*Potamogeton natans*) и др.

3. Собственно гидрофиты – растения, имеющие листья, расположенные над

водой. Произрастают такие растения обычно по берегам водоемов: стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), частуха (*Alisma plantago-aquatica*), камыш озерный (*Scirpus lacustris*), и др. Для многих видов этой группы характерна **гетерофиллия** – листья разного строения в зависимости от формирования их в водной или воздушной среде. Это позволяет растениям одновременно использовать ту и другую среды.

Для многих гидрофитов свойственна **гидрохория** – распространение плодов и семян с помощью воды.

Гигрофиты – растения влажных местообитаний, у которых корни и корневища находятся в воде или в сильно влажной почве (берега водоемов и рек, сырые луга и сырые леса). Осмотическое давление в клетках этих растений невысокое, корневая система поверхностная, слабо развитая, листовые пластинки большей частью крупные. К гигрофитам относятся рогоз, многие осоки, пушица, сфагновые мхи, калужница, сабельник, таволга, из древесных растений – ольха черная и многие ивы.

Среди гигрофитов выделяют тенивые гигрофиты – обитающие в сырых, теплых, тенистых лесах. Растения не испытывают недостатка воды и плохо переносят даже колебания влажности воздуха. У этих растений тонкие листья, слабая способность к регуляции транспирации и в сухом воздухе они быстро вянут: недотрога (*Impatiens noli-tangere*), адокса (*Adoxa moschatellina*), медуница (*Pulmonaria obscura*) и др.

Светолюбивые гигрофиты – растут в тропической зоне на залитых водой почвах с высокой влажностью приземного слоя воздуха (папирус, болотная пальма). К этой группе относятся и некоторые растения наших умеренных широт, произрастающие на открытых пространствах с увлажненными почвами и влажным воздухом: калужница болотная (*Caltha palustris*), сердечник (*Cardamine pratensis*), подмаренник болотный (*Galium palustre*) и др.

Болотные растения выделяют в особую группу – гелофитов. Местообитание их характеризуется обильным и застойным увлажнением с недостатком кислорода. Все болотные растения – многолетние травы с очень хорошо развитой системой межклетников и воздушных полостей. Хороший газообмен в листьях компенсирует у них недостаток кислорода в корнях: белокрыльник (*Calla palustris*), вех ядовитый (*Cicuta virosa*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*) и др.

Некоторые виды гелофитов образуют высокие кочки из сплетения корней и укороченных корневищ, высота которых зависит от уровня воды в течение вегетационного сезона и необходимости выноса узла кущения на воздух: осока дернистая (*Carex cespitosa*), осока омская (*C. omskiana*).

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 деревянистые мезофиты. Распространены в тропической и субтропической зоне с выраженной сменой времен года: за теплой влажной зимой

следует засушливое лето, во время которого растения сбрасывают листья.

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

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

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

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

Все ксерофиты можно подразделить на три группы:

1. Избегающие засухи – пустынные и степные эфемеры и эфемероиды с коротким вегетационным периодом. Безводный период они переживают в виде семян (эфемеры) (мак павлиний – *Paraver pavonicum*) или подземных органов – корневищ, луковиц клубней (эфемероиды) (ферула – *Ferula*, тюльпан – *Tulipa*).

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

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

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

(*Sedum*), молодило (*Sempervivum*), каланхоэ (*Kalanchoe*), если в стеблях – стеблевые суккуленты: кактусы, если в подземных органах – корневые суккуленты: многие молочаи (*Euphorbia*).

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

ТЕМА 6. ЗНАЧЕНИЕ ВОЗДУХА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА

Цель самостоятельной работы: знакомство с влиянием воздуха на жизненные процессы растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Значение кислорода, двуокиси углерода, азота в жизни растений;
2. Влияние атмосферных загрязнений на растения. Фитоиндикация;
3. Физические свойства воздуха и их влияние на растения.

Краткие теоретические основы:

Значение кислорода, двуокиси углерода, азота в жизни растений

Атмосфера представляет собой сравнительно однородную смесь газов, а если соотношение и изменяется в отдельных местах, то в слабой степени; при сильных изменениях оно быстро восстанавливается движением воздуха. Воздух содержит около 78% азота, около 21% кислорода и около 1% других газов, из них 0,03% углекислого газа. В воздухе имеется примесь пыли и переменное количество паров воды.

Для жизни растений воздух имеет исключительно большое значение, его кислород нужен для дыхания, а углекислый газ – для фотосинтеза.

Кислорода в воздухе для дыхания растений имеется в достаточном количестве, но в воде и почве содержание его падает, оно бывает различным и в некоторых случаях определяет характер растительности: например, при избыточном застойном увлажнении на сфагновых болотах корни растений испытывают уже недостаток кислорода.

Азот воздуха высшими растениями не усваивается, он для них инертный газ, поэтому он не оказывает влияния на жизнедеятельность и расселение растений. Только некоторые низшие растения усваивают газообразный азот: клубеньковые бактерии бобовых, почвенные бактерии – азотобактер и клостридий, сине-зеленые водоросли и некоторые виды грибов.

Углекислый газ является необходимым материальным фактором при фотосинтезе. Органическое вещество создается, прежде всего, за счет усвоения углерода в процессе фотосинтеза, который осуществляется при световой энергии солнца. Химическое выражение этого процесса может быть представлено следующей формулой:



В результате этого процесса образуется глюкоза и освобождается кислород. Круговорот углекислого газа (углекислый газ иногда называют углекислотой) в природе совершается довольно быстро. За один год весь растительный покров Земли усваивает из

атмосферы и гидросферы около 1/50 всего количества этого газа. Следовательно, углекислый газ был бы довольно скоро использован растениями, если бы не восстанавливался. Источниками постоянного восстановления углекислого газа в атмосфере являются горение, дыхание животных и растений, деятельность микроорганизмов, выделение углекислоты минеральными источниками при вулканической деятельности.

В припочвенном слое воздуха углекислота образуется за счет деятельности почвенных организмов – бактерий и грибов, и при слабом движении воздуха в лесу ее количество накапливается, увеличиваясь иногда в 2–3 раза. Увеличение содержания углекислоты в атмосфере в несколько раз повышает урожай растений, поэтому при интенсивных методах искусственного выращивания растений, возможно, целесообразно будет осуществлять подкормку растений углекислотой.

