

А.А. Шаповалова

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебно-методическое пособие

Издательство «Саратовский источник»
Саратов 2015

УДК 581.5(075.8)

ББК 28.58я73

Ш24

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор
кафедры географии, экологии и землеустройства
Брянского государственного университета им. А. Г. Петровского
Любимов Валерий Борисович

кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой биологии и экологии
Балашовского института (филиала) Саратовского государственного
университета имени Н. Г. Чернышевского
Володченко Алексей Николаевич

Рекомендовано к печати Научно-методическим советом
Балашовского института (филиала) Саратовского государственного
университета имени Н. Г. Чернышевского

Ш 24 Шаповалова А. А. Экология растений : Учеб.-метод. пособие. Саратов :
Изд-во «Саратовский источник», 2015. - 80 с.

ISBN 978-5-91879-563-7

В данном учебно-методическом пособии описано влияние абиотических факторов на растения и возникающие в связи с этим анатомические и физиологические адаптации растений. Подробно показано влияние света, температуры, влажности, почвы на растения. Охарактеризованы классификации жизненных форм растений К. Раункиера и И.Г. Серебрякова, экологические шкалы растений Г. Элленберга и Д.Н. Цыганова. После каждой главы предложены вопросы для закрепления и самопроверки материала.

Для студентов вузов, обучающихся по направлению подготовки «Биология», «Педагогическое образование» с профилем «Биология», «Экология и природопользование», преподавателей, учителей школ.

УДК 581.5(075.8)

ББК 28.58я73

ISBN 978-5-91879-563-7

© А.А. Шаповалова , 2015

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Глава 1. ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ КАК НАУКА	6
Глава 2. ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА РАСТЕНИЯ	9
2.1. Значение света для растений. Световой режим в разных географических условиях	9
2.2. Отношение растений к свету. Экологические группы растений по отношению к свету	12
2.3. Фотопериодизм	16
2.4. Сезонность световых явлений	16
2.5. Световой режим фитоценозов	17
Глава 3. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА НА РАСТЕНИЯ	20
3.1. Тепло как экологический фактор, динамика теплового фона.	20
3.2. Влияние высоких и низких температур на растения и адаптации к ним	24
3.3. Экологические группы растений по отношению к высоким и низким	28
3.4. Сезонные адаптации к перенесению холодного периода	30
Глава 4. ВЛИЯНИЕ РЕЖИМА ВЛАЖНОСТИ НА РАСТЕНИЯ	32
4.1. Вода как экологический фактор	32
4.2. Особенности водной среды	33
4.3. Экологические группы растений по отношению их к водному режиму	34
4.4. Гидрофиты	34
4.5. Гигрофиты	38
4.6. Мезофиты	39
4.7. Ксерофиты	42
4.8. Психрофиты	46
Глава 5. ВЛИЯНИЕ ПОЧВЫ НА РАСТЕНИЯ	49
5.1. Характеристика почвы как природного тела. Общие сведения об эдафических факторах	49
5.2. Экологические группы растений по отношению к плодородию почвы	50
5.3. Влияние азота на растения	51
5.4. Экологические группы растений по отношению к кислотности почвы	52
5.5. Экологические группы растений по отношению к содержанию кальция в почве	54
5.6. Влияние засоления на растения	56
5.7. Псаммофиты и литофиты	58
5.8. Торф как субстрат для растений	60
Глава 6. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ИХ КЛАССИФИКАЦИИ	62
6.1. Понятие жизненная форма	62

6.2. Классификация жизненных форм К. Раункиера	62
6.3. Классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова	65
Глава 7. ОБЗОР ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ РАСТЕНИЙ	70
7.1. Экологические шкалы Д.Н. Цыганова	70
7.2. Экологические шкалы Г. Элленберга	73
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	75

Посвящается памяти
научного руководителя
Афанасия Ивановича ЗОЛОТУХИНА,
кандидата биологических наук, доцента,
талантливого преподавателя

ПРЕДИСЛОВИЕ

Данное учебно-методическое пособие составлено в соответствии с программой по курсу экологии растений для студентов вузов, обучающихся по направлениям подготовки «Экология и природопользование», «Биология», «Педагогическое образование» с профилем «Биология». Эта книга также может быть интересна учителям биологии, преподавателям вузов, аспирантам и школьникам.

В пособии описана краткая история экологии растений как науки. Основное внимание в книге уделяется описанию влияния абиотических факторов на растения и возникающих в связи с этим анатомических и физиологических адаптаций растений. Подробно показано влияние света, температуры, влажности, почвы на растения.

В отдельной главе приводятся характеристики двух наиболее популярных классификаций жизненных форм растений (К. Раункиера и И.Г. Серебрякова). Приведен обзор экологических шкал Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга.

По возможности теоретические данные сопровождаются примерами растений, которые обитают в Правобережье Саратовской области. Студенты знакомятся с многочисленными адаптациями растений, в основном, на примерах видов из местной флоры.

Текст учебно-методического пособия иллюстрирован рисунками, заимствованными из книг, указанных в списке литературы.

Автор выражает искреннюю благодарность своему учителю - кандидату биологических наук, доценту Афанасию Ивановичу Золотухину за ценные советы и помощь в написании учебно-методического пособия.

Глава 1.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ КАК НАУКА, ЕЕ ИСТОРИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В учебной и справочной литературе экология растений имеет следующее определение – это раздел экологии, изучающий взаимозависимости и взаимодействия между растениями и средой обитания. Среда, в которой живут растения, очень изменчива и не всегда для них благоприятна. Это связано с высокими или низкими температурами, недостатком или избытком света, воды и минеральных веществ. Растения имеют разнообразные варианты приспособлений или адаптаций в динамично изменяющейся среде. В каждой географической зоне растения имеют разные размеры, отличаются структурой надземной части и корневой системы, имеют различный ритм жизни.

У растений одних и тех же видов, выросших в различных местообитаниях, появляются анатомо-морфологические различия, физиологическое состояние и продуктивность. Например, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) на болотах имеет вид невысокого чахлого деревца вместо высокоствольных деревьев, вырастающих в благоприятных почвенных и климатических условиях. Липа мелколистная (*Tilia cordata*) в зависимости от плодородия почвы и климата может расти в первом, во втором ярусе леса или в подлеске, и соответственно иметь жизненную форму дерева или кустарника. Значительно отличаются по морфологии и анатомии лесные травянистые растения, если растут на плодородной или бедной почве, в условиях сильного или слабого затенения. Иногда особи одного вида, выросшие в различных внешних условиях, настолько непохожи друг на друга, что их можно принять за разные виды. Это является результатом воздействия окружающих условий.

К изменениям среды обитания более чувствительны вегетативные органы (лист, стебель, корень). Генеративные органы более устойчивы и консервативны по отношению к внешним факторам. Поэтому морфологию вегетативных органов в связи с изменяющейся средой изучают в экологии растений, а генеративные органы (цветок, семя, плод) – в ботанике. У растений имеются стойкие наследственные признаки (форма венчика, число тычинок, форма пестика, плоды), которые не зависят от изменения внешних условий. Это систематические или организационные признаки. Другие признаки очень пластичные, чутко улавливающие изменения внешних условий (величина и форма листьев, интенсивность опушения, форма крон деревьев и др.), называют приспособительными. Экология растений изучает жизненные формы. Жизненная форма – это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выражающийся в его внешнем облике (например, деревья, кустарники, луковичные, корнеотпрысковые, длиннокорневищные, лианы). Деревья могут быть листопадные и вечнозеленые, высокие и низкие, быстрорастущие и медленно растущие. Жизненные формы не связаны с систематическими единицами. Например, степные растения типа «перекати-поле»

являются представителями различных семейств (гвоздичные – качим метельчатый (*Gypsophila altissima*), зонтичные – синеголовник плосколистный (*Eryngium planum*), резак обыкновенный (*Falcaria vulgaris*)).

Экология растений исследует экологические группы растений по отношению к свету, влаге, теплу, почве. Взаимоотношения растений друг с другом, растений и животных, влияние человека на растения тоже входят в содержание экологии растений. Экология растений имеет огромное значение для сельского, лесного хозяйств, декоративного садоводства и интродукции растений, охраны природы.

Знания об отношении растений к среде, об их приуроченности к определённым местообитаниям издавна приобретались человеком на практике при сборе дикорастущих видов, а затем и при возделывании растений. Первые обобщения экологической информации о растениях были сделаны ещё в античном мире. Ученик Аристотеля Теофраст (371 – 286 до н.э.) в своих трудах уделял внимание и их строению, физиологии, географическому распространению, изменениям внешнего вида и формы растений под влиянием условий (почвы и др.) [8].

Несколько столетий раннего средневековья принесли очень мало знаний о растительном мире. Некоторое оживление ботанической науки наступило в пору позднего средневековья (XII – XIII вв.), с развитием торговых связей и путешествий, открытием университетов. Интересные сведения о «зимнем сне» растений, влиянием качества почвы на жизнь растений имелись в трудах Альберта Великого (1193 – 1280). Эпоха великих географических открытий (XV – XVI вв.) расширила кругозор ботаников. В ботанических садах стали выращивать новые виды и изучать их свойства, отношение к почве, климату, свету [8].

В начале XIX в. оформилась география растений. Ее основателем был А.Гумбольд (1769 – 1859). В недрах этой науки и сформировались основные положения экологии растений, которые были обобщены в работах Огюста Пирама Декандоля (1778 – 1841) и Альфонса Декандоля в книге «География растений» (1855). А. Декандоля считают одним из основоположников экологии растений как науки. Экология растений получила мощный стимул к развитию в середине XIX века в связи с эволюционными идеями Ч. Дарвина и его предшественников. Русский учёный А.Н. Бекетов (1858) в работе «Гармония в природе» приводит сведения об изменениях растений в различных условиях обитания, о борьбе за существование.

В ботанической литературе термин «экология» впервые был использован известным датским учёным Евгением Вармингом, которого считают отцом экологии растений. Его сводка «Ойкологическая география растений» дважды издавалась на русском языке (1901 и 1902 гг.). Книга Е. Варминга оказала огромное влияние на дальнейшее развитие экологии растений. А в России ещё раньше, в 1868 г. Профессор Казанского университета Н.Ф. Леваковский опубликовал докторскую диссертацию «О влиянии некоторых внешних условий на форму корней». Это первое русское исследование по экспериментальной экологии [8; 35].

В 1910 г. экология растений была официально признана самостоятельным разделом ботаники на Всемирном ботаническом конгрессе в Брюсселе. Её содержание было определено как «изучение совокупности отношений растений и растительных сообществ к среде их обитания», В России растительные сообщества стали объектом изучения самостоятельной науки фитоценологии (геоботаники). Экология растений сосредоточила своё внимание на изучение организма (вида) [8]. Крупные эколого-ботанические работы выполнили отечественные учёные: В.В. Алёхин, В.Н. Сукачёв, Г.Н. Высоцкий, Б.А. Келлер, Л.Г. Раменский, М.В. Культиасов, М.А. Максимов и др.

Интенсивное развитие экологии растений приходится на XX век и тесно связано с проблемами сельского хозяйства и охраны природы. Экология растений тесно связана с физикой, химией, метеорологией, почвоведением. Из биологических наук – с физиологией растений, от которой отличается тем, что изучает процессы жизнедеятельности в природной обстановке, используя специальное полевое оборудование. Очень тесная связь формируется между экологией растений и геоботаникой, систематикой растений [35].

В экологии растений существуют три группы методов исследования: полевые наблюдения, эксперименты в поле или в лаборатории и моделирование. Метод наблюдений основан на исследовании природных систем без их нарушений. Наблюдения проводятся визуально, с помощью различной аппаратуры, в экспедициях и при длительных стационарных исследованиях. В экспериментах предусмотрены значительные вмешательства в изучаемые системы. Большинство экспериментов в естественных условиях относятся к неконтролируемым. В частности, это может быть связано с погодой. Представляет интерес изучение последствий стихийных природных явлений (засух, наводнений, сильных холодов). При моделировании реальная природная система замещается другой, более простой системой. Модели бывают реальные, знаковые, концептуальные. Наибольшее значение в экологии имеют математические и концептуальные модели.

Вопросы

1. Дайте определение понятию «экология растений».
2. Что является объектом изучения экологии растений?
3. Какова хронология событий в становлении науки экологии растений?
4. Назовите ученых, чьи работы повлияли на становление экологии растений как науки.
5. Какие методы используются в экологии растений?
6. Чем отличается экология растений от геоботаники?

Глава 2. РАСТЕНИЯ И СВЕТ

2.1. Значение света для растений. Световой режим в разных географических условиях

Солнечная радиация – это электромагнитные волны в диапазоне от 290-380 нм до 3-4 тыс. нм. Лучи короче 290 нм поглощаются слоем озона и до Земли не доходят. Спектр солнечного излучения имеет видимую человеком, инфракрасную и ультрафиолетовую части. Видимый свет – это электромагнитные волны, которые воспринимаются человеческим глазом, излучение с длиной волны от 740 нм (красный свет) до 400 нм (фиолетовый свет). Инфракрасное (или тепловое) излучение – это вид распространения тепла. Ультрафиолетовое излучение – невидимая, коротковолновая часть спектра солнечного излучения. В зависимости от длины волны ультрафиолет делят на три типа (по степени увеличения своего воздействия): А, В и С.

Лучи Солнца, проходя через атмосферу Земли, испытывают существенные изменения, которые ведут к уменьшению радиации. При этом частично она поглощается и рассеивается атмосферой, отражается от облаков и от земной поверхности. До Земли доходит всего 43% солнечной радиации, падающей от солнца. Она состоит из прямой (27%) и рассеянной радиации (16%). Коротковолновая радиация Солнца неравномерно распределяется по поверхности Земли (по широтам) в связи с шарообразной формой планеты и изменением угла падения солнечных лучей на земную поверхность. Поэтому на единицу площади попадает неодинаковое количество лучистой энергии Солнца. Это зависит от широты местности и является причиной формирования природно-географических зон.

Величина приходящей к поверхности суммарной радиации (прямой и рассеянной) зависит от угла падения солнечных лучей и продолжительности освещения, а также от состояния атмосферы – облачности и характера облаков, влажности, запыленности и т.д. Годовые значения суммарной радиации изменяются от 55-60 ккал/см² до 220 ккал/см². Максимальное значение суммарной радиации – в тропических широтах (а именно в тропических внутриконтинентальных пустынях – там обилие прямой радиации и небольшие показатели влажности воздуха и облачности). Неравномерность распределения солнечной радиации в пределах различных ландшафтов обусловлена, в основном, разнообразием форм рельефа (склоны разной крутизны и экспозиции, низины, возвышенности, близость или отдаленность ландшафтов от водоемов) [34].

Солнечный свет – источник энергии при фотосинтезе. В зелёных листьях растений содержится зелёный пигмент хлорофилл. Он улавливает световую энергию в процессе фотосинтеза. В результате под действием солнечного света в зеленых частях растений синтезируются органические вещества из

неорганических (углекислого газа и воды) и в атмосферу выделяется кислород. Эти первичные органические вещества – основа для жизнеобеспечения всех гетеротрофных организмов (грибов, животных, бактерий). То есть растения являются фотоавтотрофными организмами, а фотосинтез обеспечивает возможность существования жизни на Земле.

Свет оказывает влияние на форму роста, структуру тканей, плодоношение растений. Освещенность для растений на нашей планете сильно варьирует в разных экосистемах (высокогорья, степи, леса, донные участки водоемов). Различаются также и спектральный режим, продолжительность освещения растений в разные сезоны и в разных участках земной поверхности [9].

Для количественной характеристики света есть специальные показатели. Интенсивность радиации или облученность ($\text{Дж}/\text{см}^2$, $\text{Ккал}/\text{см}^2$, или $\text{Вт}/\text{см}^2$) – это поток лучистой энергии, который приходит на перпендикулярную лучам поверхность. Освещенность – световой поток, приходящийся на единицу площади поверхности. Единицей измерения служит люкс (лк).

Наибольшее физиологическое воздействие на растения оказывают красно-оранжевые лучи (600-700 нм), фиолетово-голубые (400-500 нм) и желто-зеленые (500-600 нм). Эту часть спектра называют фотосинтетически активной радиацией (ФАР). На ФАР приходится около половины суммарной солнечной радиации. Зеленая окраска растений обеспечивает максимальное поглощение красно-оранжевых лучей, которые наиболее богаты энергией. Прямая радиация содержит от 28% до 43% ФАР. ФАР, поступающая к поверхности Земли распределяется неравномерно не только в пределах крупных территорий, но и в пределах небольших природных комплексов: плакор – 305, низина – 251, северный склон – 246, южный склон – 323 $\text{ккал}/\text{см}^2$ [26].

С точки зрения оптики растение – непрозрачное тело, которое частично поглощает солнечную радиацию, частично отражает и пропускает её. Основной орган, воспринимающий радиацию – лист. Количество поглощаемой радиации зависит от его внутреннего строения, содержания воды и пигментов. В диапазоне видимого света лист поглощает свет в области оранжево-красных (660-680 нм) и сине-фиолетовых лучей (460 – 490 нм). Лист состоит из комплекса тканей. Снаружи лист покрыт прозрачной эпидермой, которая легко пропускает свет. Под ней располагается столбчатый и губчатый мезофилл. Клетки этой ткани богаты хлоропластами – органоидами, улавливающими свет. Они способны перемещаться и поворачиваться внутри клетки в зависимости от освещенности. В губчатом мезофилле имеется система межклетников, которая обеспечивает газообмен и транспирацию. Хлоропласт – это сложно устроенный двумембранный органоид (рис. 1). Внешняя мембрана гладкая, а внутренняя образует систему мембранных образований – тилакоидов, собранных в стопки (граны). Граны размещаются в шахматном порядке и объединяются мембранными образованиями – ламеллами. Таким образом, мембранные структуры, содержащие пигмент хлорофилл, не затеняют друг друга, обеспечивают большое внутреннее рассеяние и отражение света, способствуя максимальному улавливанию солнечного света.

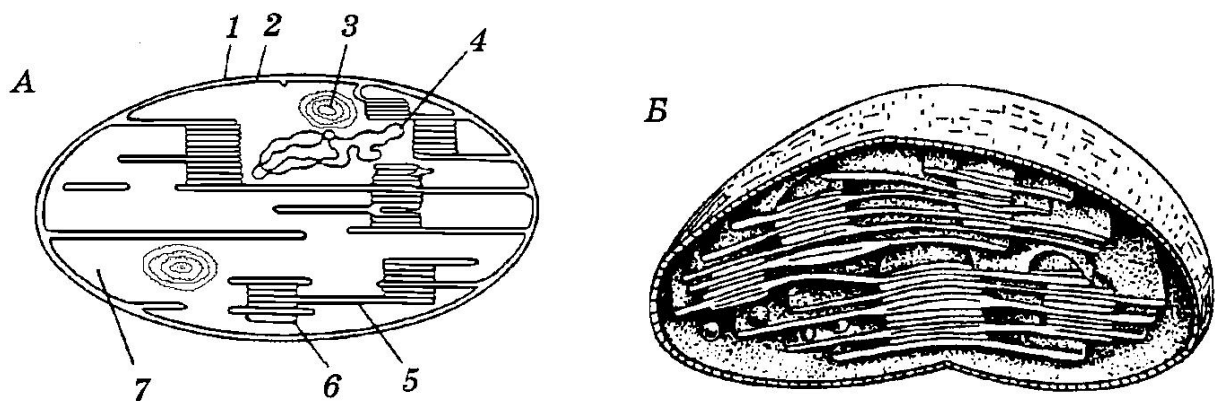


Рис. 1. Строение хлоропластов [34].

А – строение хлоропласта (схема): 1 – внешняя мембрана, 2 – внутренняя мембрана, 3 – крахмальное зерно, 4 – ДНК, 5 – тилакоиды стромы, 6 – тилакоиды внутренней мембраны (граны), 7 – матрикс (строма); Б – хлоропласт в разрезе, в полуобъемном изображении.

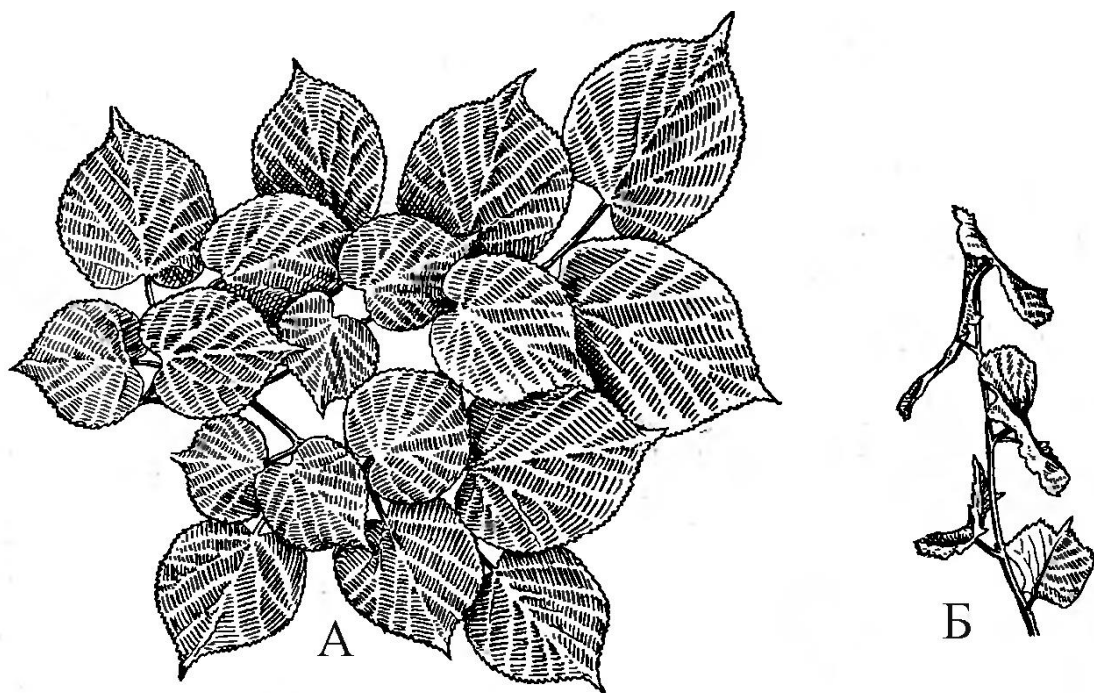


Рис. 2. Листорасположение у подростка липы мелколистной (*Tilia cordata*) в различных условиях освещения (вид сверху) [3].

А – под пологом леса; Б – на опушке.

На количество поглощаемой радиации влияет положение листа в пространстве (угол наклона, обращение листовой пластинки к югу или к северу) (рис. 2). Для успешности фотосинтеза листья должны быть в достаточной степени освещены. Это наиболее успешно решается в случае «монослоя» листовой поверхности (ряска (*Lemna*) на воде, лишайники на камнях). Увеличение листовой поверхности достигается «многоэтажным» расположением листьев на отдельных растениях и ярусным расположением растений в сообществе. При этом полное освещение получает только самый верхний слой. Проникновение света в толщу

листья облегчается расположением листьев: почти вертикальным в верхних слоях, глубже – более наклонно, а в нижних слоях – горизонтально. Этому же способствуют и формы крон деревьев: куполообразная, полусферическая или конусовидная [3].

2.2. Отношение растений к свету. Экологические группы растений по отношению к свету

Световые условия конкретных местообитаний растений очень разнообразны: от полного освещения до сумеречного состояния. Растения приспособлены к жизни с различным световым режимом. Для оценки их отношения к свету используют показатель – относительное световое довольствие – отношение освещения в данном местообитании к полному освещению (L). Для каждого растения можно установить максимальное, оптимальное и минимальное относительное световое довольствие (L_{max} , L_{opt} , L_{min}).

Выделяют три экологические группы растений по отношению к свету: гелиофиты – светолюбивые, сциофиты – тенелюбивые, гемисциофиты – теневыносливые растения [2; 3; 17; 35].

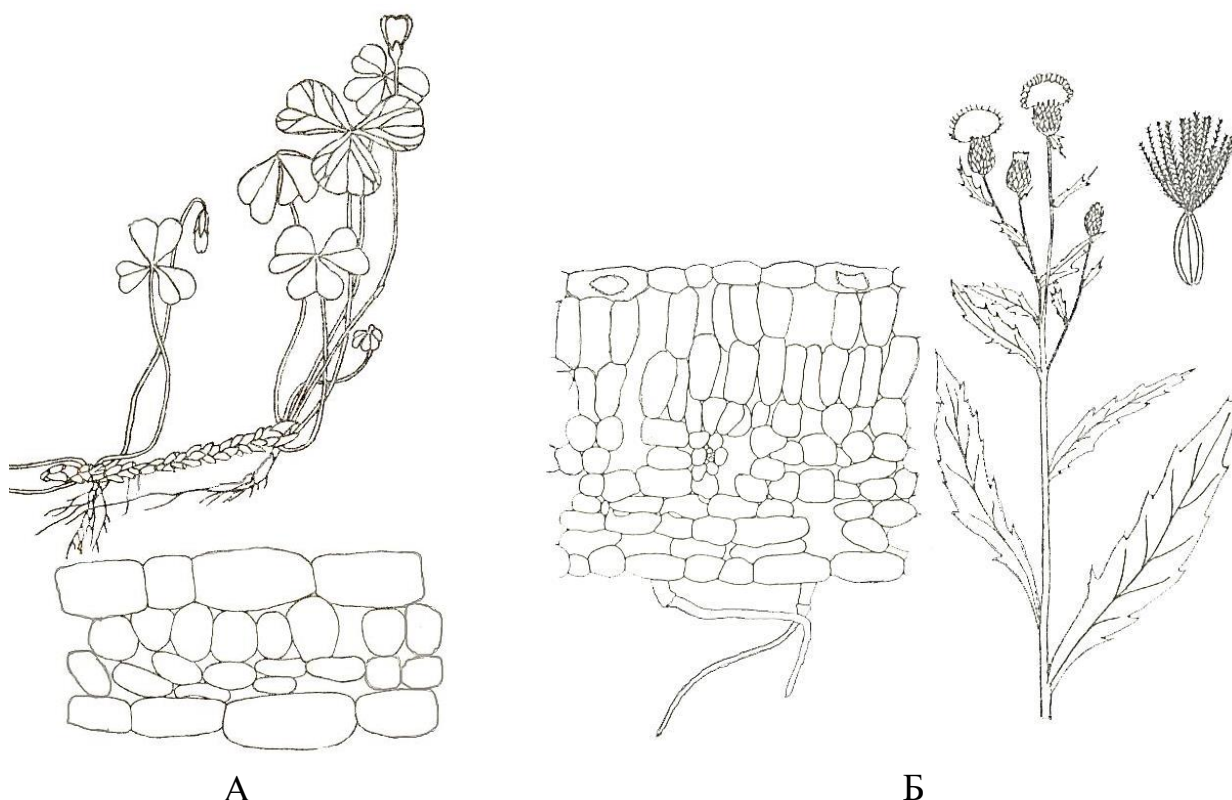


Рис. 3. Внешний вид и поперечный срез листа сциофита и гелиофита [9].

А – сциофит кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*); Б – гелиофит бодяк полевой (*Cirsium arvense*).

Гелиофиты – встречаются в открытых местообитаниях: в степях, пустынях, на лугах, водоёмах, в верхних ярусах леса, в высокогорьях, в тундрах. Сюда относится большинство культивируемых сельскохозяйственных растений. Их $L_{орт}$ приближается к 100% освещению. Некоторые виды гелиофитов могут расти в слабо затенённых условиях. Поэтому различают факультативные гелиофиты (береза повислая (*Betula pendula*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*) (рис. 3)) и облигатные гелиофиты (не могут расти при затенении – типчак (*Festuca valesiaca*), полынь австрийская (*Artemisia austriaca*)).

Сциофиты – имеют оптимум при слабой освещённости и не выносят сильного света (L_{max} всегда < 100%, L_{min} – ниже, чем у теневыносливых растений (5 – 20%). Это виды сильно затенённых местообитаний – пещер, расщелин скал, водных глубин, нижних ярусов леса (рис. 3). Примеры растений: чина весенняя (*Lathyrus vernus*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*).

Гемисциофиты – имеют широкую экологическую амплитуду по отношению к свету. Они лучше растут при полной освещённости или близкой к ней, но хорошо приспособлены к некоторому затенению ($L_{max}= 100\%$, $L_{min}= 20 - 70\%$). Сюда относятся многие лесные виды, комнатные растения, многие древесные породы с густыми кронами, травянистые растения лесов, опушек и лугов. Примеры растений: ежа сборная (*Dactylis glomerata*), ежевика (*Rubus caesius*), клен татарский (*Acer tataricum*).

Степень теневыносливости или светолюбия не является строгим видовым признаком и может несколько варьировать у разных представителей вида в разных экологических условиях. Иногда предпочтения к свету меняются у растения в течение жизни. Например, клен остролистный (*Acer platanoides*), ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica*) очень требовательны к освещённости на начальных этапах онтогенеза (ювенильные, имматурные особи), с возрастом светолюбие у них несколько уменьшается. Береза повислая (*Betula pendula*), осина (*Populus tremula*), наоборот, в начале жизни характеризуются пониженным светолюбием, но уже к началу генеративного периода эти виды лидируют в шкалах светолюбия [22].

Сравнивая светолюбивые и теневыносливые растения, можно обнаружить существенные различия в их анатомии и морфологии.

Особенности анатомического-морфологического строения растений в связи с отношением к свету

Наземные растения имеют ряд приспособлений, направленных на улавливание и поглощение световой энергии. По мере уменьшения освещённости растения увеличивают площадь фотосинтезирующей поверхности. Об этом судят по индексу листовой поверхности (ИЛП) – это отношение площади всех листьев фитоценоза к площади территории, занимаемой фитоценозом. У открытых фитоценозов ИЛП = 0,45–1,34. ИЛП букового леса 7,5 (т.е. на 1 га леса приходится 7,5 га листовой поверхности), для сосняка 7-10, для елового леса – 12. С увеличением затенения увеличивается общая поверхность хлоропластов (у бука

(*Fagus*) она в 200 раз превышает поверхность самого листа), изменяется концентрация хлорофилла в листьях (увеличение или уменьшение в связи с изменением интенсивности света).

Лист усиленно поглощает ФАР и отражает тепловые лучи, что предохраняет цитоплазму от перегрева. Многослойная палисадная паренхима световых листьев позволяет осуществить полное поглощение энергии. Листья со слабо развитой палисадной паренхимой (теневые) имеют хорошо выраженную губчатую паренхиму, это обеспечивает более полное поглощение лучистой энергии из-за многократного рассеивания её в межклетниках.

Светолюбивые растения чаще имеют сильно разветвленную корневую систему. Побеги толще с хорошо выраженной ксилемой и механической тканью, ветви отходят от ствола под большим углом, кроны вытянутые в вертикальном направлении. Междоузлия у таких растений сравнительно короткие (часто формируются розеточные растения – лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*)). Листовые пластинки часто мелкие, но более толстые, сильно рассечённые, иногда мясистые или жёсткие, блестящие с восковым налётом. Эпидерма листьев состоит из мелких клеток (иногда в несколько слоев), без хлоропластов. В эпидерме большое количество очень мелких устьиц, часто лежащих в ямках или под волосками. На 1 мм^2 – 300, даже 1000 устьиц. Хорошо развита кутикула. Клетки мякоти листа хорошо делятся на столбчатую и губчатую ткани. Столбчатая (палисадная) ткань сильно развита, может быть многослойной, почти без межклетников. Губчатая ткань состоит из рыхло лежащих клеток. На сильном свете хлоропласты занимают постенное положение и становятся «ребром» к лучам, при слабом освещении распространяются диффузно или скапливаются в нижней части клетки. Сеть жилок густая (общая длина их на 1 см^2 более 1000 мм). Листья располагаются под углом (или ребром) к лучам солнца и обладают своеобразным движением в связи с защитой от чрезмерного освещения (суточный ритм движения). Белесоватая окраска растений предохраняет их от световых и тепловых повреждений. Растения накапливают антоцианы, которые защищают клетку от ультрафиолетовых и тепловых лучей (под красными пятнами на плодах температура на 22° ниже, чем под зелёными) [17].

Корневая система **теневыносливых** растений развита слабее. Междоузлия таких растений более вытянутые. Крона плотнее, гуще облиственна. Листья крупнее, образуют мозаику. Листовые пластинки довольно крупные, широкие, тонкие, мягкие. Эпидерма однослойная, крупноклеточная, часто содержит хлоропласты. Оболочки клеток эпидермы тонкие, кутикула отсутствует. Столбчатая и губчатая ткани не имеют чётких отличий (границ). В них много хлорофилла и поэтому окраска листьев этих растений более тёмная. Устьиц мало, они довольно крупные, лежат неглубоко, могут быть даже выпуклыми на 1 мм^2 от 15 до 80 устьиц. Сеть жилок сравнительно редкая (их длина на 1 см^2 – 200–300 мм). Листья располагаются перпендикулярно к лучам солнца и образуют листовую мозаику для более полного улавливания света [17].

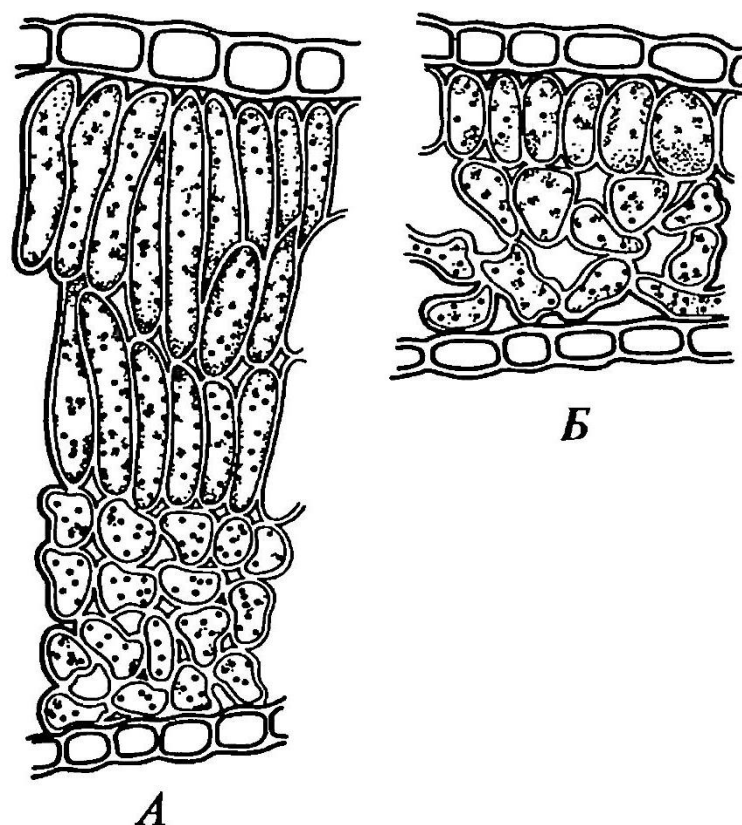


Рис. 4. Поперечный срез листа сирени (*Syringa*) [3].
 А – световой лист; Б – теневой лист.

Чёткая выраженность светолюбивости (или тенелюбивости) свойственна видам узкоприспособленным к световому режиму. У широкоприспособленных видов даже у одного и того же растения листья могут иметь световую и теневую структуру (рис. 4). Например, листья дуба черешчатого (*Quercus robur*), липы мелколистной (*Tilia cordata*) на освещённых и теневых сторонах кроны имеют разное строение.

Физиологические адаптации растений к световым условиям

Светолюбивые растения фотосинтезируют при достаточно сильном освещении. Наибольшая интенсивность фотосинтеза при полном освещении. При освещении в 500–1000 Лк фотосинтез уравнивается с дыханием (компенсационный пункт). В листьях содержится главным образом хлорофилл «а», хлорофилла «b» очень мало (соотношение 5:1). Дыхание очень энергичное, при этом теряется много продуктов фотосинтеза, поэтому при уменьшении освещения наступает перевес траты органического вещества над образованием. Осмотическое давление клеточного сока очень высокое.

Тенелюбивые растения проявляют наибольшую интенсивность фотосинтеза при умеренном освещении. Фотосинтез уравнивается с дыханием при освещённости от 50 до 100–200 Лк. Хлорофилла «b» содержится значительно больше (соотношение 3:2). Процесс дыхания протекает менее интенсивно. Осмотическое давление клеточного сока сравнительно небольшое.

Теневыносливые растения при низкой освещённости увеличивают продуктивность фотосинтеза увеличением ассимилирующей площади, снижением массы нефотосинтезирующих тканей (корни, ветви и др.). В результате даже при сильном затенении у них наблюдается фотосинтез, который даёт больше органических веществ, чем их расходуется на дыхание. В то же время у светолюбивых видов даже при небольшом затенении потери на дыхание преобладают. При сильном затенении не хватает органических веществ на построение цветоносных стеблей, цветков, плодов, поэтому семенное размножение заменяется вегетативным, что характерно для лесных трав (снить обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), ландыш майский (*Convallaria majalis*)).

2.3. Фотопериодизм

Фотопериод – соотношение длины светлой и тёмной частей суток. Длина дня меняется в течение года и на разных широтах неодинакова. Продолжительность светлого времени суток играет важное значение для растений. Способность растений реагировать на длину дня называется фотопериодической реакцией (ФПР), а круг явлений, регулируемых длиной дня, именуется фотопериодизмом.

По типу ФПР различают несколько групп растений [3]:

1. Растения с короткодневной ФПР (растения короткого дня). Им для перехода к цветению требуется продолжительность дня менее 12 часов в сутки (лук (*Allium*) конопля (*Cannabis*), табак (*Nicotiana*)).