Влияние атмосферных загрязнений на растения

Количество пыли в воздухе в разных местах неодинаково, особенно много ее в атмосфере городов и пригородов; колеблется от десятых долей миллиграмма в 1 м³ до нескольких десятков миллиграммов.

В промышленных центрах, где сжигается много каменного угля, в воздухе наблюдается также примесь сернистого газа. Одни древесные растения мирятся с такими примесями, другие очень чувствительны к ним и сильно повреждаются. Из хвойных пород более чувствительны к вредным примесям в воздухе ель европейская, пихта, сосна обыкновенная, а из лиственных – бук, дуб, ясень, береза. Менее чувствительными являются: ель колючая, лиственница, туя, тополь, липа, вяз, клен, акация желтая.

Газоустойчивость связана с разными биологическими особенностями растений. Выделяют несколько видов газоустойчивости:

Анатомическая газоустойчивость связана со структурными особенностями растений, ограничивающими газообмен и затрудняющими проникновение газов в ткани. Она характерна для ряда суккулентов и многих растений с жесткими листьями, например, азалии (*Rhododendron*), самшита (*Buxus*) и др.

Физиологическая газоустойчивость основана на особенностях взаимодействия внутренних тканей с окружающим воздухом.

Биохимическая газоустойчивость базируется на защите систем обмена веществ и ферментных комплексов. Особую роль в этом играет окисляемость клеточного содержимого (газоустойчивость тем выше, чем она меньше).

Габитуальная газоустойчивость уменьшает возможности контактов листьев и цветков с токсичными газами из-за высоты растений, особенностей ветвления, образования стланниковых и подушкообразных форм и др.

Феноритмическая газоустойчивость определяется несовпадением во времени воздействия газа и критических периодов вегетации.

Анабиотическая газоустойчивость связана с периодами покоя растений. Регенерационная газоустойчивость обусловлена способностью быстро восстанавливать поврежденные органы благодаря повторному облиствению и побегообразованию. Этот вариант устойчивости обрела, например, бузина (*Sambucus*).

Популяционная газоустойчивость зависит от разных возможностей и потребностей особей разных возрастных состояний, представленных в популяции.

Фитоценотическая газоустойчивость связана с вертикальной и горизонтальной неоднородностью фитоценоза, препятствующей проникновению газов.

Газоустойчивость обычно характерна для определенных родов и семейств растений, что связано с их анатомо-морфологической и физиолого-биохимической спецификой (хотя в пределах семейств имеются и значительные отклонения в устойчивости отдельных таксонов). Это обстоятельство используется в фитоиндикации загрязнения атмосферы.

Очень чувствительны к внешним воздействиям генеративные органы, поэтому эффективная оценка опасности загрязнения возможна по параметрам репродуктивной способности растений: семенной продуктивности, массе и размерам семян, их всхожести, морфологическим нарушениям у семян и проростков и т.д.

У высших растений физиологические повреждения атмосферными токсикантами часто сопровождаются ожогами, некротическими пятнами, побурением листьев и отмиранием их краев, формированием уродливых форм (смятых, скрученных и т.п.).

У древесных растений хорошими индикаторами могут служить явления, связанные с нарушением водного обмена – опадение листьев и суховершинность. Рост поврежденных деревьев ослабляется, кольца в древесине становятся более узкими.

В определении степени загрязнения воздуха используются особо чувствительные высшие растения, например: гладиолусы (*Gladiolus*), тюльпаны (*Tulipa*), мятлик однолетний (*Poa annua*) – индикаторы загрязнения фтористым водородом и другими токсичными газами. Хорошим показателем чистоты воздуха являются лишайники, на чем основан принцип лишеноиндикации.

Виды растений обладают избирательной чувствительностью к различным газам. Так, липа сердцевидная (*Tilia cordata*) устойчива к аммиаку и неустойчива к хлору, оксидам серы и азота, к которым устойчив ильм гладкий (*Ulmus laevis*); жимолость татарская (*Lonicera tatarica*) устойчива к оксидам серы и азота и неустойчива к хлору и аммиаку. Повышенной газоустойчивостью отличаются некоторые виды тополя (*Populus*) (канадский, чёрный и бальзамический), ель колючая (*Picea pungens*), лох серебристый (*Elaeagnus argentea*), роза морщинистая (*Rosa rugosa*), дёрен белый (*Cornus alba*).

Значительная индивидуальная изменчивость древесных растений позволяет вести селекцию с использованием гибридизации и отбора на повышение газоустойчивости, например, ели европейской (*Picea excelsior*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), берёзы повислой (*Betula pendula*), лиственницы (*Larix*) европейской и японской. Чем благоприятнее условия роста и выше плодородие почвы, тем выше газоустойчивость и тем эффективнее оздоравливающее действие древесных растений на окружающую среду. Газообразные ядовитые вещества адсорбируются на поверхности крон и стволов, интенсивно поглощаются листьями и частично вымываются дождями.

По степени газоустойчивости растения подразделяются:

Очень устойчивые: белая акация, боярышник, ива белая, роза, сирень, тополь бальзамический и канадский, ясень зеленый.

Устойчивые: ель колючая, можжевельники казацкий, сибирский и обыкновенный, вяз, дуб, карагана древовидная, разные виды клена, липа крупнолистная и войлочная, рябина обыкновенная, сирень, тополь белый, черный, крупнолистный, яблоня, ясень американский, обыкновенный и пушистый.

Относительно устойчивые: можжевельник виргинский, береза пушистая, граб, конский каштан, клен остролистный, липа мелколистная, орех, тополь китайский, лавролистный.

Малоустойчивые: ель восточная, сибирская, пихта белая, сибирская, барбарис обыкновенный, береза бородавчатая.

Неустойчивые: лиственница, сосна обыкновенная, Банка, веймутова.

Физические свойства воздуха и их влияние на растения

Кроме газового состава воздуха большое экологическое значение имеют физические свойства воздуха. Среди свойств воздушной среды, имеющих существенное экологическое значение для растений, следует назвать движение воздуха. Это могут быть конвекционные токи воздуха в вертикальном направлении и горизонтальное перемещение воздушных масс – ветер. Первые влияют главным образом на тепловой режим (перемешивание, стекание холодных масс в депрессии, на лесные поляны и вырубки и т. д.) и непосредственное

значение для растений имеют лишь там, где способствуют переносу пыльцы или чрезвычайно мелких семян (например, у орхидных в ельниках с массой семян 0,002 мг). Более существенную роль в жизни растений играет горизонтальное перемещение воздуха – ветер.

Прямое влияние ветра на жизнь растений многообразно. Это, прежде всего, механическое воздействие: при сильных ветрах – поломка, выворачивание с корнем (ветровал), особенно крупных деревьев с большой парусной поверхностью. От ветровала больше всего страдают древесные породы с поверхностной корневой системой, например, ель (особенно на тяжелых глинистых и сырых почвах), а среди лиственных пород – береза. На заболоченных почвах при неглубоком залегании грунтовых вод или вечной мерзлоты ветровалу бывает подвержена и сосна. Больше других страдают от ветровала старые одиночные деревья, оставшиеся на вырубке. Но известны случаи сплошного ветровала больших массивов, когда за 1–2 часа погибло несколько десятков гектаров леса. В борьбе с ветровалом помогает формирование ветроустойчивых опушек, перпендикулярных к направлению господствующих ветров. Их составляют главным образом из лиственных древесных и кустарниковых пород, образующих плотную крону.

Ветроустойчивы дуб, сосна сибирская, эвкалипты, секвойя и другие породы с глубокой и разветвленной корневой системой.

Постоянно дующие односторонние ветры вызывают различные деформации роста деревьев: эксцентричный прирост стволовой древесины, наклон стволов под давлением ветра; однобокость кроны. В особо ветреных местообитаниях (морские берега, горные ущелья) кроны деревьев приобретают «флаговую» форму, вытянутую под влиянием господствующих ветров в подветренную сторону.

Механическое действие ветра на растения усиливается, если ветер несет мелкие частицы песка или снега (абразивный эффект ветра). Ветропесчаный поток в пустынных областях иссекает листья и ветви, обтачивает кору. Более других страдают виды со сравнительно крупной листовой пластинкой (тополя, а в городских посадках – сирень, белая акация), в то время как мелколистный ксерофиты оказываются более устойчивыми.

В арктических и высокогорных местообитаниях, подверженных влиянию ветра, губительное действие оказывает «снежная коррозия» – истечение растений частицами снега, несущимися с большой скоростью. Под ее влиянием гибнут все части растений, которые зимой выступают над снежным покровом, – происходит «подстрижка» растительного покрова до уровня снега. В высокогорьях «снежная коррозия» приводит к образованию «столовых форм» деревьев и кустарников с плоской и низкой кроной.

Действие ветра сказывается и на физиологических процессах. Хотя существует общее представление об иссушающем влиянии ветра на растения, специальные исследования показывают, что у разных видов транспирация меняется под действием ветра неодинаково (в основном в связи с поведением устьиц): у одних даже небольшой ветер сильно повышает отдачу воды, у других она на ветру не меняется или даже снижается.

Сильное иссушающее действие ветер может оказывать и на безлистные ветви листопадных деревьев и кустарников, как зимой, так и особенно весной, когда надземные части растений уже заметно нагреваются, а почвенная влага еще мало доступна (явление «весенней засухи»).

Под влиянием частых и сильных ветров у многих растений сильно снижается фотосинтез. Вместе с тем дыхание усиливается, что подтверждено исследованиями в климатических камерах и опытами с постоянным раскачиванием деревьев. Считают, что это – усиление дыхания, т. е. расхода органических веществ, одна из причин низкой продуктивности растений в районах с постоянными ветрами.

Но ветер играет в жизни растений и положительную роль. Без него было бы невозможно опыление большой группы анемофильных растений (около 10% всех видов

покрытосеменных). К их числу принадлежат многие древесные породы, почти все злаки, осоковые, хмель, конопля и др. Анемофилов довольно много в тех условиях, где насекомые немногочисленны (в высокогорьях у границы снегов, в Арктике).

Анемофилы имеют ряд приспособлений, облегчающих перенос пыльцы ветром: раннее цветение (например, древесных и кустарниковых пород) до распускания листьев, особое устройство цветков или соцветий (качающиеся тычинки у злаков и конопли; тычиночные нити у крапивы, которые с силой раскручиваются и выбрасывают пыльцу; сережки, раскачиваемые ветром, и т. д.). Пыльца легкая, сухая, сыпучая, образуется у некоторых анемофилов в огромных количествах. Например, у кукурузы в мужской метелке до 50 млн. пылинков (стоит также вспомнить «серный цвет» – пыльцу сосны, иногда покрывающую в период «цветения» почву и лужи сплошной пленкой, что наблюдается каждую весну). Можно вспомнить и рассказ Ч. Дарвина о том, как во время его кругосветного путешествия близ берегов Северной Америки приходилось сметать с палубы целыми ведрами пыльцу хвойных и злаков. Пыльцевые зерна анемофилов имеют тонкую экзину без скульптурных образований, нередко воздушные мешки (как у сосны, ели), что облегчает их массу

Ветер распространяет семена и плоды анемохорных растений. Переносу их ветром способствуют очень малые размеры (например, у орхидных, заразиховых, некоторых вересковых), а у более крупных плодов и существуют различные «аэродинамические» приспособления, придающие им парусность и летучесть. Это: волоски (семена ив, тополей, кипрея); крылатые выросты (клен, ясень, щавель, ель и др.); перистые остии у ковылей и других злаков; вздутые оболочки плодов (осока вздутая и др.) и т. п. Дальность переноса семян анемохоров бывает очень велика – до 40 км.

К анемохорам принадлежат также низшие и высшие споровые растения, споры которых легко подхватываются и переносятся ветром, а также некоторые цветковые растения, имеющие мельчайшие, едва заметные невооруженным глазом семена (например, полупаразит *Striga*, распространенный в Африке, Южной Азии, Австралии, а также ряд эпифитов тропических лесов, чьи семена могут разноситься даже слабыми токами воздуха).

Кроме прямого влияния ветер оказывает и косвенное влияние на жизнь растений, изменяя режимы других экологических факторов. Так, для лесных растений ветер – существенный фактор светового режима (раскачивание крон – уменьшение затенения); в степных и полупустынных районах ветер – переносчик горячих и сухих масс воздуха (суховеи, вызывающие «захват» и «запал» зерновых культур); наконец, в промышленных центрах ветер – распространитель загрязнений воздуха. Таким образом, это и прямодействующий экологический фактор, и косвеннодействующий фактор, определяющий общую экологическую обстановку жизни растений.