2. Растения с длиннодневной ФПР (растения длинного дня). Световой день более 12 часов (картофель (*Solanum tuberosum*), пшеница (*Triticum*), рожь (*Secale*)).

3. Растения фотопериодически нейтральные. Для них длина дня безразлична. Они цветут при любой длине дня (кроме очень короткой, при которой у растений начинается световое голодание). Таковы томат (*Solanum lycopersicum*), одуванчик (*Taraxacum officinale*).

Каждому виду (или сорту) свойственен свой критический фотопериод. Для большинства растений он лежит в интервале от 12 до 14 часов.

2.4. Сезонность световых явлений

Имеются местообитания, где затенение действует на растения не весь вегетационный сезон. Например, в лиственных лесах непродолжительный светлый период до распускания почек на деревьях сменяется глубоким и длительным затенением, а осенью после листопада наступает осветление. Весенняя экологическая ниша используется светолюбивыми эфемероидами – многолетними травянистыми растениями с краткой вегетацией (всего несколько недель) и длительным покоем. В наших дубовых лесах это пролеска сибирская (*Scilla sibirica*), хохлатка плотная (*Corydalis solida*), чистяк весенний (*Ficaria*

verna). Они прорастают и начинают цвести сразу после таяния снега в лесу, а ко времени полного развития листвы на деревьях уже заканчивают вегетацию и теряют надземные части. Период глубокого затенения эфемероиды переживают в состоянии летнего покоя, в виде подземных органов – луковиц, клубней, корневищ. У этих растений происходит перемещение всей вегетации на светлый отрезок благоприятного сезона, за счёт сдвига годичного цикла, который не совпадает с годичной ритмикой климата умеренных широт и обычной сезонной ритмикой летневегетирующих растений. Ранневесенняя вегетация дает возможность эфемероидам избежать затенения под пологом леса, но зато требует повышенной холодостойкости, способности к быстрому росту и развитию при низких температурах, заблаговременной подготовке к цветению.

Другой тип сезонной адаптации к режиму освещённости под пологом листопадных лесов наблюдается у длительно вегетирующих травянистых растений. Их сезонное развитие начинается ещё в безлиственном лесу и кончается глубокой осенью – это сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), дудник лекарственный (*Angelica archangelica*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*). У таких растений основная фотосинтетическая деятельность приурочена к концу весны – началу лета, при удовлетворительном освещении. За этот период растения создают основную массу органического вещества, необходимого для роста и отложения запасов на зиму. Летний же фотосинтез идёт на очень низком уровне и не всегда превышает расходы на дыхание [8]. Для этой группы растений глубокая летняя тень становится почти безразличной. Они способны занимать в лесах наиболее затенённые местообитания.

2.5. Световой режим фитоценозов

Растения, зависящие от светового фактора, сами влияют на интенсивность и качество света. Поселившись на какой-либо площади, растения затеняют её и все организмы, оказавшиеся под их пологом, довольствуются лишь светом, проникающим сквозь листву. Чем гуще листва, особенно хвоя, тем меньше проходит сквозь неё света.

Световой режим леса

Под полог леса может проникать как прямой, так и рассеянный свет. Их соотношение зависит от возраста и высоты древостоя, сомкнутости и густоты всех ярусов, от высоты стояния солнца, от погодных явлений, от сезона года и времени дня. Например, в кроне осины (*Populus tremula*) 38% просветов, у дуба (*Quercus robur*) – 13%, у клена (*Acer platanoides*) – 7%. Чем теневыносливее порода, тем гуще ее крона и тем меньше света она пропускает. Максимальное количество солнечной радиации получает верхний ярус леса. По мере приближения к почвенному покрову освещённость снижается. До растений нижних ярусов леса доходит не более 10–15 % полного света. Под пологом

дубового леса освещённость составляет 3,5% от полного освещения, а под пологом влажного тропического леса – 0,2%. Даже в более светлых сосновых лесах к надпочвенному слою поступает лучистой энергии в 5–6 раз меньше (около 30%), чем к верхушкам сосен. Наиболее тёмные из лиственных лесов умеренной зоны – буковые, а из хвойных – еловые и пихтовые. С увеличением возраста и изреживанием древостоя уровень освещённости и доля ФАР в лесу увеличиваются.

Световой режим в лесу зависит от погоды. В пасмурную погоду на кроны деревьев падает только рассеянная радиация, отражённая от облаков и крон деревьев. В ясную погоду поверхность крон освещается ещё и прямыми лучами, которые частично отражаются и поглощаются, а частично проходят сквозь кроны в виде бликов. Но продолжительность действия рассеянного света гораздо большая, чем прямых лучей.

Сезонные значения освещённости зависят от фенологической фазы древесных эдификаторов, т.е. от наличия листвы. До появления листьев в лесу и после их опадания осенью наблюдаются более благоприятные световые условия, а после распускания листьев – менее благоприятные. Лесные травянистые растения приспособлены к таким колебаниям светового режима [17].

Световой режим травянистых сообществ (лугов, степей)

Здесь так же, как и в лесу, освещение растений нижних ярусов зависит от густоты растений верхних ярусов. Световой режим меняется в течение суток и характеризуется сезонностью, а также зависит от климата, структуры травостоя, способа использования. Особенно выражена сезонная изменчивость светового режима на лугах. Это связано с сезонным изменением высоты массы надземных органов. У высокорослых трав потребность в устойчивой освещённости. Часто самые крупные листья у них располагаются в нижней части растений (синеголовник плосколистный (*Eryngium planum*), окопник лекарственный (*Symphytum officinale*), щавель конский (*Rumex confertus*), калужница болотная (*Caltha palustris*)). У злаков листья расположены под углом в 45° по отношению к стеблю, что способствует проникновению света к основанию стебля (бекмания обыкновенная (*Beckmannia eruciformis*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), костер безостый (*Bromopsis inermis*). Затенение на лугу вызывает повышенную смертность молодых растений, недоразвитие генеративных органов, понижает устойчивость к грибковым болезням.

В агроценозах часто культурные растения образуют один ярус. Например, проникновение радиации в посевы подсолнечника (*Helianthus annuus*) составляет: в верхней части растений – 47%, в средней – 21%, нижней – 19%, на уровне почвы – 5%. Этот же показатель в посевах кукурузы – 31, 24, 10, 7% [3]. Для борьбы с сорняками большое значение имеет ухудшение для них световых условий. Чем сильнее затенение почвы культурой, тем меньше света достается сорным растениям, и тем меньше у них шансов сформировать цветки, плоды и семена. Несомкнутые, изреженные посевы больше засорены сорняками [17].

Вопросы

1. Что такое солнечная радиация?
2. Из каких частей состоит спектр солнечного излучения?
3. Почему разные участки земной поверхности получают разное количество лучистой энергии солнца?
4. Какова роль солнечного света для растений, животных, экосистем?
5. Что такое фотосинтетически активная радиация?
6. Какие особенности строения листа растений позволяют ему воспринимать солнечную радиацию?
7. Какие экологические группы растений выделяют по отношению к свету?
8. Назовите анатомо-морфологические особенности строения гелиофитов.
9. Назовите анатомо-морфологические особенности строения сциофитов.
10. Что такое фотопериодизм?
11. Какую роль в жизни растений играет фотопериодизм?
12. Какие группы растений выделяют по типу фотопериодической реакции?
13. Как растения приспосабливаются к сезонности световых явлений?

Глава 3.

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

3.1. Тепло как экологический фактор, динамика теплового фона

Жизнедеятельность растений возможна лишь в узких температурных пределах (от 0° до 50° С). При этом оптимальные температурные интервалы у большинства растений лежат в диапазоне 15–30°С. Температура влияет на многие процессы, происходящие у растений: фотосинтез, дыхание, испарение, рост, появление генеративных органов, созревание и прорастание семян.

Солнечная энергия, полученная земной поверхностью от Солнца и преобразованная в тепловую, затрачивается в основном на испарение и на теплоотдачу в атмосферу, величины и соотношения этих показателей изменяются по широте. Важным следствием этого неравномерного широтного распределения тепла является зональность воздушных масс, циркуляции атмосферы и влагооборота. С возрастанием широты среднегодовые температуры снижаются. Это тоже является причиной формирования природно-географических зон на планете. Разнообразие тепловых условий на Земле влияет на географическое распространение растений. Не случайно природно-географические зоны получили свои названия большей частью по характерным типам растительности. Количество солнечного тепла, поступающего на земную поверхность зависит также от времени года, рельефа местности (экспозиция, крутизна склона, высота над уровнем моря), времени суток и погодных явлений.

В экологии тепловое состояние окружающей среды и самих растений характеризуют через их температуру. Обычно применяется стоградусная шкала Цельсия. Для её измерения используют различные методы и приборы: стеклянный термометр, термограф, термопары и др.

Для характеристики тепловых условий местообитаний нужно знать закономерности распределения тепла в пространстве и во времени. Для этого существуют разные показатели: среднегодовая температура, абсолютный максимум и минимум, средняя температура самого тёплого и холодного месяцев. Годовую динамику тепла хорошо отражает ход среднемесячных температур, неодинаковый на разных широтах и при разных типах климата, а также динамики максимальной и минимальной температур.

Границы вегетационного сезона определяются продолжительностью безморозного периода, частотой и степенью вероятности весенних и осенних заморозков. В экологии часто используют понятие «сумма эффективных температур» ($\sum t^{\circ}$) – характеристика теплового режима за вегетационный период, равная сумме средних суточных температур воздуха выше условной величины нижнего температурного предела вегетации растений или прохождения ими определенной фенологической фазы (+5; +10; +15° С для разных культур).

Формула для расчета данного показателя: $\sum t^{\circ} = (t - t_n^{\circ}) m$, где $\sum t^{\circ}$ – сумма эффективных температур; t – среднесуточная температура; m – число дней; t_n° – температурный порог вегетации или определённой фенологической фазы (т.е. самой низкой температуре, при которой они могут начаться). Температурный порог вегетации или фенологической фазы у холодостойких растений равен 5°C , у растений умеренной зоны - 10°C , у теплолюбивых растений – 15°C . У ячменя (*Hordeum vulgare*) $\sum t^{\circ} = 1600\text{--}1900^{\circ} \text{C}$, у хлопчатника (*Gossypium*) – $2000\text{--}3000^{\circ} \text{C}$, у риса (*Oryza*) $3500\text{--}4000^{\circ} \text{C}$ [3; 8].

Тепловой режим местообитания растений отличается от обычных метеоданных, поэтому его определяют непосредственно в растительном покрове: внутри и на поверхности травостоя; в лесу – в ряде точек на разных высотах. Между растениями и средой температура выравнивается из-за процессов теплопроводности, конвекции, испарения и конденсации водяного пара. Если растение испаряет воду – оно охлаждается, если на растениях конденсируется вода или иней – это приводит к повышению их температуры [8].

На лугу при проективном покрытии почвы в 100% основная часть солнечного тепла поглощается органами растений, а нагрев почвы снижается. В плотных кустах или осоковых кочках также создаются благоприятные тепловые условия (в куртинах до $8\text{--}10^{\circ} \text{C}$ выше температуры окружающего воздуха). Осоковые кочки раньше оттаивают от снега, вегетационный период там начинается раньше, длится дольше и температура в них выше.

В лесу до 80% солнечного тепла улавливают кроны деревьев. Около почвы температура значительно ниже, чем в верхних ярусах леса. В лесу наблюдается сглаживание суточных колебаний температуры: жарким днем там прохладнее, чем на открытом воздухе, а ночью – теплее.

Температура растений

Растения являются пойкилотермными организмами, т.е. их температура тела напрямую зависит от температуры окружающей среды. Но чаще всего температура растений не равна температуре окружающей среды: она может быть выше или ниже. Обычно в жарком климате температура растений ниже воздуха, а в холодном – выше.

Супратемпературные виды имеют температуру выше, чем у окружающего воздуха. Например массивные органы с плохим теплообменом (листья и стебли суккулентов (молодило русское (*Sempervivum ruthenicum*), очиток едкий (*Sedum acre*)), мясистые плоды (томаты (*Solanum lycopersicum*), арбузы (*Citrullus lanatus*)), стволы деревьев могут иметь температуру на $10\text{--}20^{\circ} \text{C}$ выше, чем у воздуха. При закрытом околоцветнике внутри цветка температура выше, чем у окружающего воздуха, это имеет большое значение для эфемероидов или в ночное время. Данное свойство растений особенно важно в холодные сезоны в умеренной зоне [3; 8]. По данным Т.К. Горышиной и И.М. Культиасова [8; 17] температура листьев и цветков пролески сибирской (*Scilla sibirica*) выше температуры воздуха на $7\text{--}8^{\circ} \text{C}$ (рис. 5). Пролеска в условиях Среднего

Прихоперья появляется в начале апреля, часто еще до полного таяния снежного покрова.

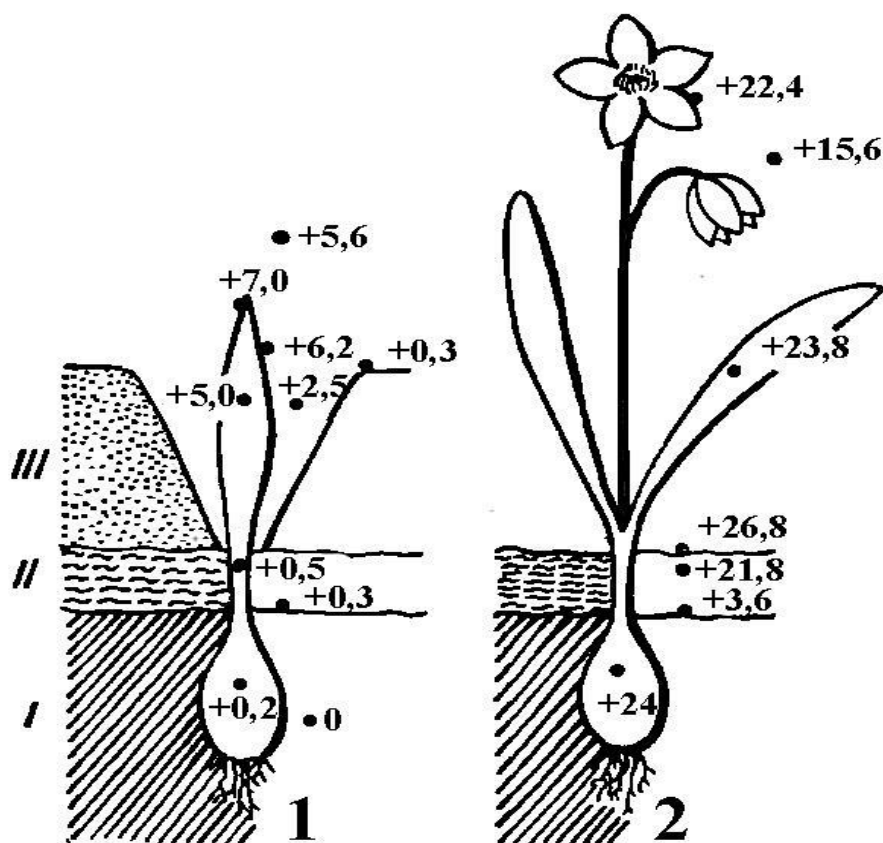


Рис. 5 Изменение температуры у разных частей растения пролески сибирской (*Scilla sibirica*) по мере развития [17].

1 – под снегом, 2 – в фазе цветения; I – почва, II – подстилка, III – снег.

Субтемпературные виды характеризуются температурой своего тела ниже, чем у окружающей их среды. Такая ситуация характерна для хорошо освещенных и прогреваемых местообитаний, например в степях. Для растений в таких сообществах бывает характерна редукция листовых пластинок и сильная транспирация. Температура таких листьев может быть ниже температуры воздуха на 15°C. У тонких листьев способность снижать собственную температуру тела гораздо ниже, чем у толстых мясистых листьев, характерных для многих суккулентов [3; 8].

Возможен и третий вариант, когда температура растений равна температуре воздуха. Такая ситуация наблюдается под пологом тенистых лесов и на открытых местообитаниях – в пасмурную погоду и при дожде. В целом же это исключение, а несовпадение – правило.

Влияние температуры на рост растений

Тепловой режим умеренных, северных широт, как и световой, меняется в течение сезона. Растения приспосабливаются к периодичности температурных условий того региона, в котором обитают. Поэтому в разные фенологические

периоды растениям нужна разная температура. Эти температурные интервалы различаются для растений различных географических зон. Семена многих растений из умеренной зоны нуждаются в стратификации, т.е. в продолжительном воздействии низких температур (липа мелколистная (*Tilia cordata*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), клен татарский (*Acer tataricum*)). Без этой процедуры они могут полностью потерять всхожесть. Для прорастания семян обычно требуется меньшая температура, чем для последующего роста побегов, а для формирования генеративных побегов температура должна быть еще выше. Ростовые процессы у большинства растений умеренной зоны могут начаться при температуре на несколько градусов превышающей нулевую отметку, у тропических – только выше 12–15°C, у растений холодных зон – уже при 0°C. Семена клевера (*Trifolium*), люцерны (*Medicago*) способны к прорастанию при температуре 0–1°C, ржи (*Secale*), пшеницы (*Triticum*), ячменя (*Hordeum*), тимофеевки (*Phleum pratense*) – при 1–2°C, кукурузы (*Zea mays*), просо (*Panicum miliaceum*) – 8–10°C, хлопчатника (*Gossypium*), риса (*Oryza sativa*) – 12–14°C [35]. Скорость прорастания семян, как правило, увеличивается с возрастанием температуры. Оптимальные температуры для роста побегов в умеренной зоне – 15–25°C, у тропических растений – 30–40°C, растения северных морей могут жить при постоянной температуре чуть выше 0°C, а в горячих источниках некоторые водоросли постоянно живут при температуре около 60°C [3].

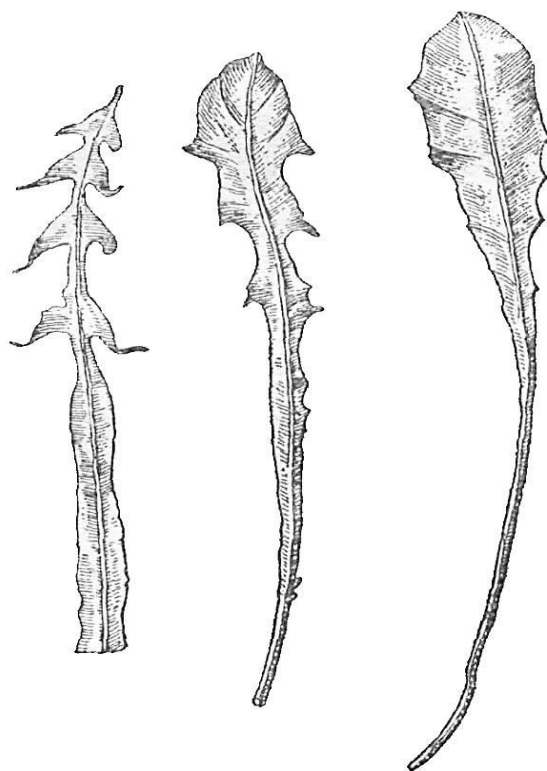


Рис. 6. Форма листьев одуванчика (*Taraxacum officinale*), выросшего при разных температурных условиях (сильноизрезанный лист вырос при температуре 4–6° С, почти цельнокрайний лист – при температуре 15–18°С) [23].

Температура окружающей среды может оказывать формообразующее действие на растения. Например, экземпляры одуванчика (*Taraxacum officinale*), выросшего в холодных условиях (4–6° С) имеют большее рассечение листовой пластинки, чем экземпляры одуванчика, растущего при температуре 15–18° С (рис. 6) [23]. При оптимальном режиме тепла растения успевают пройти все фенологические стадии за вегетационный период. К примеру, у злаков пониженная температура провоцирует кущение.

3.2. Влияние высоких и низких температур на растения и адаптации к ним

Несмотря на то, что эволюционно растения приспособились к определенному тепловому режиму конкретной территории и имеют приспособления к воздействию повышенных и пониженных температур, эти адаптации не являются гарантией выживания от температурного воздействия. Экстремально высокие или низкие температуры могут нарушить процессы жизнедеятельности или ограничить распространение растений. Результаты такого воздействия напрямую будут зависеть от интенсивности, продолжительности, периодичности температурного фактора, а также состояния растения, на которое воздействует экстремальная температура.

Наземные растения эвритермны, т.е. растут при широком диапазоне температурных изменений. Их жизнедеятельность может протекать при температуре 5–55°С (а их продуктивность не выходит за пределы 40°С). Водные растения, в основном, стенотермны, т.е. проявляют жизнеспособность в более узком температурном интервале. Самые низкие и самые высокие температуры, которые может выдержать данное растение, называются температурными границами жизни.

При термическом стрессе в клетках усиливается метаболизм, чтобы уравновесить ситуацию. Возможности клетки при этом сильно истощаются, и это может привести к их гибели. Если температура переходит критические показатели, то это неминуемо ведет к смерти клеток. К температуре чувствительны слабые водородные, ионные, гидрофобные связи макромолекул. От температуры зависит стабильность нуклеиновых кислот, третичной и четвертичной структуры белковых молекул, воды. Даже при незначительных повреждениях этих молекул снижаются адаптивные возможности растений.

Действие низких температур на растения

На обширной территории Земного шара ежегодно в течение нескольких месяцев растения подвергаются действию низких температур (умеренные широты, арктические области, высокогорья). Даже во время вегетационного периода растения могут подвергаться воздействию позднеосенних или раннеосенних заморозков. Несмотря на их непродолжительное воздействие, они

могут оказаться гораздо опаснее зимних устойчивых морозов, т.к. чаще всего застают растения «врасплох».

Умеренный холод тормозит основные физиологические процессы (рост, фотосинтез, водообмен и т.д.), снижает энергетическую активность дыхания, замедляет скорость развития, что усиливается при его продолжительном действии. При понижении температуры (действие низких положительных температур) изменяется проницаемость мембран, нарушается обмен веществ, возрастает количество конечных продуктов метаболизма. Все это может привести к гибели отдельных клеток, а затем и целого растения.

При отрицательных температурах замерзает вода в межклетниках, в цитоплазме, в вакуолях. Происходит обезвоживание, повышение концентрации минеральных солей и органических кислот до критических значений, механическое повреждение клеток, коагуляция белков, разрушение цитоплазмы. Сильный мороз может вызвать и механическое повреждение растений – у деревьев образуются морозобойные трещины [3].

Уплотнение и растрескивание замёрзшей почвы приводит к разрыву и механическому повреждению корней, из-за ледяной корки ухудшается аэрация и дыхание корней. При мощном снежном покрове происходит зимнее «выпаривание», истощение и гибель растений в связи с расходом резервных веществ на дыхание.

Специальных морфологических приспособлений для защиты от холода у растений нет. Наблюдается защита от всего комплекса неблагоприятных условий в холодных местообитаниях. Сюда относят: опушение почечных чешуй, зимнее засмоление почек, утолщённый пробковый слой, толстая кутикула, опушение листьев. Но все эти приспособления имели бы защитное значение для гомеотермных организмов, а для растений они больше важны как защита от испарения.

У многих растений происходит углубление зимующих частей в почву с помощью контрактильных (сократительных) корней [8]. Они толстые, мясистые, с сильно развитой механической тканью. Осенью эти корни высыхают и сильно сокращаются в длину (что хорошо заметно по поперечной морщинистости), при этом возникают силы, втягивающие в почву почки возобновления, луковицы, корни, корневища (рябчик русский (*Fritillaria ruthenica*), тюльпан Шренка (*Tulipa schrenkii*), тюльпан Бибирштейна (*T. biebersteiniana*). Морфологические адаптации – явление, ограниченное в основном холодными районами.

В умеренных областях в защите от холода более распространены физиологические способы защиты. Они направлены на снижение точки замерзания клеточного сока, предохранение воды от вымерзания. У растений повышается концентрация клеточного сока, главным образом за счёт растворимых углеводов. При повышении холодостойкости крахмал превращается в растворимые сахара; увеличивается доля коллоидно-связанной воды в общем водном запасе. В клетках накапливаются фенольные соединения и дубильные вещества, которые также усиливают морозоустойчивость почек и других зимующих органов. Зимостойкость повышает отложение запасных веществ в

форме масел. Масло вытесняет воду из вакуолей и предохраняет её от замерзания. Масло, крахмал и белок в цитоплазме непосредственно защищают её от мороза. Вода, находящаяся в цитоплазме, входит в структуру макромолекул белков и нуклеиновых кислот. В таком состоянии она не замерзает.

Многие растения способны сохранять жизнеспособность в промёрзшем состоянии. Есть виды, замерзающие осенью в фазе цветения и продолжающие цвести после оттаивания весной (звездчатка средняя (*Stellaria media*), маргаритки (*Bellis perennis*) и др.) – это явление называется анабиозом.

Ранневесенние лесные эфемероиды весной неоднократно переносят заморозки: цветки и листья у них неоднократно промерзают до стекловидно-хрупкого состояния, а с восходом солнца возвращаются в обычное состояние. Более высокую холодостойкость имеют лишайники. При замораживании до -15°C срок более двух лет у них после оттаивания возобновляется фотосинтез.

Различают холодостойкость – способность растения длительное время переносить низкие, но положительные (от $+1$ до $+10$) температуры. Морозостойкость – устойчивость растений к действию отрицательных температур. Холодостойкость свойственна растениям умеренной полосы. Морозостойкость растений сильно зависит от района их распространения.

В умеренных или холодных областях воздействие холода просто необходимо для развития растений. Холод может быть нужен для прорастания семян (стратификация), для выхода почек из глубокого покоя, для образования цветочных почек, для развития озимых культур.

Действие высоких температур на растения

Отдельные растения переносят температуру в $45 - 60^{\circ}\text{C}$. Водоросли и бактерии живут около термальных источников при температуре $-85 - 88^{\circ}\text{C}$.

Действие высоких температур влечёт за собой сильное обезвоживание и иссушение, ожоги. Перегрев почвы приводит к отмиранию поверхностных корней, к ожогам корневой шейки. Растения получают повреждения и при пожарах (лесных, степных). В клетках повышается интенсивность дыхания, падает интенсивность процессов биосинтеза, разрушаются некоторые биологически активные вещества (фитогормоны, аминокислоты, витамины), происходит накопление ядовитых продуктов распада (например, белки гидролизуются до аммиака), разрушение хлорофилла, денатурация белков, коагуляция цитоплазмы и гибель клеток и растений.

Растения имеют анатомические и морфологические адаптации к повышению температуры. Среди них можно назвать – густое опушение, толстая кутикула, светлая окраска, блестящая поверхность, уменьшение поверхности, поглощающей радиацию, вертикальное или меридиональное положение листьев, общая редукция листовой поверхности, слои пробки в стебле. Злаки во время действия высоких температур сворачивают листовые пластинки. Эти же особенности строения одновременно способствуют уменьшению потери воды растениями. Таким образом, комплексное действие экологических факторов находит отражение и в комплексном характере адаптаций.

Для перенесения периода высоких температур растения имеют комплекс физиологических адаптаций. Усиленная транспирация (регулируемое испарение воды) приводит к понижению температуры растений. В тканях может повышаться содержание слизи, солей, органических кислот, эфирных масел, что повышает температуру свертывания цитоплазмы. У некоторых растений возникают сезонные адаптации – сдвиг вегетации на раннюю весну или переход растения в состояние покоя (анабиоз) [3; 8; 17; 35].

Жароустойчивость – способность живых существ выносить значительные повышения температуры окружающей среды или своего тела. Жаростойкость связана с обводненностью растений: чем она меньше, тем жаростойкость выше. По отношению к высоким температурам растения можно разделить на группы. Нежаростойкие растения – повреждаются при действии температур 30-40° С. Они могут снижать свою температуру за счет транспирации (травянистые растения широколиственных лесов, водоросли, водные листостебельные растения, лишайники в вегетирующем состоянии). Жаровыносливые растения – это обитатели солнечных и сухих мест обитания. Они переносят кратковременное (до 30 мин) повышение температуры воздуха до 50–60° С (эпифитные лишайники в сухом состоянии). Жаростойкие виды – способны переносить температуры более 80° С (термофильные прокариоты). Их нуклеиновые кислоты и белки сохраняют устойчивость при высоких температурах. Высших растений в этой группе нет [3; 8; 17; 35]. Жаростойкость резко снижается при увлажнении и в начале роста и развития.

Таблица 1.

Результаты сравнения летальных температур листьев у различных видов деревьев и кустарников, определенных по разным методикам [18].

Название вида	Методы определения жароустойчивости растений	
	по Ахматову	по Тарабрину
Клен ясенелистный (<i>Acer negundo</i>)	48–51	49–50
Клен остролистный (<i>A. platanoides</i>)	48–50	49–50
Клен татарский (<i>A. tataricum</i>)	49–50	49–50
Барбарис обыкновенный (<i>Berberis vulgaris</i>)	48–50	49–50
Жимолость татарская (<i>Lonicera tatarica</i>)	48–50	49–50
Карагана древовидная (<i>Caragana arborescens</i>)	48–50	49–50
Робиния лжеакация (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	49–50	49–50
Сирень обыкновенная (<i>Syringa vulgaris</i>)	48–50	48–50
Рябина обыкновенная (<i>Sorbus aucuparia</i>)	48–50	49–50
Тополь бальзамический (<i>Populus balsamifera</i>)	49–50	49–50
Тополь черный (<i>P. nigra</i>)	48–50	49–50
Липа крупнолистная (<i>Tilia platyphyllos</i>)	48–50	49–50
Липа мелколистная (<i>T. cordata</i>)	48–50	49–50
Ель европейская (<i>Picea excels</i>)	49–50	49–50
Сосна обыкновенная (<i>Pinus silvestris</i>)	48–50	49–50

Степень тепловых повреждений древесных растений летом 2010 г. [16].

Сильно поврежденные 4,2–4,8 балла	Средне поврежденные 2,1–3,5 балла	Слабо поврежденные 1,2–1,9 балла	Без повреждений 1,0–1,1 балла
Береза повислая (<i>Betula pendula</i>)	Вяз гладкий (<i>Ulmus laevis</i>)*	Сирень обыкновенная (<i>Syringa vulgaris</i>)	Лжецуга мензиса (<i>Pseudotsuga menziesii</i>)
Тополь бальзамический (<i>Populus balsamifera</i>)	Липа мелколистная (<i>Tilia cordata</i>)*	Дуб черешчатый (<i>Quercus robur</i>)	Тополь итальянский (<i>Populus italic</i>)
Рябина обыкновенная (<i>Sorbus aucuparia</i>)	Липа крупнолистная (<i>Tilia platyphyllos</i>)	Карагана древовидная (<i>Caragana arborescens</i>)	Тополь черный (<i>Populus nigra</i>)
Рябина промежуточная (<i>Sorbus intermedia</i>)	Ель обыкновенная (<i>Picea abies</i>)	Робиния лжеакация (<i>Robinia pseudoacacia</i>)**	Тополь дельтовидный (<i>Populus deltoids</i>)
Черемуха обыкновенная (<i>Padus avium</i>)	Клен ясенелистный (<i>Acer negundo</i>)	Осина (<i>Populus tremula</i>)*	Ива белая (<i>Salix alba</i>)
Черемуха виргинская (<i>Padus virginiana</i>)	Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i>)**	Ель колючая (<i>Picea pungens</i>)	Лох узколистный (<i>Elaeagnus angustifolia</i>)
Конский каштан обыкновенный (<i>Aesculus hippocastanum</i>)	Клен татарский (<i>Acer tataricum</i>)	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i>)**	Яблоня лесная (<i>Malus sylvestris</i>)
Вяз гладкий (<i>Ulmus laevis</i>)**	Ива пепельная (<i>Salix cinerea</i>)	Ива ломкая (<i>Salix fragilis</i>)**	Катальпа бегониевидная (<i>Catalpa bignonioides</i>)
Туя западная (<i>Thuja occidentalis</i>) (обычная форма)	Вяз мелколистный (<i>Ulmus pumila</i>)	Туя западная (<i>Thuja occidentalis</i>) (пирамидальная форма)	Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i>)*
Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)**	Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)*	Облепиха крушиновидная (<i>Hippophae rhamnoides</i>)	Ива ломкая (<i>Salix fragilis</i>)*
Липа мелколистная (<i>Tilia cordata</i>)**	Осина (<i>Populus tremula</i>)**	Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i>)*	Робиния лжеакация (<i>Robinia pseudoacacia</i>)*

Примечание. * – лесные массивы; ** – городские и дачные посадки

В.Б. Любимов с соавторами определял летальную температуру листьев у древесных растений. В результате проведенных исследований был сделан вывод, что «у растений, независимо от их флористической принадлежности и условий естественного обитания, для листьев летальная температура заключена в очень узких пределах». Изучен показатель летальной температуры листьев у 30 видов древесных и 28 видов травянистых растений Саратовской области (аборигенных и интродуцированных). Угнетение растений зарегистрировано при температуре 47° С, а гибель – при температуре 48–49° С (данные по летальной температуре листьев у некоторых деревьев приведены в таблице 1) [18]. Максимальная температура воздуха, зарегистрированная в Саратовской области (+43° С, 2010 год) ниже летальной температуры растений.

К высоким температурам атмосферного воздуха и его сухости растения адаптировались в процессе эволюции не путем повышения жароустойчивости клеток и их органелл, а, прежде всего, путем обеспечения организма водой. Циркуляция воды (почва-растение-атмосфера) позволяет поддерживать температуру листьев, побегов и всего организма, близкую к температуре окружающей среды, благодаря водному балансу. Нарушение водного баланса, безусловно, ведет к нагреву растений до летального исхода [19].

А.И. Золотухин и М.А. Занина изучали адаптацию 38 видов древесных растений к тепловому стрессу в Среднем Прихоперье. Летом 2010 г. оценивались тепловые повреждения у древесных растений [16]. В 2010 году наблюдалась положительная аномалия температуры воздуха на фоне дефицита осадков в течение всего вегетативного периода. Авторами составлена 5-балльная шкала для оценки тепловых повреждений полученных деревьями, в основе которой уровень усыхания и ожогов крон, а также наличие суховершинности. Учитывая средние значения баллов для изученных растений одного вида были выделены четыре группы деревьев (табл. 2).

Для большинства изученных видов последствия экстремальной жары оказались обратимыми. Как отмечают А.И. Золотухин и М.А. Занина, в последующие годы наибольшие повреждения и последующее ослабление получили эксплоренты – береза повислая (*Betula pendula*) и осина (*Populus tremula*). Более устойчивыми к тепловому стрессу оказались виоленты (дуб обыкновенный (*Quercus robur*)) и пациенты (липа мелколистная (*Tilia cordata*), клен остролистный (*Acer platanoides*)). Защитное значение имеют индивидуальные анатомо-морфологические и физиологические адаптации отдельных видов. От экстремальных температур деревья пострадали сильнее, чем кустарники. В результате исследований также выяснилось, что в антропогенной среде действие высоких температур и засухи на древесные растения усиливается [16].

3.3. Экологические группы растений по отношению к высоким и низким температурам

Эволюционно растения приспособились к тому температурному режиму, который существует на конкретной территории. В экологии растений выделяют три экологические группы растений по отношению к холоду [3; 8; 17].

Теплолюбивые (термофильные или мегатермные) растения. Оптимальными для них являются повышенные температуры. К этой группе относят водоросли теплых вод, тропические и субтропические виды. В умеренном климатическом поясе такие виды можно встретить только на хорошо прогреваемых местах. Многие сельскохозяйственные растения, выращиваемые в Саратовском Прихоперье, повреждаются невысокими положительными температурами – фасоль (*Phaseolus vulgaris*), арбуз (*Citrullus lanatus*), огурец (*Cucumis sativus*).

Мезотермные растения занимают промежуточное положение между теплолюбивыми и холодолюбивыми растениями. К этой экологической группе можно отнести растения умеренного пояса.

Холодолюбивые (криофильные или микротермные) растения произрастают в условиях низких температур. Растения высокогорий и полярных областей относятся к данной экологической группы. В зимнее время они переносят внеклеточное замерзание воды.

3.4. Сезонные адаптации к перенесению холодного периода

В умеренном поясе в тепловой режим меняется по сезонам. В зимнее время года активная жизнедеятельность растений невозможна в связи с низкими температурами. Соответственно растения умеренных широт в это время переходят в фазу покоя. Однолетники этот неблагоприятный период переживают в виде семян, многолетние травянистые растения – в виде подземных органов (корней, корневищ, луковиц), у древесных и кустарниковых растений многолетние органы переходят в состояние покоя. Таким образом, у растений умеренных широт можно выделить два состояния – вегетирующее (когда растение активно осуществляет все процессы жизнедеятельности) и зимостойкое (состояние покоя). В состоянии покоя у растений отсутствуют признаки видимого роста. Они дышат, у них происходит обмен веществ, но эти процессы протекают крайне медленно. Накопленные органические вещества в этот период у них почти не расходуется. В таком «экономном» режиме растения способны выдерживать даже длительное понижение температуры.

Растения заблаговременно готовятся к состоянию покоя. К концу лета – началу осени желтеют листья, одревесневают и опробковывают молодые побеги. При осеннем листопаде деревья и кустарники сбрасывают листья. Это позволяет

сократить расходы, связанные с дыханием и транспирацией. У многолетних травянистых растений отмирают надземные части – это сокращает транспирирующую поверхность, так как корни не могут пополнять запасы воды. Устьица находятся в закрытом состоянии. У зимующих частей растений в клетках уменьшается запас свободной воды и проницаемость цитоплазмы, фотосинтетический аппарат теряет активность, замедляется обмен веществ, блокируется взаимодействие растений с окружающей средой. Растения «закаливаются» – накапливают растворимые углеводы и другие защитные вещества. Зимующие почки водных растений опускаются на дно. Началом для такой подготовки служит сокращение длины дня, т.е. изменение фотопериода.