ТЕМА 7. ЭДАФИЧЕСКИЕ И ОРОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Цель самостоятельной работы: знакомство с влиянием почвенных условий и рельефа на жизненные процессы растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Механический состав почвы;
2. Биотические (органические) факторы почвы;
3. Отношение растений к кислотности почвы;
4. Солевой режим почв;
5. Потребность растений в зольных элементах и азоте;
6. Экологическое значение макро и микроэлементов для растений;

Краткие теоретические основы

Механический состав почвы

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.

Биотические (органические) факторы почвы

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

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

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

Отношение растений к кислотности 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.

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. 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.

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.

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.

Солевой режим почв

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-солонцевые комплексы (Прикаспий, Казахстан и т. д.).

Потребность растений в зольных элементах и азоте

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

Несмотря на то, что растения «купаются в азоте» (содержание которого в атмосфере 78%), этот элемент часто бывает в дефиците. Естественными причинами служат неблагоприятные условия для деятельности почвенных микроорганизмов и поглощения солей азота корнями: высокая кислотность почвенного раствора, низкие и слишком высокие температуры, плохая аэрация почвы и т. д. Так, весьма бедны доступными формами азота почвы заболоченные, торфянистые, подстилаемые вечной мерзлотой. Азотное голодание иногда наблюдается ранней весной, когда микроорганизмы недействительны из-за низкой температуры почвы (ниже 5°C 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» N1 обозначены виды, обычно встречающиеся на бедных азотом почвах (клевер ползучий – *Trifolium repens*, смолевка вздутая – *Silene inflata*), N5 – ярко выраженные азотолюбы (виды рода марь – *Chenopodium*, крапива жгучая – *Urtica urens*). Ступени N2–N4 включают переходы между этими крайностями, а N0 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.

Экологическое значение макро и микроэлементов для растений

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

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

Кальций обуславливает прочность структурных отделностей, 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. 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 известколюбивый – *Pimpinella titanophila* и др.

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

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

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 хлоротичные листья с бледно желтой или даже пурпуровой окраской. В таком случае в почву в культуре вносят различные компосты, содержащие доступные формы железа или раствор хлорида железа.

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

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

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

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

Влияние на растения кобальта. Основное значение кобальта для растений – он усиливает устойчивость хлорофилла, предохраняя его от разрушения в темноте. Это приводит в свою очередь к увеличению листовой поверхности и активизации фотосинтеза. Кобальт оказывает положительное влияние на весь процесс усвоения азота и стимулирует синтез витаминов (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

семств: зонтичных, крестоцветных, бобовых.

ТЕМА 8. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЭКОТОПОВ

Цель самостоятельной работы: знакомство с экологическими особенностями растений различных экотопов.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. экологические особенности растений засоленных почв;
2. Экологические особенности растений сыпучих песков;
3. Экологические особенности растений сфагновых болот;
4. Экологические особенности растений водоемов.

Краткие теоретические основы:

Экологические особенности растений засоленных почв

На засоленных почвах поселяются растения, приспособившиеся к высокому содержанию солей, – **галофиты**. Они отличаются специфическим видовым составом: так, есть целые «галофильные» семейства (маревых — Chenopodiaceae, свинчатковых — Plumbaginaceae, франкениевых – Frankeniaceae, тамариковых – 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:

1. **Эугалофиты** (солянки). В основном это обитатели солончаков или солончаковых участков засоленных комплексов. Примеры – солерос европейский (*Salicornia europaea*), сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*), виды родов солянок (*Salsola*), *Petrosimonia*, сведа (*Suaeda*), *Obione* и др. Характерен внешний облик этих растений. Некоторые из них имеют суккулентные черты: редуцированные листья, мясистые членистые стебли, по периферии которых располагается ассимиляционная ткань – двухслойная палисадная паренхима, а центральная часть занята сочной водозапасающей тканью. У других (*Obione*, *Suaeda*) листья обычные, пластинчатые, но с фертами «галоморфной» структуры: сильно утолщенной и несколько суккулентной листовой пластинкой, сравнительно крупными клетками.

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.

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

Следует еще упомянуть о группе растений, избегающих засоления благодаря глубокой корневой системе: хотя они и могут расти на сильно засоленных почвах, их

сосущие корни располагаются в глубоких малозасоленных горизонтах. Таков, например, тростник (*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 – *Silene besseri* и др. Некоторые из них имеют повышенное содержание солей (что придает сене 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 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.

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°C при температуре воздуха в тени 40–43°C.

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 достигает 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 3–4-метровой высоты на поверхности бархана остается только щетка зеленых побегов, но благодаря придаточным корням куст продолжает жить. При отступлении песка придаточные корни обнажаются и остаются свидетелями бывшего уровня погребения – иногда в середине кроны или даже близ ее вершины.

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

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

Большую опасность для растений подвижных песков представляет погребение плодов и семян. В связи с этим у многих видов семена имеют приспособления к переносу ветром («парусные» выросты у солянок и саксаулов, перистые ости у селина, вздутия у осоки песчаной). Весьма специфическое «псаммофильное» приспособление – развитие упругих ветвистых щетинок на семенах джужгунов (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, джужгуны, 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 песчаных степях (часто возникших на месте сведенных сосновых лесов на песчаных почвах) и в настоящих песчаных степях 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-мезкоземистые 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.

Экологические особенности растений сфагновых болот

Сфагновые торфяники представляют собой наиболее своеобразный в экологическом отношении субстрат для растений.

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

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

Аэробные бактерии сосредоточены лишь в самом верхнем слое; в нижних слоях можно найти лишь небольшое количество анаэробных микроорганизмов. Полностью отсутствует в торфяниках такая важная группа, как нитрифицирующие бактерии.

Все эти особенности сильно замедляют разложение органических остатков, которое идет не до конца и приводит к накоплению продуктов неполного разложения. Среди них большую роль играют гуминовые кислоты, окрашивающие торф в темный цвет и придающие болотной воде характерные коричневые и ржавые оттенки. Они же 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°C ниже, чем в минеральных почвах). Вместе с тем поверхность торфа в

дневные часы может довольно сильно нагреваться (до 30–40С).