В состоянии покоя растения имеют повышенную устойчивость к нагреву, высушиванию, к ядам и другим факторам. Сезонный ход температуры соответствует уровню холодостойкости у многих растений.

Осенне-зимний покой у многолетних растений, как правило, бывает глубоким, или органическим. Из него невозможно вывести растения никакими воздействиями. Глубокий покой у большинства растений умеренных широт кончается в самый разгар зимы. Адаптивный смысл глубокого покоя – защита растений от преждевременного развития осенью, так как температура в это время очень динамична. У некоторых многолетних травянистых растений глубокий покой отсутствует. Зимой же, когда наступают устойчивые холода, необходимость в глубоком покое отпадает и он сменяется вынужденным покоем. Растения в этот период готовы к пробуждению развитию, но это невозможно из-за низких температур. Сигналом к выходу из состояния покоя служит повышение температуры, а не длины дня.

Вопросы

1. Почему температурный режим – это важный экологический фактор для растений?
2. Почему тепло распределяется неравномерно по поверхности Земли? К каким последствиям это приводит?
3. Какие показатели используют для характеристики тепловых условий местообитаний?
4. Каким образом растительный покров влияет на тепловой режим местообитания?
5. Чем отличаются супратемпературные и субтемпературные виды?
6. Какое влияние температура оказывает на рост растений?
7. Назовите примеры эвритермных и стенотермных растений.
8. Какие адаптации имеются у растений к воздействию низких температур?
9. Какое воздействие на растения оказывают высокие температуры?
10. Назовите экологические группы растений по отношению к высоким и низким температурам.
11. Какие адаптации есть у растений для перенесения холодного периода года?

Глава 4. РАСТЕНИЯ И ВЛАГА

4.1. Вода как экологический фактор

Вода – важнейший компонент всего живого. Растения на 50-98% состоят из воды. Даже в состоянии анабиоза клетки растений содержат воду. Она требуется для протекания всех физиологических процессов у растений. Передвижение и обмен веществ в клетках происходит в виде растворов. Испаряя воду, растение обеспечивает себе постоянный восходящий ток и защищает своё тело от перегрева.

Только около 0,5–1% всей поглощённой воды идёт на создание органических веществ растений, остальное расходуется на транспирацию. Вода больше других факторов оказывает формирующее действие на растения, причём недостаток воды особенно разнообразно сказывается на архитектуре растения. При затрудненном водоснабжении у растений формируются признаки ксероморфизма (мелкоклеточность, уменьшение размеров листьев, стеблей, утолщение листовой пластинки за счет столбчатого мезофилла, развитие опушения, кутикулы, утолщенных клеточных стенок) [3].

Наземные растения получают влагу, в основном, из атмосферных осадков (дождь, снег, роса, туман). Количество этих осадков зависит от климата, рельефа, времени года. Природные зоны характеризуются разным количеством выпадающих осадков (во влажном тропическом лесу – 2500 мм в год, в степной зоне (Саратовская область) – 452–550 мм в год). Связь водного и теплового режима для конкретной территории выражается через коэффициент увлажнения (среднегодовое количество осадков делится на величину испаряемости с открытой водной поверхности в данных условиях). Территории с коэффициентом увлажнения больше 1 называются гумидные, а меньше 1 – аридными. Растения на протяжении длительного эволюционного пути приспособились к меняющемуся водному режиму той территории, на которой они обитают [8].

Водный режим растений характеризуется поступлением воды в растение, скоростью её расхода, соотношением между потерей и поступлением, содержанием воды в тканях. Эти показатели очень динамичны. Поступление воды в растение определяется косвенно, через осмотическое давление клеточного сока. Осмотическое давление растений зависит от условий местообитаний, климатических зон, сезонов и времени суток. Обычно весной осмотическое давление ниже и оно постепенно увеличивается к осени при нарастании сухости почвы. Осмотическое давление увеличивается при засухах.

Водные растения обитают в воде. Добывание воды для них не составляет труда. Наземные растения, как правило, контактируют одновременно с почвой и воздухом. Концентрация воды в наземно-воздушной среде значительно ниже,

колебания влажности наблюдаются в течение дня и в течение года. Растения, обитающие на суше, вынуждены добывать и удерживать влагу. Поэтому анатомическое, морфологическое строение и физиологические процессы у растений, обитающих в условиях разного режима влажности отличаются.

Транспирация – это потеря влаги растением в виде испарения воды, которая позволяет растению избежать перегрева. Вода испаряется, как правило, с поверхности листьев (через устьица). Процесс транспирации ускоряется на свету, с увеличением температуры и сухости воздуха.

Интенсивность транспирации – количество испаренной за 1 час воды в расчёте на 1 г сырой массы или на единицу площади (дм^2) (мг/г/ч). Этот показатель у пустынных растений – 150–280 мг/г/час , у степных – 100–500; у деревьев и кустарников лесостепной дубравы – 150–600; у эфемероидов – 550–1600; у лесных трав – 300–600; у елового леса – 60–500; в тропических лесах – 100–200; в лесотундре и тундре у кустарничков – 200–300 мг/г/час . Наблюдается общая закономерность: интенсивность транспирации повышается с увеличением сухости, что связано с ростом испаряющей силы атмосферы.

Содержание воды (оводнённость, влажность) неодинакова у растений разных сообществ. Влажность растений пустынь и сухих степей изменяется в диапазоне – 30–65%; растений лесостепной дубравы – 70–85%; у болотных растений – 59–70% [8].

Для растений большое значение может иметь уровень залегания грунтовых вод (корневые системы некоторых растений достигают уровня грунтовых вод) и относительная влажность воздуха.

4.2. Особенности водной среды

Водные растения находятся в совершенно иных условиях, чем растения сухопутные. В воде мало растворённого воздуха (на 1 литр воды – 20 – 25 см^3 воздуха, аэробная жизнь невозможна, если кислорода в 1 литре воды меньше 0,5–0,3 см^3). Чем ниже температура и меньше солей содержится в воде, тем количество растворённых в ней газов выше. Содержание углекислого газа – 0,3–0,5 см^3 в 1 л воды, почти столько же, сколько в воздухе. Летом зелёные растения активно изменяют состав газов в воде, обогащают его кислородом. Колебания температуры, связанные с сезоном года и временем суток, в водоёмах менее выражены, чем в атмосфере.

Летом наиболее тёплые слои воды располагаются у поверхности, а холодные – у дна. Зимой поверхностный слой воды имеет температуру близкую к нулю, а на дне температура около 4°C. Тепловой режим в водной среде более равный и постоянный, чем в атмосферном воздухе. Весной вода прогревается медленнее, а растения задерживаются в своём развитии. Погружённые в воду растения получают меньше света, чем сухопутные. В водоёмах всегда темнее и день короче, чем на суше. С глубин водоёма изменяется и состав света: верхние слои поглощают красные лучи, более глубокие – зелёные, синие и

ультрафиолетовые. Полностью отсутствует свет на глубине 200–240 м. Высшие водные растения живут на глубине 1–2 м и меньше. Вода плотнее воздуха, она поддерживает их тело. Этим объясняется ряд особенностей в строении гидрофитов [34].

В пресных водоёмах реакция воды нейтральная, т.е. $pH=7$. В морской воде $pH=8,1-8,3$. Для морских растений важна солёность воды. Её выражают в промилле (‰), показывающем содержание солей в граммах в 1 л воды. Солёность вод Мирового океана около 35‰, а в окраинных морях значительно ниже (Каспийское – 15‰, Чёрное ≈ 22 ‰).

4.3. Экологические группы растений по отношению их к водному режиму

По отношению к воде растения делятся на пойкилогидрические (растения переменного увлажнения) и гомойогидрические (постоянно увлажненные). Первые могут выносить сильное, длительное обезвоживание (почвенные водоросли, лишайники, мохообразные). Вторые способны регулировать свой водный режим (покрытосеменные растения). Для этих растений характерны анатомо-морфологические и физиологические адаптации, защищающие клетки от обезвоживания. Гомойогидридные растения по характерному для них водному режиму подразделяют на гидрофиты, гелофиты, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты, ультраксерофиты, психрофиты и криофиты [3; 8; 17; 35].

Гидрофиты – водные растения, свободно плавающие или укореняющиеся на дне водоёма и полностью погружены в воду (иногда с плавающими на поверхности листьями или выставленными над водой соцветиями). Гигрофиты – наземные растения, растут при повышенной влажности почвы и воздуха. Они не имеют приспособлений, которые ограничивают расход воды растением. Мезофиты – растения среднего (умеренного) водоснабжения. К данной группе относят луговые и лесные травы, культурные и сорные растения. Ксерофиты – растения, приспособленные к жизни в условиях низкого водоснабжения. Растения сухих степей, пустынь и др. местообитаний, где мало воды. Они способны переносить почвенную и атмосферную засуху, для этого имеют разнообразные приспособления. Психрофиты – это растения, произрастающие на холодных и влажных почвах (северной тайги и тундры). Криофиты – холодостойкие растения сухих местообитаний (растения высокогорных областей).

4.4. Гидрофиты

Гидрофиты – водные растения. К этой группе относят водоросли и высшие растения, жизнь которых проходит в водной среде. Водные растения по образу жизни и строению можно разделить на несколько групп [3; 23].

Погружённые растения называют **гидатофиты**. Среди них выделяют укореняющиеся в донном грунте (уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum*), телорез обыкновенный (*Stratiotes aloides*), элодея канадская (*Elodea canadensis*)). Взвешенные в толще воды гидатофиты – это роголистник подводный (*Ceratophyllum submersum*), пузырчатка Брема (*Utricularia bremii*). Тело их полностью погружено в воду и только цветение происходит над водой – соцветия и цветы выдвигаются из воды и распускаются в воздухе.

Аэрогидатофиты – это растения с плавающими листьями. Они используют частично водную, частично воздушную среду. К этой группе можно отнести как укореняющиеся, так и не укореняющиеся растения. К укореняющимся в грунте аэрогидатофитам относятся: кувшинка белая (*Nymphaea alba*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*), рогульник плавающий (*Trapa natans*), рдест плавающий (*Potamogeton natans*). Неукореняющиеся аэрогидатофиты – это ряска малая (*Lemna minor*), сальвиния плавающая (*Salvinia natans*).

Собственно гидрофиты – растут на берегах водоемов, их тело частично находится в воде, а листья, цветы, соцветия, как правило, поднимаются над водой. Это «земноводные растения», они растут в местах с избыточным и переменным увлажнением. К этой группе можно отнести стрелолист обыкновенный (*Sagittana sagittifolia*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*).

Водные растения без воды быстро теряют воду и увядают: потери 1–2% воды приводит их к гибели. Большинство погружённых и плавающих на поверхности воды растений обладают очень большой поверхностью тела по отношению к его общей массе, т.к. они поглощают воду, минеральные вещества и газы всей поверхностью. Эти растения обычно имеют много длинных и тонких стеблей. Листья их тонкие, удлинённые (подводные листья стрелолиста, листья рдеста, валлиснерии) или рассечённые на многие мелкие доли (уруть (*Myriophyllum*), роголистник (*Ceratophyllum*)).

Водные растения характеризуются упрощением или редукцией корневой системы. Имеющиеся корни служат для прикрепления к грунту, не образуют корневых волосков, рано теряют корневой чехлик. У многих водных растений корни вообще не доразвиваются. Они им просто не нужны.

Многим гидрофитам свойственна разнолистность (гетерофилия), связанная с изменением экологических условий в течение жизни растения (рис. 7.). Подводные, плавающие и воздушные листья у водных растений могут появляться по очереди или одновременно (стрелолист обыкновенный (*Sagittana sagittifolia*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), водный лютик (*Ranunculus diversifolius*) [3; 8; 35]. На всех этих растениях можно наглядно наблюдать превращение типично водного растения в сухопутное – наземное. По мере падения уровня воды в водоёме в течение вегетационного периода у них происходят эти превращения.

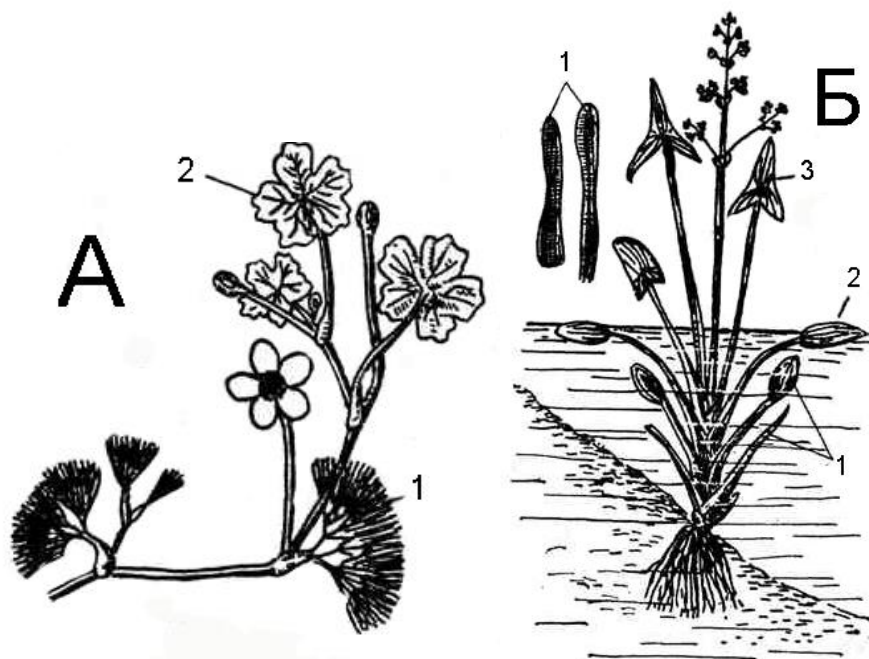


Рис. 7. Гетерофилия у гидрофитов [3].

А – водный лютик (*Ranunculus diversifolius*); Б – стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*); 1 – подводные, 2 – плавающие, 3 – воздушные листья.

Водные растения имеют высокую способность к вегетативному размножению, т.к. семенное размножение у них затруднено. Для этого они имеют корневища и специально устроенные почки – турiony, которые образуются из верхушечных или пазушных точек роста, осенью отделяются от материнского растения, а весной прорастают.

Плоды и семена водных растений распространяются ветром, водой, водяными птицами. Для распространения водой у них специальные приспособления (воздухоносные полости в околоплоднике у кувшинок (*Nymphaea*), кубышек (*Nuphar*)). Липкие семена ситников (*Juncus*), кувшинок (*Nymphaea*) распространяются водными животными.

У всех групп водных растений сильно развита система межклетников, заполненная обычно воздухом (редко водой). Они имеются в листьях, черешках, стеблях, цветоножках, корнях и даже корневищах. Это полости, ходы, камеры, окружённые клетками живой паренхимы. Они могут пронизывать всё тело растения – от корней до верхушки соцветия, образуя аэренхиму – воздухоносную ткань. В межклетниках скапливаются газы, образующиеся при фотосинтезе и дыхании, и в дальнейшем используются растениями. Обилие газов в теле растения способствует поднятию побегов в вертикальное положение. Они всплывают на поверхность, где лучше условия для фотосинтеза (рис. 8).

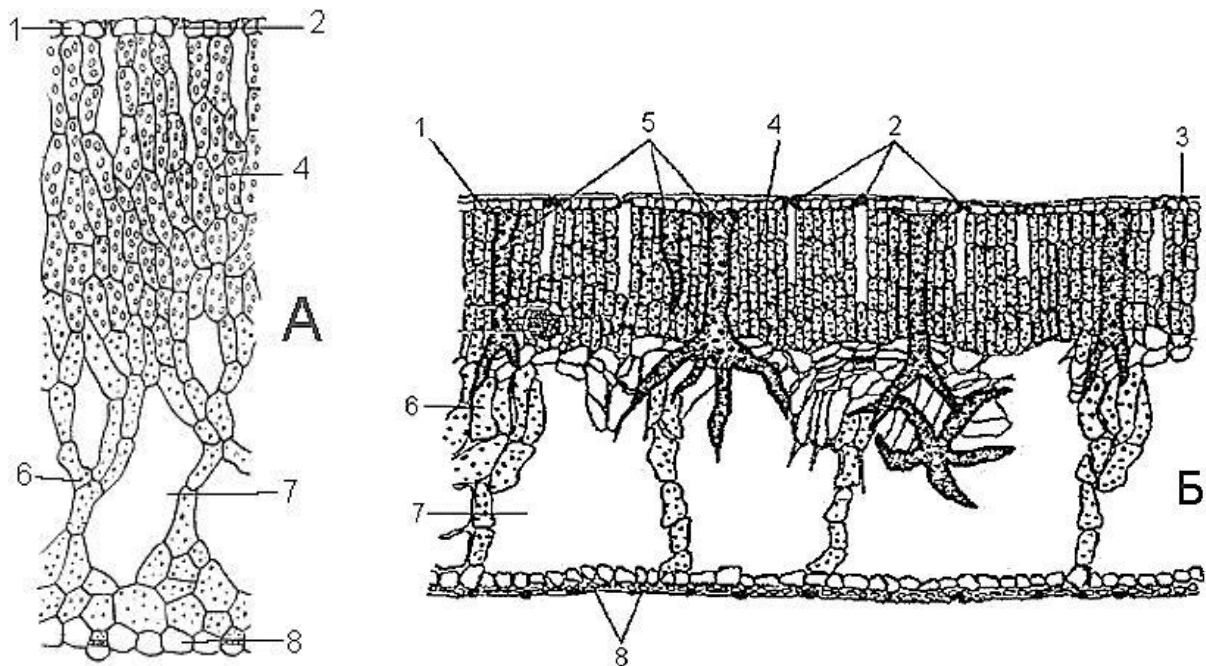


Рис. 8. Анатомическое строение листьев гидрофитов [1; 30].

А – поперечный срез листа кубышки (*Nuphar lutea*); Б – поперечный срез листа кувшинки (*Nymphaea candida*). 1 – верхний эпидермис, 2 – устьица, 3 – кутикула, 4 – столбчатый мезофилл, 5 – идиобласты, 6 – губчатый мезофилл, 7 – воздухоносная полость, 8 – нижний эпидермис.

На эпидерме погружённых органов никогда не образуется мощная по сравнению с наземными растениями кутикула, восковой слой, волоски, устьица. Эпидерма ослизняется для предохранения тканей от выщелачивания их содержимого в воду или имеет очень тонкую кутикулу.

У листьев, плавающих на поверхности воды, верхняя сторона покрыта хорошо выраженным слоем кутикулы и несет устьица. От этого она плохо смачивается, и вода не попадает в устьица, если заливают поверхность листа. Устьичные щели постоянно открыты, что свидетельствует об очень интенсивной транспирации. Как исключение устьица встречаются и на листьях подводных растений некоторых рдестов и урути. Они регулируют давление газов внутри растения.