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 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 белolistник – *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 сфагноума, 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.

Экологические особенности растений водоемов

Растения водных местообитаний называются гидрофитами. Водная среда существенно отличается от воздушной, поэтому у водных растений существует ряд своеобразных анатомо-морфологических и физиологических адаптивных черт.

Интенсивность света в воде сильно ослаблена, поскольку часть падающей радиации отражается от поверхности воды, другая – поглощается ее толщей. Ослабление света связано с прозрачностью воды: так, в океанах с большой прозрачностью на глубину 140 м еще попадает около 1 % радиации, а в небольших озерах с несколько замутненной водой уже на глубину 2 м – лишь десятые доли процента. Поскольку лучи разных участков солнечного спектра поглощаются водой неодинаково, с глубиной изменяется и спектральный состав света, ослабевают красные лучи, т. е. снижается доля ФАР. Световой день в воде короче (особенно в глубоких слоях), чем на суше.

Если растения, живущие (или имеющие листья) на поверхности воды, не испытывают недостатка света, то погруженные и тем более глубоководные относят к «теновой флоре». Им приходится адаптироваться не только к недостатку света, но и к изменению его состава путем выработки дополнительных пигментов. В общих чертах можно отметить известную закономерность окраски у водорослей, обитающих на разных глубинах. В мелководных зонах, где растениям еще доступны красные лучи, в наибольшей

степени поглощаемые хлорофиллом, преобладают зеленые водоросли. В более глубоких зонах встречаются бурые водоросли, содержащие кроме хлорофилла бурые пигменты фикофеин, фукоксантин и др. Еще глубже обитают красные водоросли, имеющие пигмент фикоэритрин. Это явление получило название хроматической адаптации. Интересно, что некоторые красные водоросли на мелководье и на ярком свете зеленеют (теряют фикоэритрин), но на глубине вновь приобретают красную окраску. В связи с ослаблением света фотосинтез у погружённых растений резко снижается с увеличением глубины.

В воде кроме недостатка света растения могут испытывать и другое затруднение, существенное для фотосинтеза, – недостаток доступной формы углекислого газа. Углекислота поступает в воду в результате растворения углекислого газа, содержащегося в воздухе, дыхания водных организмов, разложения органических остатков и высвобождения из карбонатов. Содержание CO_2 в воде колеблется в пределах 0,2–0,5 мл/л. При интенсивном фотосинтезе растений идет усиленное потребление CO_2 (до 0,2–0,3 мл/л в 1 ч), в связи с чем легко возникает ее дефицит. На увеличение содержания CO_2 в воде гидрофиты реагируют заметным повышением фотосинтеза. Дополнительным источником CO_2 для фотосинтеза водных растений может служить углекислота, выделяющаяся при разложении двууглекислых солей и переходе их в углекислые. Образующиеся малорастворимые карбонаты оседают на поверхности листьев в виде известкового налета или корочки, хорошо заметной при обсыхании многих водных растений.

Важный фактор в жизни водных растений – содержание в воде необходимого для дыхания кислорода. Он поступает в воду из воздуха и выделяется растениями при фотосинтезе. Обычные величины содержания O_2 в верхних слоях воды 6–8 мл/л. При застойном режиме в небольших водоемах вода резко обедняется кислородом. Дефицит его может возникнуть и зимой подо льдом. При концентрации ниже 0,3–3,5 мл/л жизнь аэробов в воде невозможна.

Минеральные соли, необходимые для питания растений, содержатся в воде в очень небольших количествах по сравнению с почвенным раствором. Их запас пополняется при разложении растительных остатков и вымывании солей из грунтов. Соли поглощаются всей поверхностью погруженных растений или их частей. Более благоприятны условия снабжения минеральными солями для гидрофитов, укореняющихся в грунте.

Для поглощения водными растениями растворенных газов и минеральных веществ необходима большая поверхность контакта с водной средой, так же как для использования слабого света в процессе фотосинтеза требуется увеличенная площадь ассимилирующих органов. Листья водных растений, погруженные в воду, сильно рассечены на узкие нитевидные доли (роголистник – *Ceratophyllum*, уруть – *Myriophyllum*, пузырчатка – *Utricularia*) или имеют очень тонкую просвечивающую пластинку (подводные листья кубышек и кувшинок, листья погруженных рдестов). Подобные черты характерны и для водорослей (например, нитчатые водоросли, рассеченные талломы харовых, тонкие прозрачные талломы многих глубоководных видов). Все это дает возможность гидрофитам увеличить отношение площади тела к объему, т. е. развивать большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы.

У растений, лишь частично погруженных в воду, хорошо выражена гетерофиллия – различие строения надводных и подводных листьев на одной и той же особи. Первые имеют черты, обычные для листьев наземных растений (дорзовентральное строение, хорошо развитые покровные ткани и устьичный аппарат), вторые – рассеченные или очень тонкие листовые пластинки. Гетерофиллия отмечена у водного лютика – *Ranunculus diversifolius*, кувшинок и кубышек (различие плавающих и подводных листьев), стрелолиста и других видов.

Вода отличается от воздуха большей плотностью, что отражается на строении тела гидрофитов. У наземных растений хорошо развиты механические ткани, обеспечивающие прочность стволов и стеблей; расположение механических и проводящих тканей по

периферии стебля создает конструкцию «трубы», хорошо противостоящую изломам и изгибам. У гидрофитов, напротив, механические ткани сильно редуцированы, поскольку растения поддерживаются самой водой. Механические элементы и проводящие пучки нередко сосредоточены в центре стебля или листового черешка, что придает способность изгибаться при движениях воды. Погруженные гидрофиты обладают хорошей плавучестью, которая создается как специальными приспособлениями (вздутия, воздушные мешки), так и увеличением поверхности тела. Последнее особенно хорошо видно на примере микроскопических планктонных водорослей, у которых различные выросты тела помогают свободному «парению» в толще воды.

Влияние движения воды (гидродинамический фактор) особенно сказывается на растениях, живущих в прибрежной (прибойной) полосе. Здесь их ткани приобретают механическую прочность (крепкие ремневидные талломы фукусов, отложения извести у известковых водорослей и т. д.). Особой прочностью обладают кремнеземные скелеты панцирных диатомей, перекачиваемых движением воды по дну.