Водопроводящие элементы – трахеиды и сосуды – в пучках центрального осевого цилиндра развиты слабо и в них формируется главным образом лубяная часть пучка. Имеющиеся сосуды из-за тонких оболочек разрушаются и на их месте образуются полости, ходы. Механические ткани развиты слабо. Они представлены немногочисленными толстостенными клетками с неодревесневающей оболочкой или единичными клетками – идиобластами (рис. 8).

Клетки эпидермы часто имеют буроватый или красноватый цвет (рдесты). Это связано с наличием в клетках антоциана, который накапливается при пониженной температуре воды. Корни лишены корневых волосков и впитывают воду всей поверхностью. Центральный цилиндр корня развит слабо,

зато сильно развита первичная кора. Водные растения имеют низкое осмотическое давление (не более 10 атм.).

4.5. Гигрофиты

Наземные растения, которые растут при повышенной влажности почвы и воздуха относят к экологической группе гигрофитов. Эти растения избыточно увлажнённых местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы (влажных лугов и лесов). Они отличаются крупным ростом, более или менее широкими листьями и неглубокой корневой системой. Они не имеют приспособлений, ограничивающих расход воды и неспособны выносить даже незначительную её потерю. Яркие выраженные гигрофиты – травянистые растения и эпифиты влажных тропических лесов. Они не выносят даже незначительных понижений влажности воздуха.

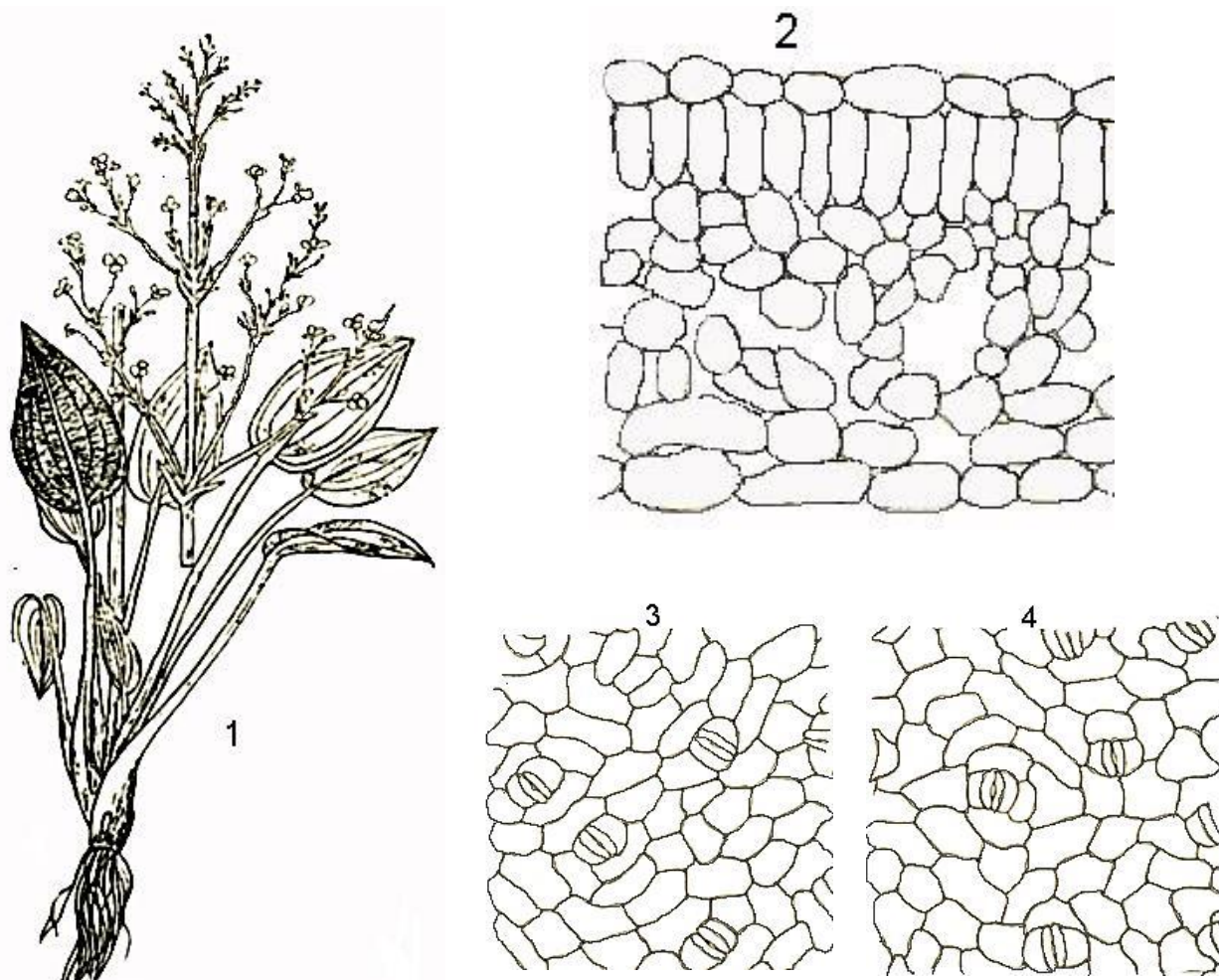


Рис. 9 Световой гигрофит частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*) [9].

1 – общий вид растения; 2 – поперечный срез листа; 3 – верхняя эпидерма листа; 4 – нижняя эпидерма листа.

Световые гигрофиты – растут на открытых местообитаниях, где воздух и почва постоянно влажные (подмаренник болотный (*Galium palustris*), калужница болотная (*Caltha palustris*), окопник лекарственный (*Symphytum officinale*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*)) (рис. 9). Теневые гигрофиты – растут под пологом сырых лесов в разных климатических зонах (адокса мускусная (*Adoxa moschatellina*), кислица (*Oxalis acetosella*)) (рис 10).

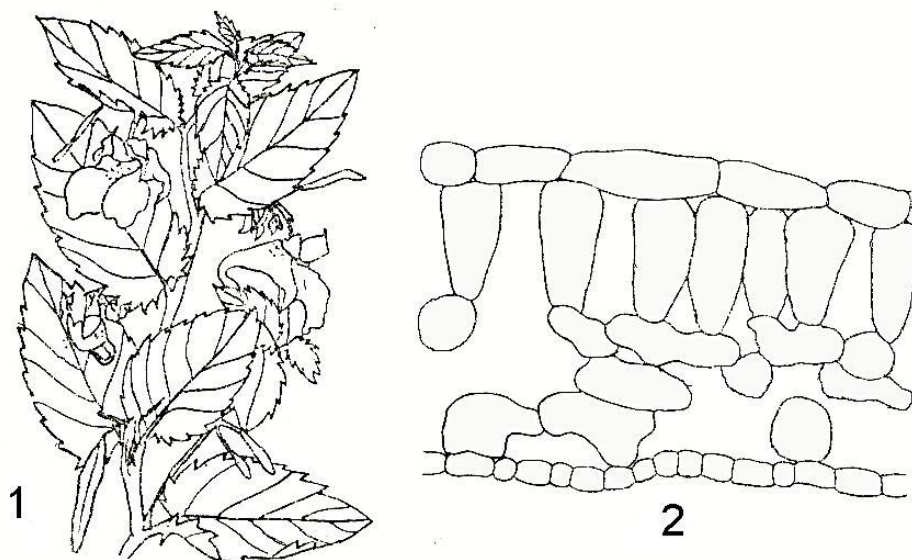


Рис. 10. Теневой гигрофит недотрога [9].

1 – общий вид растения; 2 – поперечный разрез листа.

Характерные структурные черты организации гигрофитов – это тонкие нежные листовые пластинки с небольшим числом устьиц, не имеющие толстой кутикулы, рыхлое сложение тканей листа с крупными межклетниками, слабое развитие водопроводящей системы, тонкие, слаборазветвлённые корни (рис. 9, 10). Устьица у гигрофитов большей частью широко открыты, поэтому их транспирация мало отличается от физического испарения. Её интенсивность очень велика. Они теряют воды за час в 4 – 5 раз больше, чем весит лист. Высокая оводнённость тканей гигрофитов поддерживается в основном за счёт постоянного притока влаги из окружающей среды. Гигрофиты очень похожи по этому признаку к пойкилогидридным организмам. Они имеют низкое осмотическое давление (9–10 атм.), незначительную водоудерживающую способность. Сублетальный дефицит воды очень низок (15–20% потерянной воды приводит эти растения к гибели) [3; 9].

Избыточная влага удаляется путём гуттации – выделения воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю листа.

4.6. Мезофиты

Мезофиты – растения среднего (умеренного) водоснабжения. К данной группе относят луговые и лесные травы, культурные и сорные растения. Они очень разнообразны по своей морфологической организации. Для них характерен интенсивный обмен веществ, быстрый рост, крупные размеры растения, высокая продуктивность.

По своим анатомо-морфологическим и физиологическим чертам организации мезофиты занимают промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. Они имеют умеренно развитые корневые системы как экстенсивного, так и интенсивного типа, со всеми переходами между ними. Лист имеет более или менее плотную палисадную паренхиму (за исключением теневых листьев) и рыхлую губчатую паренхиму с системой межклетников (рис. 11). Сеть жилок сравнительно негустая. Покровные ткани могут иметь отдельные ксероморфные черты (чаще всего, редкое опушение). Для мезофитов характерны умеренные величины осмотического давления, содержания воды в листьях, предельного водного дефицита. Величина транспирации зависит от условий освещённости (у луговых растений она больше, под пологом леса – меньше) и температуры [3; 8].

Один и тот же мезофильный вид имеет в сухих условиях более ксероморфные, а во влажных – более гигроморфные черты. У таких растений резко отличается и интенсивность физиологических процессов (снять в лесу и на поляне). У деревьев на опушке леса листья на стороне, обращённой в сторону леса, имеют мезофильный и теневой характер по сравнению с более ксероморфными листьями внешней стороны дерева. Верхние листья крупных растений имеют более ксероморфный характер, чем средние и нижние.

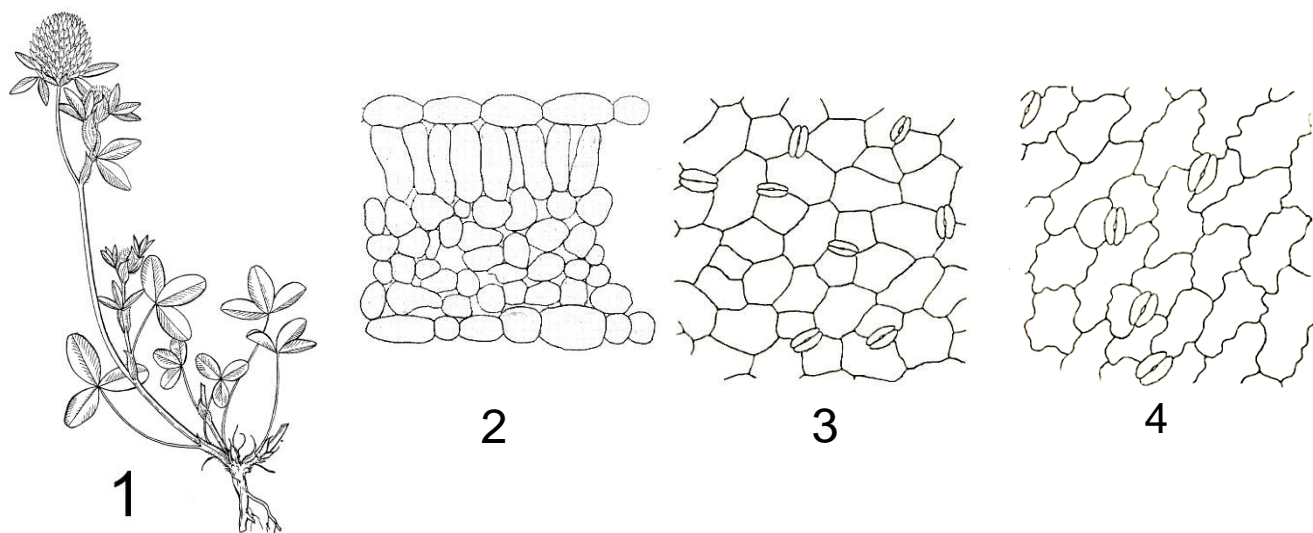


Рис. 11. Мезофит клевер луговой (*Trifolium pratense*) [9; 11].

1 - общий вид растения; 2 – поперечный разрез листа; 3 – верхняя эпидерма листа; 4 – нижняя эпидерма листа.

По классификации А.П. Шенникова выделяют ряд групп мезофитов [35]:

Вечнозелёные мезофиты влажных тропических лесов (имеют черты гигрофитов и ближе к ним). Это деревья и кустарники с крупными листьями, растущие без сезонных перерывов. Имеют многочисленные приспособления к гуттации (листья колоказии съедобной (*Colocasia esculenta*) выделяют до 160-190 капель воды в минуту, за ночь один лист выделяет до 100 грамм воды)

Зимнезелёные деревянистые мезофиты – растения континентальных частей тропической зоны с сухими периодами года. В сухой летний период деревья сбрасывают листья и впадают в состояние полного покоя (баобаб (*Adansonia digitata*)). Имеют хорошо выраженную перидерму и корку.

Летнезелёные деревянистые мезофиты – растения лесной зоны умеренного пояса (большинство наших лиственных деревьев, например, дуб черешчатый (*Quercus robur*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), береза повислая (*Betula pendula*)). Защитное приспособление от зимнего высыхания – опадение листвы, покровные ткани и защита почек от потерь воды.

Летнезелёные многолетние травянистые мезофиты. Это мезофитные растения лугов, степей, светолюбивых лесов. Зимуют у них только подземные органы, а надземные отмирают. Типичные представители: тимофеевка (*Phleum pratense*), клевер, овсяница (*Festuca altissima*), сныть (*Aegopodium podagraria*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*).

Эфемеры и эфемероиды – это травянистые растения с коротким однолетним (эфемеры) или многолетним (эфемероиды) циклом жизни. Период вегетации у этих растений очень короткий (4-6 недель). Засушливый период года эфемеры переживают в семенах (так как отмирают полностью после вегетации), а эфемероиды – кроме того еще и в подземных органах (луковицах, корневищах, клубнях, многолетних корнях). На территории России можно встретить следующие эфемеры - крупка дубравная (*Draba nemorosa*), проломник северный (*Androsace septentrionalis*). К эфемероидам относятся гусиный лук жёлтый (*Gagea lutea*), пролеска сибирская (*Scilla siberica*), хохлатка плотная (*Corydalis solida*), тюльпан Биберштейна (*Tulpa biebersteiniana*), тюльпан Шренка (*T. schrenkii*).

Выделяют несколько переходных форм между мезофитами, ксерофитами и гигрофитами – ксеромезофиты, гигромезофиты, психромезофиты [3].

Гигромезофиты - это некоторые луговые мезофиты, предпочитающие постоянно сырые или временно заливаемые участки (лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), бекмания обыкновенная (*Beckmannia eruciformis*)).

Ксеромезофиты – растения местообитаний с периодическим или постоянным (но небольшим) недостатком влаги. К этой группе относят представителей луговых степей, сухих сосновых боров, песчаных местообитаний: клевер горный (*Trifolium montanum*), подмаренник жёлтый (*Galium verum*), раakitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*), люцерна серповидная (*Medicago falcata*).

4.7. Ксерофиты

Ксерофиты – растения, приспособленные к жизни в условиях низкого водоснабжения. Это растения сухих степей, пустынь. Они способны переносить почвенную и атмосферную засуху, для этого имеют разнообразные приспособления. Ксерофиты для адаптации к сухости используют увеличение поглощения и сокращение расхода воды. Они способны переносить большие потери влаги.

Анатомо-морфологические приспособления ксерофитов к недостатку влаги

Ксерофиты, как правило, имеют сильно развитые корневые системы. Они могут быть экстенсивного (мало разветвлённые и глубоко проникающие в почву) или интенсивного типа (охватывают относительно небольшой объём почвы и благодаря очень густому ветвлению максимально используют почвенную влагу (степные злаки)). На корнях ксерофильных видов имеются специальные приспособления для запасаания влаги (корневые шишки у таволги обыкновенной (*Filipendula vulgaris*)).

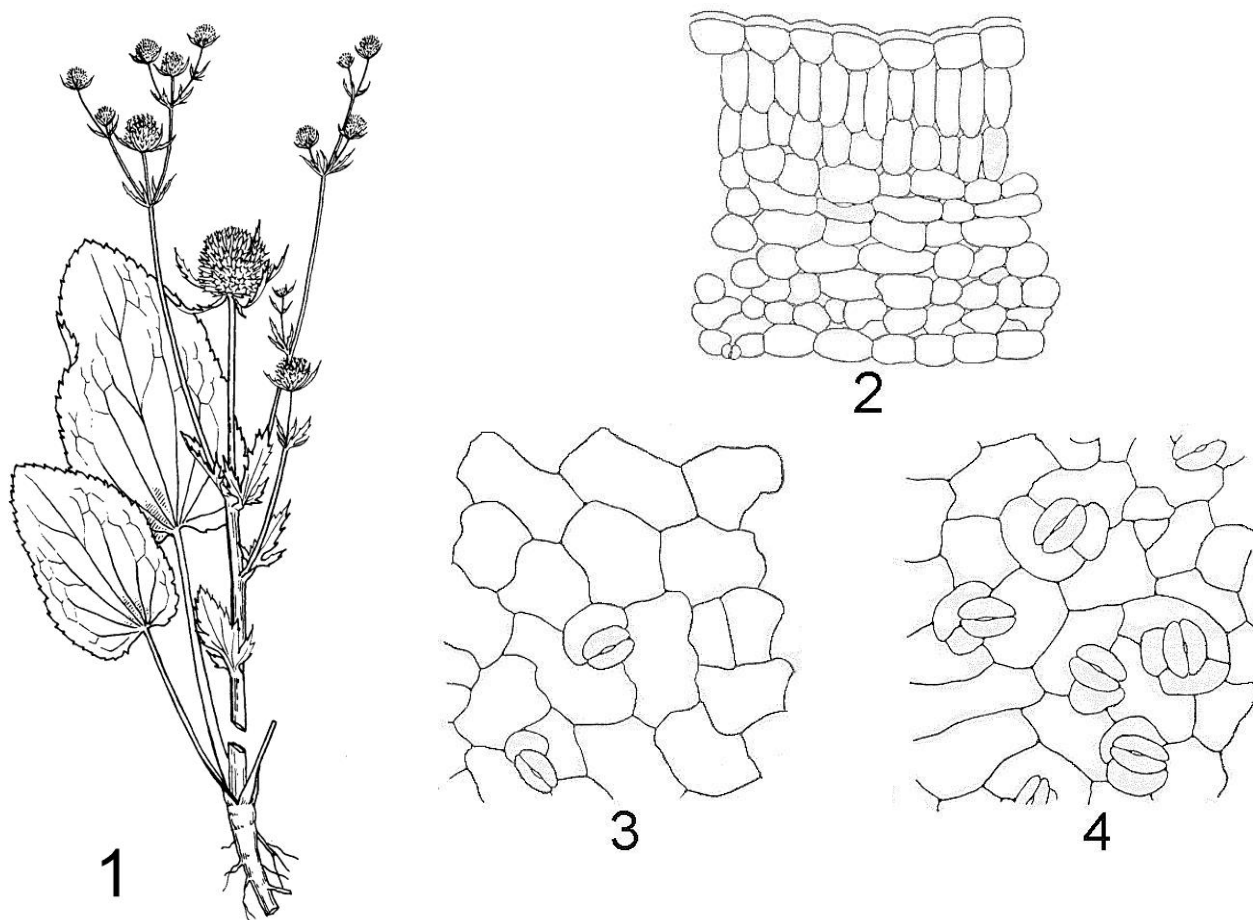


Рис. 12. Ксерофит синеголовник плосколистный (*Eryngium planum*) [9; 11].