Температурный режим в воде отличается, во-первых, меньшим притоком тепла, во-вторых, большей стабильностью, чем на суше. Часть тепловой энергии, поступающей на поверхность воды, отражается, часть расходуется на испарение. Высокая теплота парообразования воды предотвращает сильное нагревание поверхности солнечными лучами. Из-за большой удельной теплоемкости воды нагревание и остывание идут медленно. Наиболее плотная и наименее холодная вода с температурой 4°C располагается в придонном слое, куда опускаются зимующие почки (турионы) роголистника, пузырчатки, рдестов, водокраса, а также целые облиственные растения (элодея, ряска) и др. Это погружение связано, очевидно, с накоплением крахмала и утяжелением растений. К весне крахмал превращается в растворимые сахара и жиры, что делает почки легче и дает им возможность снова всплыть.

Обитание растений в водной среде, кроме перечисленных выше особенностей, накладывает отпечаток и на другие стороны жизнедеятельности. Интересен водный режим у растений, в буквальном смысле окруженных водой. У погруженных растений транспирации нет, значит, нет и «верхнего двигателя», поддерживающего ток воды в растении. Однако этот ток, доставляющий к тканям питательные вещества, существует (хотя и несравненно более слабый, чем у сухопутных растений), причем с явной суточной периодичностью: днем больше, ночью отсутствует. Активная роль в его поддержании принадлежит корневому давлению (у прикрепленных видов) и деятельности специальных клеток, выделяющих воду, – гидатод, или водяных устьиц. Плавающие или торчащие над водой листья обычно имеют сильную транспирацию, хотя и расположены в слое воздуха, который непосредственно граничит с водой и имеет повышенную влажность. Устьица широко открыты и, по наблюдениям Ф. Дарвина, никогда не закрываются полностью, как у наземных растений (за исключением ночных часов). Транспирационные потери быстро возмещаются, поэтому гидрофиты и гелофиты не способны переносить даже незначительное обезвоживание. Так, если листья кувшинки лишить притока воды от корней, перерезав черешки, то плавающие листья, в изобилии окруженные водой, быстро увянут.

Осмотическое давление у водных и прибрежных растений очень низкое, так как им не приходится преодолевать водоудерживающую силу почвы при поглощении воды.

У некоторых погруженных растений, не прикрепленных к грунту, корни полностью редуцированы (роды *Ceratophyllum*, *Utricularia*), другие (род *Elodea*) корни сохранили, но отдельно плавающие части растений могут обходиться и без них. Корни укореняющихся гидрофитов слабоветвистые, без корневых волосков. Вместе с тем ряд видов имеет толстые и прочные корневища (кубышки, кувшинки), которые играют роль «якоря», хранилища запасных веществ и органа вегетативного размножения.

Листья погруженных гидрофитов очень тонки и нежны, имеют упрощенное

строение мезофилла без заметной дифференциации на палисадную и губчатую паренхиму. Подводные листья без устьиц. В отдельных местах находятся группы клеток эпидермиса с утонченными стенками (так называемые гидропоты). Считается, что они играют большую роль в поглощении воды и растворенных минеральных солей.

ТЕМА 9. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВИДОВ. ФИТОИНДИКАЦИЯ

Цель самостоятельной работы: знакомство с индикационными возможностями различных видов растений.

Методические указания для самостоятельной работы:

Контрольные вопросы:

1. Понятие о фотоиндикации;
2. Индикация различных сред, индикационные возможности растений различных экологических групп видов.

Краткие теоретические основы:

Понятие о фотоиндикации

Тесная взаимосвязь растений с условиями существования позволяет не только по особенностям среды судить о потребностях растений, но и по характеру растительности делать заключения о свойствах окружающей среды, иными словами, использовать растительность как индикатор условий. Определение свойств среды по растениям и растительному покрову составляет содержание особой отрасли ботаники – **фитоиндикации**, или учения о растительных индикаторах.

Фитоиндикация развилась на основе теоретических представлений, высказанных еще в конце прошлого века В. В. Докучаевым, Е. Вармингом и другими учеными, о всеобщей взаимосвязи и взаимообусловленности элементов природы, а, следовательно, и о возможности судить об изменениях одних элементов по изменению других. Индикационное значение растительного покрова особенно велико, поскольку среди элементов природы он легко доступен наблюдениям, более чуток и пластичен.

Практические потребности, способствовавшие развитию фитоиндикации, – необходимость быстрой оценки пригодности земель для сельскохозяйственного и прочего использования, в том числе для определения важнейших свойств почвы (плодородия, засоления, увлажнения и т. д.) по характеру растительного покрова. Практические возможности фитоиндикации значительно расширились в последнее время в связи с появлением дистанционных методов исследования растительности (аэрофотосъемки и др.).

Фитоиндикация охватывает широкий круг явлений, связанных с распознаванием тех или иных особенностей среды или ее изменений. Например, она может включать определение солености водоемов по характеру водной растительности; определение загрязнения воздуха в городах по составу и состоянию растений и т. д. Но особенно широко используется фитоиндикация для определения почвенно-грунтовых условий.

Что может служить в этой области объектом фитоиндикации, на какие признаки могут указывать растения и растительные сообщества? Это: 1) свойства почв (химический состав, плодородие, степень засоления, кислотность, режим увлажнения); 2) состав и свойства грунтов и горных пород (геологическая индикация), в том числе и такие особенности, как новейшие тектонические процессы; 3) антропогенные изменения в почвенной среде как современные (всякого рода загрязнения), так и прошлые (следы окультуривания и различных нарушений).

В качестве индикаторов особенно пригодны виды с узкой экологической амплитудой, приуроченные к определенному сочетанию условий. Так, ольха черная (*Alnus*

glutinosa) – более надежный индикатор почвенных условий, чем сосна обыкновенная, поскольку распространение первого вида ограничено эвтрофными местообитаниями с избыточным (но не застойным) увлажнением, а сосна встречается и на сухих песках, и на сильно обводненных болотных массивах, и на меловых обнажениях.

Различают индикаторы положительные и отрицательные. Первые указывают на ту или иную особенность среды (например, обилие гигрофитов означает избыточное увлажнение почвы), вторые исключают определенные условия в данном местообитании, поскольку не переносят или избегают их (так, произрастание растений-гликофитов исключает высокую концентрацию солей в почвенном растворе).