1 – общий вид растения; 2 – поперечный срез листа; 3 – верхняя эпидерма; 4 – нижняя эпидерма.

У ксерофитных растений сильно развита водопроводящая система, что хорошо заметно по густоте жилок в листьях, подводящих воду к тканям. Это облегчает ксерофитам пополнение запасов влаги, расходуемой на транспирацию [8].

Ксерофиты имеют структурные приспособления, направленные на уменьшение расхода воды. У них наблюдается сокращение транспирирующей поверхности за счёт мелких, узких, сильно редуцированных листовых пластинок (таволга обыкновенная (*Filipendula vulgaris*), типчак (*Festuca valesiaca*)). У ксерофитов часто встречается сезонный диморфизм листьев - листовая поверхность уменьшается в наиболее жаркие и сухие периоды вегетационного сезона (пустынные кустарники, растения сухих субтропиков Средиземноморья). В тропических областях с ярко выраженным сухим периодом распространён летний листопад. Защита листьев от больших потерь влаги на транспирацию осуществляется с помощью покровных тканей - толстостенной эпидермы, густого опушения (коровяк (*Verbascum thapsus*), вероника седая (*Veronica incana*)). У других растений листья покрыты толстым слоем кутикулы или воскового налёта. Устьица расположены в специальных углублениях ткани листа, иногда снабжены волосками. У ковылей и других степных злаков в жару из-за потерь воды водоносных клеток эпидермы и снижения тургора лист сворачивается в трубку. Так устьица оказываются изолированными от окружающего воздуха внутри замкнутой полости. Во влажную погоду тургор восстанавливается, а листовая пластинка вновь развёртывается (рис. 13). Для ксерофитов также характерно усиленное развитие механической ткани, предупреждающее повисание листовых пластинок при больших потерях воды. Клетки тканей листьев у ксерофитов имеют мелкие размеры и плотную упаковку и мало межклетников (рис. 12). Формирование некоторых черт ксероморфной структуры – прямое следствие недостатка воды, тормозящего растяжение клеток в растущем листе [3; 8; 9].

Физиологические адаптации ксерофитов

Растения засушливых местообитаний имеют высокое осмотическое давление клеточного сока. У ксерофитов высокая водоудерживающая способность тканей и клеток (содержание «защитных» веществ, высокая вязкость и эластичность цитоплазмы). Для них характерна высокая интенсивность транспирации (при благоприятном водоснабжении ксерофиты теряют воды больше, чем мезофиты). У ксерофитов на единицу площади приходится гораздо больше устьиц, чем у гигрофитов. Усиленной транспирации соответствует и лучшее развитие проводящей системы. При наступлении засушливых условий транспирация ксерофитов сильно сокращается за счёт закрывания устьиц и сильного обезвоживания листа. Они способны переносить глубокое обезвоживание (водный дефицит от 35 до 75%). При таком глубоком обезвоживании эти растения сохраняют активность ферментов. Некоторые растения вырабатывают сезонные ритмы в соответствии с влагообеспеченностью местообитания (в областях средиземноморского

климата растения вегетируют весной и осенью, а летом и зимой находятся в покое). Подобное явление бывает у растений сухих степей - состояние полупокоя в середине лета.

Классификация ксерофитов

В зависимости от структурных черт и способов регулирования водного режима различают несколько разновидностей ксерофитов [8].

Эуксерофиты опушены, имеют сравнительно неглубокую интенсивную корневую систему и другие ксероморфные черты. В засуху сильно сокращают транспирацию, хорошо выносят глубокое обезвоживание и перегрев (полынь австрийская (*Artemisia austriaca*)).

Гемиксерофиты имеют глубокие корни, достигающие грунтовых вод, транспирация интенсивная. Длительного обезвоживания не выносят, жаростойки (верблюжья колючка (*Alhagi*), шалфей степной (*Salvia dumetorum*)).

Пойкилоксерофиты – засухоустойчивые растения, по типу регуляции водного режима пойкилогидридные. Они переносят засуху и очень глубокое обезвоживание, впадая в анабиоз. Некоторые грибы, лишайники, мхи, водоросли, отдельные виды высших цветковых растений.

По характеру приспособлений к засушливому режиму ксерофиты делят на суккуленты и склерофиты. Представители этих групп встречаются в условиях жаркого и сухого климата.

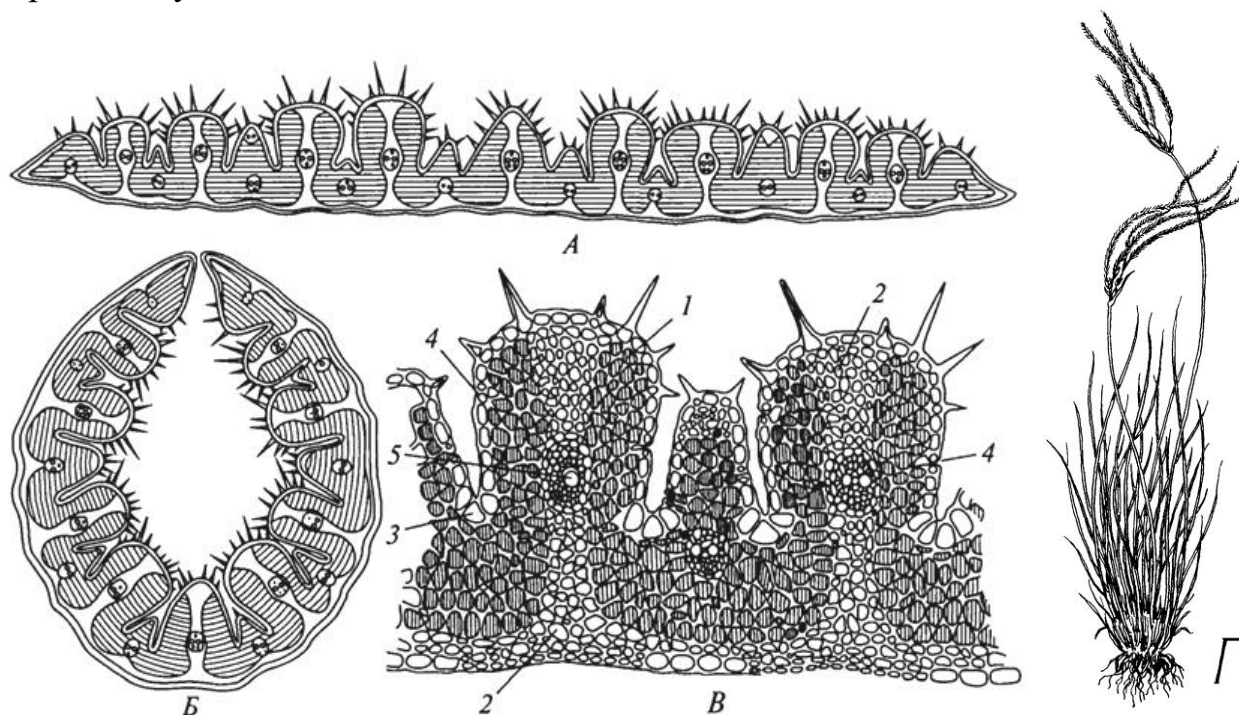


Рис. 13. Поперечный срез листа ковыля (*Stipa*) [1; 13].

А - развернутый лист; Б - скрученный лист; В - часть листа при большом увеличении; Г – общий вид растения. 1- мезофилл, 2 - механическая ткань, 3 - моторные клетки, 4 – устьица, 5 - проводящий пучок.

Склерофиты. Ксерофиты с наиболее ярко выраженными ксероморфными чертами строения листьев называются склерофитами. Склерофиты имеют сухие

и жесткие листья с толстой кутикулой и хорошо развитыми механическими тканями (мордовник русский (*Echinops ruthenicus*), степные и пустынные полыни (*Artemisia campestris*, *A. austriaca*), ковыли (*Stipa*)). Они имеют низкую обводненность тканей. Могут терять до 25% воды. Для их клеточного сока характерно высокое осмотическое давление, поэтому корни способны добывать влагу даже из сухих почв. Их подземные органы по массе обычно превышают надземные. Склерофиты активно испаряют влагу при ее достаточном количестве [3; 8].

Склерофиты имеют приспособления к снижению транспирации и очень экономному расходованию воды, в то же время, они способны добывать и расходовать огромные её количества. За счёт этого усиливается поступление минеральных веществ, и тело растений предохраняется от опасного для жизни перегрева.

Ксероморфные листья степных злаков в жаркие периоды сворачивают свои листовые пластинки в трубочку. В результате нижняя эпидерма оказывается в центре этой трубочки, а верхняя – снаружи. Это позволяет изолировать устьица, находящиеся на нижней эпидерме, от сухого и теплого воздуха. Такие движения листа обеспечиваются специальными моторными клетками за счет изменения тургорного давления в них (рис. 13).

Суккуленты. Это растения с сочными, мясистыми листьями или стеблями, содержащими сильно развитую водоносную ткань (рис. 14). Они имеют сильно развитую водоносную паренхиму, медленно растут и экономично расходуют влагу. Корневые системы слабые, поверхностные, отмирают в засуху, а после дождей за 2–4 дня отрастают. Основной способ преодоления засух – накопление больших запасов воды в тканях [8].

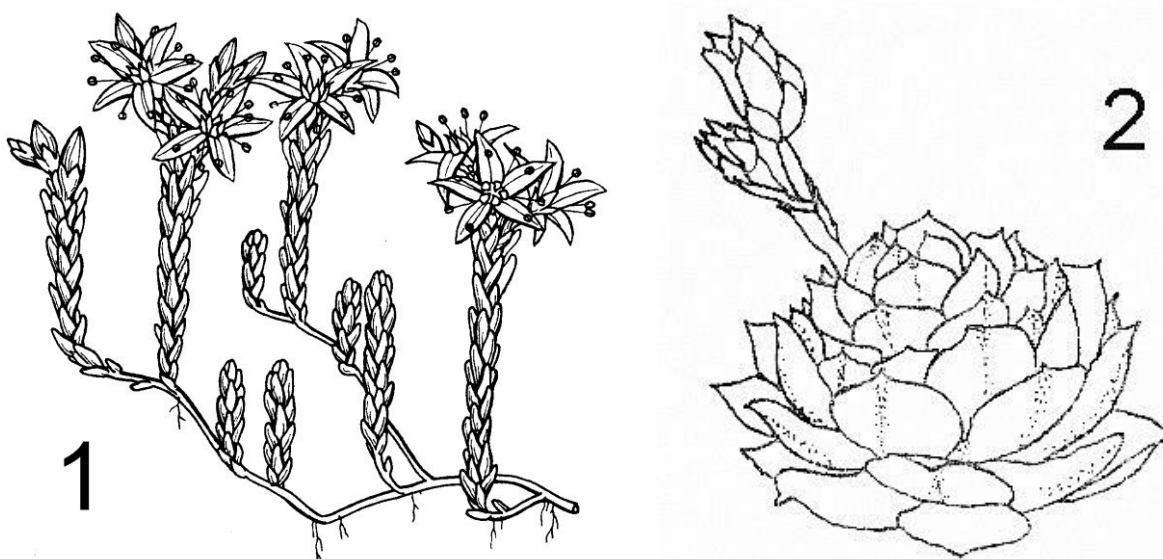


Рис. 14. Суккуленты [8; 11].

1 – очиток едкий (*Sedum acre*); 2 – молодило русское (*Sempervivum ruthenicum*).

Суккуленты обитают в засушливых областях. Их листья и стебли покрыты кутикулой. Устьиц у них немного. Выделяют стеблевые суккуленты с

редуцированными листьями (семейство Кактусовые (*Cactaceae*), листовые суккуленты – молодило русское (*Sempervivum ruthenicum*), очиток едкий (*Sedum acre*). Суккуленты распространены в пустынях Центральной Америки, Южной Африки, по берегам Средиземного моря. В степной зоне представлены родами очиток и молодило.

Эти растения имеют защитные приспособления к сокращению транспирации. Шарообразная или цилиндрическая форма листьев или стеблей – это способ сокращения транспирирующей поверхности. Покровы этих растений защищены восковым налётом, опушением, устьица очень немногочисленны, часто погружены в ткань листа или стебля. Днём устьица обычно закрыты, а потери воды идут в основном через покровные ткани. Водоудерживающая способность тканей у суккулентов значительно выше, чем у растений других экологических групп, благодаря содержанию в клетках гидрофильных веществ (в том числе слизистых). Транспирация у суккулентов очень мала (3-5 мг/г в сутки). Возможно, они используют метаболическую воду, как пустынные животные. При фотосинтезе суккулентами используются продукты дыхания (CO_2). То есть эти растения, частично используют принцип замкнутой системы с реутилизацией отходов метаболизма [8]. Рост и накопление массы идут очень медленно, поэтому данные растения не имеют высокой продуктивности и не образуют сомкнутых растительных сообществ.

4.8. Психрофиты

Растения влажных и холодных почв в холодных местообитаниях высокогорий и северных широт относятся к группе психрофитов. Наибольшее разнообразие психрофитов отмечается в тундрах и во влажно-холодных альпийских поясах гор. В этих условиях преобладают низкие температуры воздуха и почвы, что делает влагу в почве малодоступной для растений. По многим особенностям структуры и физиологии психрофиты близки к ксерофитам [8].

К группе психрофитов относятся вечнозелёные хвойные деревья и кустарники северных лесов – ель (*Picea abies*), сосна кедровая (*Pinus sibirica*), пихта сибирская (*Abies sibirica*). Листья их имеют игловидную форму – хвоя. Структура их типично ксероморфная, что связано с зимним испарением и затруднённым прохождением воды по трахеидам. На поперечном срезе хвоинки сосны или ели на поверхности листа видна эпидерма с толстой кутикулой и восковым налётом. Устьица углублённые, лежат в продольных бороздках листа. Зимой устьица закрываются смоляными «пробочками», что ещё более снижает транспирацию. Под эпидермой находится гиподерма с одревесневшими толстыми оболочками клеток и смоляные ходы, окружённые толстостенными склеренхимными волокнами. Всё это придаёт прочность хвое и защищает её от потери воды.

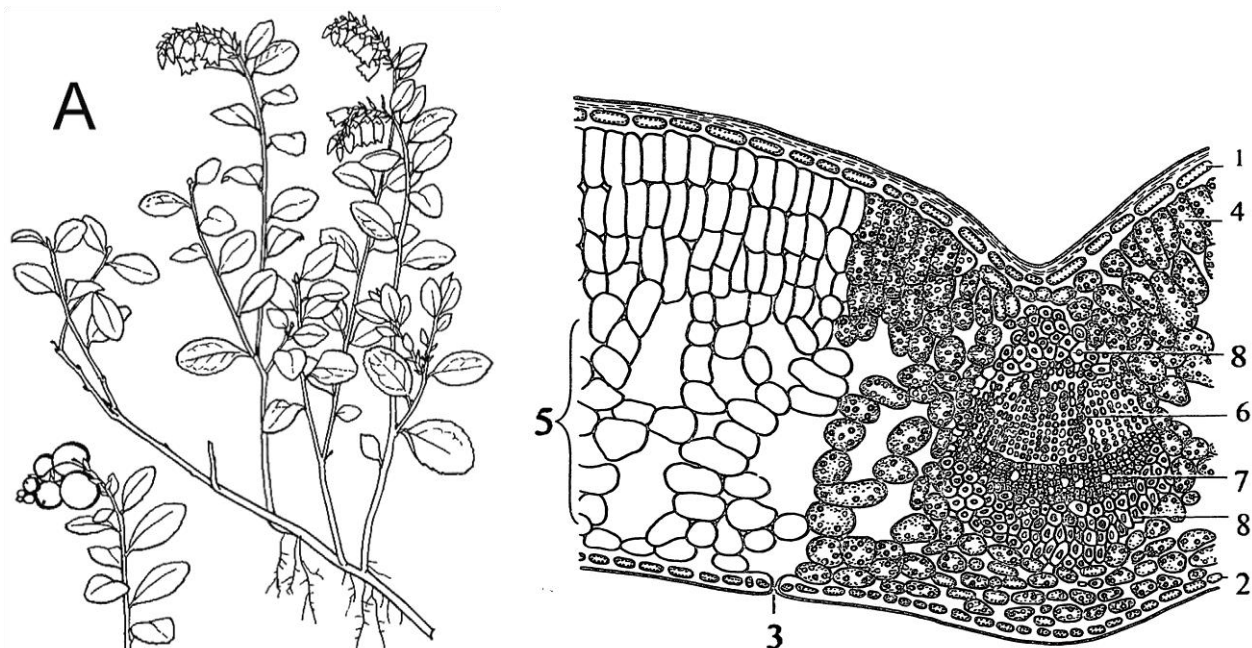


Рис. 15. Психрофит брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) [1; 12].

А – общий вид растения; Б – поперечный срез листа. 1- верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – устьица, 4 – столбчатый мезофилл, 5 – губчатый мезофилл, 6 – ксилема, 7 – флоэма, 8 – склеренхима.

К психрофитам относят вечнозелёные кустарнички тундр и болот - багульник болотный (*Ledum palustre*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), клюква обыкновенная (*V. oxycoccos*). Они живут в условиях вечной «мерзлоты», иссушающих ветров, короткого вегетационного периода. В основном это низкорослые или стелющиеся кустарнички, которые имеют очень слабый годичный прирост побегов, сильную разветвлённость, часто подушковидную форму, с мелкими часто вечнозелёными листьями. Вечнозелёные листья при первых благоприятных условиях весной способны к фотосинтезу и это очень важно при коротком лете.

У этих растений наряду с признаками ксероморфности имеются и гигроморфные черты: крупные размеры клеток, наличие межклетников и губчатой ткани, негустая сеть жилок (рис. 15). Поэтому ксероморфность не объяснить только недостатком воды. Достаточное водоснабжение, но слабое минеральное питание и холодная почва вызывают общую задержку их роста, а произрастание на открытых местах, не защищённых от ветра зимой и хорошо освещённых летом, привело к образованию мощной кутикулы. Она играет роль экрана, отражающего солнечные лучи и уменьшающего испарение.