Индикаторными признаками, указывающими на определенные условия, могут служить различные признаки целых растительных сообществ (флористический состав, наличие или отсутствие видов-индикаторов или экологических групп, их обилие) и отдельных растений (внешний вид, морфологические и анатомические особенности – форма роста, ветвления, необычная окраска или форма цветков, листьев и т. д.; химический состав, интенсивность отдельных физиологических процессов, например уровень транспирации при разном водном режиме почвы).

Индикация различных сред, индикационные возможности растений различных экологических групп видов

Индикация почвенного плодородия (богатства почвы) – один из наиболее широко применяемых на практике разделов фитоиндикации. Преобладание видов – эвтрофов или олиготрофов, количественное соотношение разных по «трофности» групп, присутствие нитрофилов или растений – индикаторов богатства почвы фосфором – все эти данные помогают довольно точно оценить степень богатства почвы с помощью растений. В частности, на обилие доступного азота указывает пышное развитие листьев и их темно-зеленый цвет (причем не только у нитрофильных видов). Иногда уже издали заметно темное пятно лугового травостоя там, где по каким-либо причинам (чаще зоогенным) в почве скапливаются нитраты или соли аммония.

Для отдельных районов и типов растительности разработаны специальные индикационные шкалы, таблицы и справочники, позволяющие по растительности оценить степень плодородия почв.

Индикация кислотности почв проводится по наличию и соотношению в растительном покрове ацидофилов, базифилов, нейтрофилов. О ней уже говорилось выше (см. тему 7).

Индикация засоления почвы возможна по появлению в растительном покрове растений-галофитов и степени их обилия, по преобладанию и количественному соотношению видов, принадлежащих к разным типам галофитов. В ряде случаев характер растительности дает возможность установить не только степень засоления, но и состав солей в почвенном растворе (см. тему 8).

Гидроиндикация особенно важна для засушливых районов. Она включает определение по растительному покрову свойств грунтовых вод – глубина и характер залегания, степень минерализации и ее сезонный режим и т. д. Так, тамарикс ветвистый – *Tamarix ramosissima* в полупустынях и пустынях произрастает при глубине грунтовых вод от 1 до 7 м, а оптимум развития имеет при глубине от 1,8 до 2,4 м. Индикаторами пресных грунтовых вод в дельтах пустынных рек служат некоторые кустарники: солянка кустарниковая – *Salsola arbuscula*, галоастахис – *Halostachys caspica* и др.

Есть и специальная группа индикаторов, указывающих на не связанные с грунтовыми водами линзы верховодки (воды поверхностного стока в западинах, просочившиеся до водоупорного горизонта). В лесостепи и степи индикаторами таких пресноводных линз служат березняки с травяным покровом, в котором преобладают гигромезофиты и мезофиты (костяника – *Rubus saxatilis*, таволга – *Filipendula ulmaria*,

вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) и др.). Ясно, что индикаторами грунтовых вод могут быть лишь виды с достаточно глубокой корневой системой. Растения с неглубокой корневой системой, живущие лишь за счет атмосферных осадков, в этом случае в качестве индикаторов непригодны.

Другая область гидроиндикации – определение по растительности условий увлажнения в верхних корнеобитаемых слоях почвы. В этом случае большую индикаторную роль играют присутствие и степень обилия в растительном покрове видов разных экологических типов по отношению к воде: гигрофитов, мезофитов, ксерофитов, а также групп, переходных между ними (см. тему 5). Существуют подробно разработанные шкалы растений-индикаторов влажности почвы. Некоторые виды могут указывать не только на степень, но и на сезонный режим увлажнения. Так, в поймах наших рек пырей ползучий – *Agropyron repens* свидетельствует о местообитаниях с переменным и непродолжительным увлажнением, а бекмания обыкновенная – *Beckmannia eruciformis*, напротив, о длительном и устойчивом затоплении.

Индикация свойств торфяных залежей – мощности, химического состава, возраста, режима увлажнения – также может быть проведена с использованием свойств растительности.

Следует отметить, что некоторые растительные индикаторы приурочены не к какой-то одной особенности почвы, а к определенному сочетанию почвенных факторов, что делает возможным индикацию почвенных условий одновременно по двум или нескольким признакам. На этом принципе построены некоторые индикационные шкалы. Иногда такие шкалы изображают в виде сеток, где по горизонтали откладывают один фактор, а по вертикали – другой, или в виде координат, где расходящиеся от центра линии означают изменение нескольких разных факторов. Следует иметь в виду, что такие схемы не имеют строго количественного и геометрического смысла, но тем не менее дают представление об индикационной значимости того или иного растения или растительной ассоциации.

Геологическая индикация по растительному покрову включает характеристику горных пород (например, их состав), глубину залегания и режим вечной мерзлоты и др. Особое развитие получила такая важная отрасль геологической фитоиндикации, как использование растительных индикаторов при поисках полезных ископаемых. Минералогический состав горных пород в определенной степени влияет и на почвенный слой: возникают так называемые поля специфической минерализации почв, которые отражаются на составе растительного покрова и состоянии растений. Один из индикаторных признаков – состав флоры. Известны индикаторные виды, приуроченные к породам и почвам с определенной минерализацией. Такие индикаторы в иных условиях не встречаются и отличаются устойчивостью (а иногда и требовательностью) к определенным элементам. Известны соответствующие «флоры»: «галмейная» (*Viola calaminaria* и др.), указывающая на обогащение почвы цинком; «серпентинитовая (или серпентинная)» на серпентинитах, содержащих много магния; «доломитовая», «медная» (в том числе «медные» мхи); растения – индикаторы селена, кобальта и др. Виды, приуроченные исключительно к металлоносным участкам, в целом получили название металлофитов.

В геологической фитоиндикации индикаторным признаком может быть также изменение внешнего облика растений (например, у чабреца горного – *Saiureia montana*, приуроченного к серпентинитам Балканских гор, отмечаются приземистый рост, суккулентность листьев) и особенно окраски цветков. Так: белый миндаль под влиянием магния становится розовым; оранжевая эшольция в присутствии меди – сизой; белые цветки чабреца на серпентинитах – ярко-фиолетовыми. Недаром формы некоторых видов на серпентинитах иногда описывают как особые морфологические расы.

Наконец, геологическая фитоиндикация может основываться и на изменении

химического состава растений (биогеохимический метод поиска полезных ископаемых). Известно, что многие растения способны концентрировать определенные элементы. Иногда такая концентрация происходит в любых условиях, даже при незначительном содержании элементов в окружающей среде, и тогда не имеет индикаторного значения. Например: береза накапливает железо и марганец независимо от местообитания; морские водоросли – йод, плаун или дифазиаструм сплюснутый – *Lycopodium (Diphasiastrum) complanatum* – алюминий, орех водяной *Trapa natans* – марганец и т. д.

Список таких «ложных индикаторов» хорошо известен в геологии. В других случаях концентрация того или иного элемента в теле растения повышается только в пределах местообитаний (геохимических полей) с его высоким содержанием, что служит надежным индикационным признаком. Поиск считается перспективным, если содержание элемента в растениях в 5 и более раз превышает обычные для данного района величины («биогеохимическая аномалия»). Например, в некоторых районах поиски никеля возможны по концентрации его в таких обычных видах, как степные ковыли, овсяница овечья – *Festuca ovina*, овсец пустынный – *Helictotrichon desertorum*; поиск вольфрама ведут по накоплению его в ковыле, полыни холодной – *Artemisia frigida* и других видах.

Применение фитоиндикации в археологии. Изменения, вносимые в почвенную среду деятельностью человека при окультуривании территории (строительство поселений, дорог, гидротехнических сооружений), сохраняются чрезвычайно долго даже после разрушения и исчезновения наземных следов этих сооружений; а значит, они так или иначе должны отразиться на растительности, четко реагирующей на особенности почвы. Вот почему индикаторные свойства растительности успешно используются для поисков заброшенных и погребенных построек, горных выработок, дорог, оборонительных и ирригационных систем. Особенно помогает в этом аэрофотосъемка, фиксирующая необычные черты растительного покрова с «птичьего полета». Как правило, участки растительности на местах бывших сооружений отличаются по цвету. Эти аномалии окраски имеют более или менее правильные геометрические очертания в виде прямых линий, квадратов, кругов и т.д. Так были открыты древние кельтские могильники в Южной Англии, развалины этрусских крепостей в Италии, обнаружено пограничное сооружение древних римлян в Сирии – Троянский вал, прослеженный на протяжении многих километров по густой полосе сообществ эфемеров, резко выделяющихся на фоне ксерофильной растительности пустыни. В Средней Азии по растительности обнаружены древние системы арыков и колодцев. Даже в тундре можно открыть места древних оленеводческих стоянок по скоплению злаков, сопутствующих человеку.

При всем разнообразии применения фитоиндикации ее возможности не безграничны. Одно из существенных ограничений связано с тем, что в разных географических районах индикаторная значимость одного и того же вида может быть неодинакова как в результате обособления местных форм с особыми экологическими требованиями, так и в силу частичной взаимозаменяемости экологических факторов. Известно, например, что обычно растения на окраинах ареалов более требовательны к почвенным и другим условиям, чем в центре распространения. Вот почему индикационные таблицы, составленные для какого-либо района, не являются универсальными: в других районах эти же виды могут индизировать совсем иные условия. Возможности фитоиндикации ограничивают и антропогенные нарушения растительности, искажающие естественные связи и вызывающие угнетение индикаторов даже в оптимальных для них условиях. Об отношении растений к факторам среды не всегда имеется достаточно полная информация, поэтому при фитоиндикационных исследованиях необходимо полевые наблюдения дополнять экспериментами для выявления экологических оптимумов.

II. ПРИМЕРНАЯ ТЕМАТИКА РЕФЕРАТОВ

Для представления самостоятельной работы в виде реферата предлагается следующая примерная тематика:

1. Эколого–фитоценоотические стратегии растений
2. Экологическая гетерогенность популяций растений
3. Концепция экологической ниши у растений
4. Свет и функционирование растений.
5. Фотопериодические реакции у растений
6. Физиологические особенности действия теплового фактора
7. Влияние температуры на жизнедеятельность растений
8. Экологические группы растений по отношению к водному режиму
9. Влияние на растения перемещения воздушных масс
10. Экологическое значение кислорода воздуха для растений
11. Экологическое значение углекислого газа воздуха для растений
12. Экологическое значение химических свойств почвы
13. Реакции клеток растений на действие неблагоприятных факторов
14. Влияние рельефа на эдафические условия местообитаний растений
15. Влияние на растительный покров экспозиции склонов
16. Взаимоотношения растений с прокариотами
17. Взаимоотношения растений с грибами
18. Взаимоотношения между растениями
19. Антропогенное обогащение и обеднение флоры и растительности
20. Влияние на растительный покров различных видов человеческой деятельности
21. Развитие и становление экологии растений в 19–20 веках
22. ООПТ Кемеровской области
23. Редкие, исчезающие и реликтовые виды растений Кузбасса

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Степановских, А.С. Биологическая экология: теория и практика / А.С. Степановских. – Москва: Юнити, 2015. – 791 с.: ил. – Режим доступа: по подписке. – URL: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=119176> . – Библиогр. в кн. – ISBN 978-5-238-01482-1. – Текст: электронный.
2. Афанасьева, Н. Б. Ботаника. Экология растений. В 2 ч. Часть 1 [Электронный ресурс]: учебник для бакалавриата и магистратуры / Н. Б. Афанасьева, Н. А. Березина. — 2-е изд., испр. и доп. — Электронные текстовые данные. - Москва: Издательство Юрайт, 2016. — 411 с. — (Бакалавр и магистр. Академический курс). — Режим доступа: <https://biblio-online.ru/viewer/74DC07E2-A0D2-4A0E-B33F-96C6A47327DA>
3. Тулякова, О.В. Биология с основами экологии: учебное пособие: [16+] / О.В. Тулякова. – Изд. 2-е, стер. – Москва; Берлин: Директ-Медиа, 2019. – 690 с.: ил., схем., табл. – Режим доступа: по подписке. – URL: <http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=576760> . – Библиогр.: с. 667-668. – ISBN 978-5-4499-0115-6. – DOI 10.23681/576760. – Текст: электронный.