Психрофитами являются и листопадные кустарнички – карликовая берёза (*Betula nana*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), черника (*V. myrtillus*). Это типичные мезофиты, а небольшие размеры их связаны с низкой температурой и короткой вегетацией. Строение листа этой группы довольно разнообразно, но степень развития жилок и число устьиц сходны с показателями, характерными для мезофитов. Осмотическое давление у них невысоко – 8–17 атм.

Вопросы

1. Какую роль играет вода в жизни растений?
2. Как определяется коэффициент увлажнения территории? Какие территории называются гумидными, а какие аридными?
3. От каких показателей зависит водный режим растений?
4. Что такое транспирация?
5. Какие особенности имеет водная среда обитания?
6. Какие экологические группы растений выделяют по отношению к водному режиму?
7. На какие группы делятся гидрофиты? Приведите примеры растений.
8. По каким морфологическим и анатомическим особенностям строения растений можно определить приспособленность к водной среде?
9. Что такое гетерофилия? Почему она характерна для водных растений?
10. В каких сообществах встречаются гигрофиты?
11. Какие анатомо-морфологические особенности характерны для мезофитов?
12. На какие группы поделит мезофиты А. П. Шенников?
13. Какие особенности строения характерны для растений засушливых мест обитания?
14. На какие группы делятся ксерофиты?
15. Чем склерофиты отличаются от суккулентов?
16. Какое значение для растений имеет положение устьиц на листе?
17. Как можно объяснить различия в строении листьев очитка едкого и ковыля перистого?
18. Каким образом недостаток влаги сказывается на внешнем облике ксерофитов?
19. Какие анатомо-морфологические особенности характерны для психрофитов?

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ПОЧВЫ НА РАСТЕНИЯ

5.1. Характеристика почвы как природного тела. Общие сведения об эдафических факторах

Почва – это природное образование, которое возникло в результате преобразования поверхностных слоев литосферы под совместным действием воды, воздуха, климата и живых организмов [27]. Важная характеристика почвы – ее плодородие.

Почва состоит из минеральных и органических веществ. Минеральный состав почвы определяется составом почвообразующих пород, возрастом почвы, особенностями рельефа, климата. В состав почвы входят такие химические элементы как кремний, алюминий, железо, калий, азот, кальций, фосфор, сера, магний и другие. Большинство из них в почве находятся в виде оксидов. Встречаются также и соли угольной, серной, фосфорной и других кислот. На основных породах почва содержит больше алюминия, железа. Почвенные породы кислого состава богаты кремнием. В засоленных почвах преобладают хлориды и сульфаты кальция, магния и натрия.

Органический состав почвы формируется из соединений, которые содержатся в растительных и животных остатках (белки, углеводы, органические кислоты, лигнин, дубильные вещества). При разложении органических веществ, азот переходит в доступные для растений формы. Не полностью разложившиеся остатки органических веществ называют подстилкой, а конечный продукт разложения, потерявший тканевую структуру, называется гумус. Почвы с высоким содержанием гумуса обладают высоким плодородием. Плодородие – это способность обеспечивать рост и развитие растений.

В.В. Докучаев выделил главные почвообразующие факторы: климат, геологические условия (материнская порода), рельеф, живые организмы и время. Почва постоянно развивается и изменяется, поэтому существует большое разнообразие ее типов. Почвы располагаются по земной поверхности зонально. Главнейшими типами почв в России являются тундровые, подзолистые почвы таежно-лесной зоны, черноземы, серые лесные почвы, каштановые почвы, бурые, солончаки [21].

Почва – опорный субстрат для растений и источник питательных веществ, воды и воздуха. От свойств почвы зависит видовой состав, характер развития и распределение растений. Эдафические факторы можно разделить на три группы: химические, физические и биоэдафические. К химическим факторам относят реакцию почвы (кислотную, щелочную, нейтральную), солевой режим, элементарный валовый состав почвы, гумус. Физические факторы включают в себя водный, воздушный и тепловой режимы, механический состав (песчаные,

суглинистые и глинистые почвы), структуру, окраску почвы, мощность почвы, уровень грунтовых вод, характер материнской породы. К биоэдафическим факторам относятся растительный и животный мир почвы, микроорганизмы [3; 23]. Все перечисленные почвенные факторы тесно взаимосвязаны в их влиянии на жизнь растения.

Корневая система растений способна добывать из почвы минеральные вещества, необходимые для роста – биогенные вещества. Корни растений постоянно растут, а корневые волоски осваивают новые объемы почвы. Из почвы растения получают азот, фосфор, калий, кальций, магний, железо, серу, натрий, хлор, алюминий – это макроэлементы. К микроэлементам, получаемым из почвы, относятся литий, марганец, медь, бор, бром, фтор, рубидий, олово, молибден, кобальт и другие. Ультрамикроэлементы растения используют в ничтожно малых количествах – золото, свинец, серебро, радий и другие. При недостатке или избытке незаменимых микроэлементов могут быть нарушены рост и развитие растений [3].

Роль почвенных факторов в жизни растений выявляется довольно чётко, и по отношению к ней выделяют ряд почвенно-экологических групп растений.

5.2. Экологические группы растений по отношению к плодородию почвы

К числу необходимых химических элементов, поглощаемых из почвы растениями относятся азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера, железо, а также ряд микроэлементов (медь, бор, цинк, молибден и др.). Каждый из них имеет своё значение в обмене веществ растения и не может быть полностью заменён другими. Для нормального питания растений в наибольшем количестве нужны азот, фосфор и калий.

По требовательности к суммарному содержанию в почве минеральных питательных веществ выделяют три группы растений [2; 20]:

Олиготрофы – растения, малотребовательные к питательным веществам, могут расти на очень бедных почвах (полынь равнинная (*Artemisia campestris*), береза повислая (*Betula pendula*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*)) (рис. 16).

Мезотрофы – растения среднетребовательные к питательным веществам (полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*), пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris*), ландыш майский (*Convallaria majalis*), хохлатка плотная (*Corydalis solida*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*)) (рис. 17).

Мегатрофы – растения, очень требовательные к питательным веществам (сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), миндаль низкий (*Prunus nana*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), полынь австрийская (*Artemisia austriaca*), калужница болотная (*Caltha palustris*), осока черноколосая (*Carex melanostachya*), чистотел большой (*Chelidonium majus*), многие растения низинных болот и пойменных лугов) (рис. 18).

Разделение растений на эти три группы довольно условно, так как границы между ними нерезкие. Потребность растений в зольных элементах с возрастом изменяется. Деревья наиболее требовательны к питанию в возрасте 40–50 лет (когда наиболее энергично растут); хлебные злаки – в период кущения, выхода в трубку и налива зерна; кормовые травы – перед цветением и в период цветения.

Суммарное количество питательных веществ в почве влияет на рост растений (накопление биомассы). При малом их содержании наблюдается плохой рост, при оптимальном содержании рост достигает максимума. Дальнейшее возрастание количества питательных веществ уже не приводит к улучшению роста. Избыток же их оказывает даже отрицательное воздействие, подавляет рост.



Рис. 16. Вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*) [10].



Рис. 17. Ландыш майский (*Convallaria majalis*) [10].

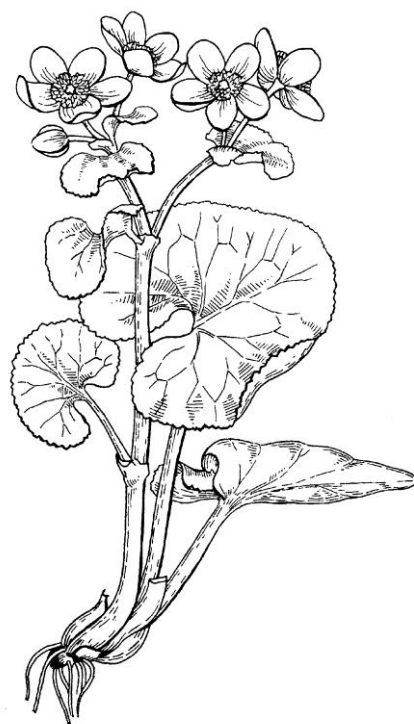


Рис. 18. Калужница болотная (*Caltha palustris*) [11].

Содержание питательных веществ в почве оказывает существенное влияние на распространение растений. Например, виды – мегатрофы никогда не встречаются на очень бедных почвах.

5.3. Влияние азота на растения

Азот входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Зелёные растения не могут усваивать газообразный азот из воздуха и азот, который входит в состав органических веществ (остатков растений). Для питания растений необходимы только минеральные соединения азота: соли аммония, нитраты, нитриты.

Азота в минеральной форме очень мало. Азот в виде минеральных соединений может поступить в почву одним из следующих путей: с осадками в почву поступают газообразные соединения азота в незначительном количестве; в результате деятельности почвенных микроорганизмов, которые связывают свободный азот воздуха; вследствие минерализации органических веществ почвы микроорганизмами. Большое значение для растений имеют два последних способа поступления азота в почву [35]. Участвуют в этом специальные бактерии, сине-зеленые водоросли, актиномицеты. Некоторые из них свободно живут в почве или находятся в симбиозе с высшими растениями [3].

При дефиците азота у растений снижается интенсивность фотосинтеза. Следствием этого является уменьшение размеров растений. У растений появляются черты внешнего облика и анатомического строения, которые получили название «голодного склероза» или пейноморфоза. Они напоминают ксероморфоз: мелкие листья, мелкоклеточные ткани, утолщение клеточных стенок. Наблюдается снижение содержания хлорофилла в листьях, недоразвитие побегов, карликовый рост. При обилии азота в почве увеличивается количество хлорофилла в тканях растений, и как следствие этого - размеры растений и их органов увеличиваются, надземная фитомасса доминирует над подземной, повышается теневыносливость растений [3].

Растения особенно требовательные к повышенному содержанию азота в почве, называют **нитрофилами**. Они поселяются там, где имеются источники дополнительных органических отходов: на вырубках (малина (*Rubus idaeus*), хмель (*Humulus lupulus*)). Многие рудеральные виды – спутники жилья человека (чистотел (*Chelidonium majus*), бузина (*Sambucus racemosa*), амарант (*Amaranthus retroflexus*)). В массе нитрофилы поселяются там, почва постоянно обогащается экскрементами животных (под деревьями, где живут колонии птиц, на пастбищах в местах скопления навоза и т.д.).

5.4. Экологические группы растений по отношению к кислотности почвы

Кислотная реакция почвенного раствора (степень кислотности) зависит от находящихся там ионов водорода. Она выражается отрицательным десятичным логарифмом концентрации водородных ионов в растворе (рН). В разных почвах рН варьирует от 3 до 11. Режим кислотности складывается под влиянием: свойств материнской породы, грунтовых вод, климатических условий, минерального и органического состава почвы, рельефа местности, грунтовых вод и растительного покрова [3; 33].

По фактору кислотности почвы разделяют на сильнокислые (рН 3–4), кислые (рН 4–5), слабокислые (рН 5–6), нейтральные (рН 6,5–7), слабощелочные (рН 7–7,5), щелочные (рН 7,5–8,5), сильнощелочные (рН более 8,5) [3].

В сухих и жарких климатических условиях (степи и пустыни) – преобладают нейтральные и щелочные почвы. Например, нейтральную реакцию имеют черноземные почвы, каштановые почвы - щелочную, а солонцы – сильнощелочную. Во влажных и холодных районах чаще встречаются кислые почвы. Кислая реакция, например, у подзолистых, серых лесных, болотных почв. [3; 35].

По отношению к кислотности почвы выделяют следующие экологические группы растений [3; 8].

1. **Ацидофилы** – растения, предпочитающие кислые почвы. К этой группе относятся: сфагнум (*Sphagnum palustre*), багульник болотный (*Ledum palustre*), клюква (*Vaccinium oxycoccos*), голубика (*V. uliginosum*), брусника (*V. vitis-idaea*), черника (*V. myrtillus*), белоус торчащий (*Nardus stricta*) (рис. 23), щавелёк (*Rumex acetosella*) (рис. 19). Эти растения индикаторы кислых почв.

2. **Нейтрофилы** – растения почв с нейтральной реакцией. К этой группе можно отнести многие луговые и лесные растения: овсяница луговая (*Festuca pratensis*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), клевер горный (*T. montanum*), люцерна (*Medicago falcata*); мятлик дубравный (*Poa nemoralis*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*) (рис. 20).

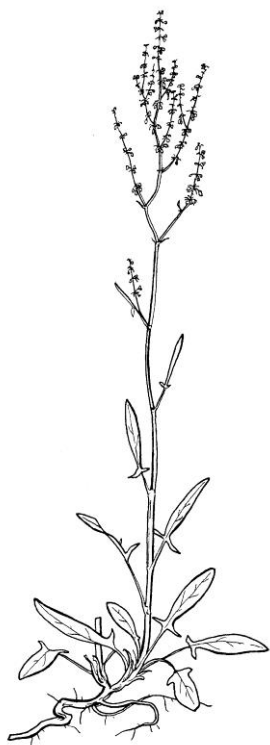


Рис. 19. Щавелёк (*Rumex acetosella*) [11].



Рис. 20. Чина луговая (*Lathyrus pratensis*) [11].

3. **Базифильные растения** – индикаторы щелочных почв. Это растения известняков и меловых отложений, большинство растений сухих степей и пустынь – мордовник обыкновенный (*Echinops ritro*), мать- и- мачеха

(*Tussilago farfara*), очиток едкий (*Sedum acre*), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*) (рис. 21).

4. **Индифферентные растения:** типичный пример – ландыш майский (*Convallaria majalis*) (рис. 17).



Рис. 21. Прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*) [11].

Кислотность почвы может быть неодинакова даже в пределах одного фитоценоза. Верхние почвенные горизонты, как правило, имеют более кислую реакцию, а нижние – более щелочную. Для ацидофилов чаще характерны поверхностные корневые системы, а для базифилов – заглубленные. Поэтому в пределах одного растительного сообщества можно встретить и ацидофильные и базифильные растения.

5.5. Экологические группы растений по отношению к содержанию кальция в почве.

Минеральные вещества почвы находятся в виде различных солей. Часть этих солей находится в растворенном виде в «почвенном растворе» и могут непосредственно всасываться растениями. Другая часть солей находится в почве в виде твердых нерастворимых соединений или в составе органических веществ. Подробно изучено влияние содержания кальция (а именно карбоната кальция - CaCO_3) на растения. Он необходим растениям для нормального обмена веществ, развития меристем. Кальций входит в состав клеточных оболочек. Он благоприятно влияет на почву (если содержится не в избытке),

улучшает структуру почвы, снижает кислотность, способствует накоплению гумуса и питательных веществ. В районах с влажным климатом преобладают почвы бедные кальцием (т.к. он вымывается). В засушливых районах широко распространены почвы, богатые кальцием (в степной зоне).

По отношению к содержанию кальция в почве растения подразделяются на три группы [23]:

1. Кальциефилы (известколюбые) – предпочитают почвы, богатые известью (ясень (*Fraxinus pennsylvanica*), мордовник обыкновенный (*Echinops ritro*), лиственница европейская (*Larix decidua*), венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus*) (рис. 22).

2. Кальциефобы – растения, избегающие почвы, богатые известью (сфагнум (*Sphagnum palustre*), белоус (*Nardus stricta*)) (рис. 23)

3. Безразличные к содержанию кальция растения - пупавка красильная (*Anthemis tinctoria*) (рис. 24).



Рис. 22. Венерин башмачок (*Cypripedium calceolus*) [10].

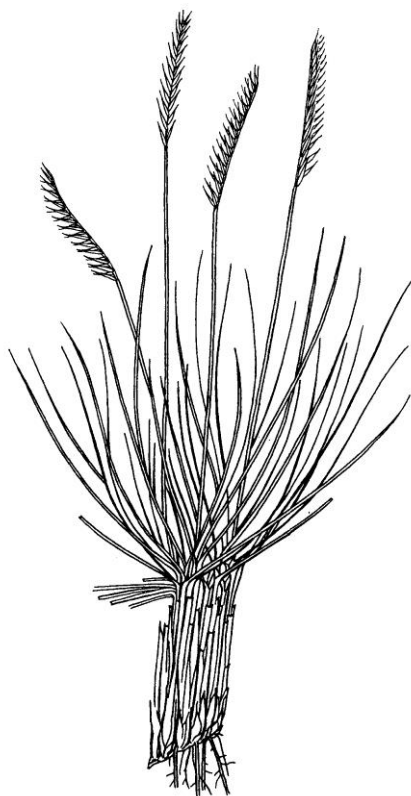


Рис. 23. Белоус торчащий (*Nardus stricta*) [10].

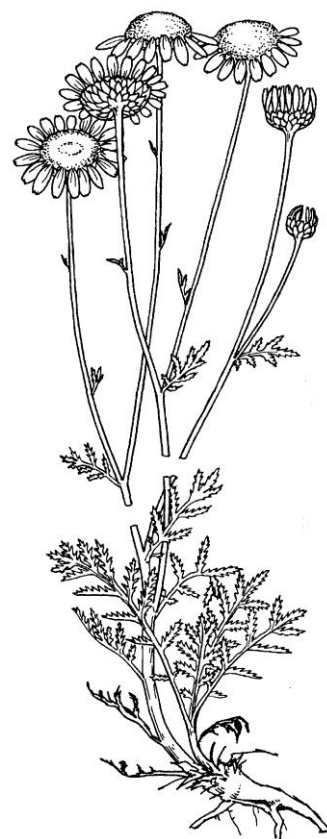


Рис. 24. Пупавка красильная (*Anthemis tinctoria*) [12].

Растительность меловых и известковых обнажений, как правило, редкая. Мел почти не затронут почвообразованием. Твёрдость и каменистость мела затрудняет его заселение. Укореняются растения по трещинам. В таких условиях часто встречаются реликтовые растения. Здесь жёсткий световой режим. У растений в тканях экранирующие вещества в виде непрозрачных кристаллов, сильно развито опушение. Сухость местообитаний вызывает

обилие ксероморфных адаптивных черт. Большинство меловых растений многолетники. Подземные части их деревянистые, суховатые (у иссопа) или мясистые сочные (льнянка), обычно длинные, ветвистые. Надземные части деревянистые, междоузлия короткие, листья небольшие, часто свёрнутые и опушённые. Устьиц на листьях много, они расположены с двух сторон. Примерами меловых растений - сосна меловая (*Pinus sylvestris* var. *Cretacea*), льнянка меловая (*Linaria cretacea*), норичник меловой (*Scrophularia cretacea*). В культуре эти растения теряют свои «меловые» черты и приобретают более мезофильный облик.

5.6. Влияние засоления на растения.

Около 25% всех почв планеты засолены. Избыток солей токсичен для большинства растений, особенно: NaCl , MgCl_2 , CaCl_2 и др (хлоридное засоление). При этом наблюдается осмотическое и токсическое действие, в итоге нарушается водоснабжение и обмен веществ. Засоленные почвы распространены в районах с жарким и сухим климатом.

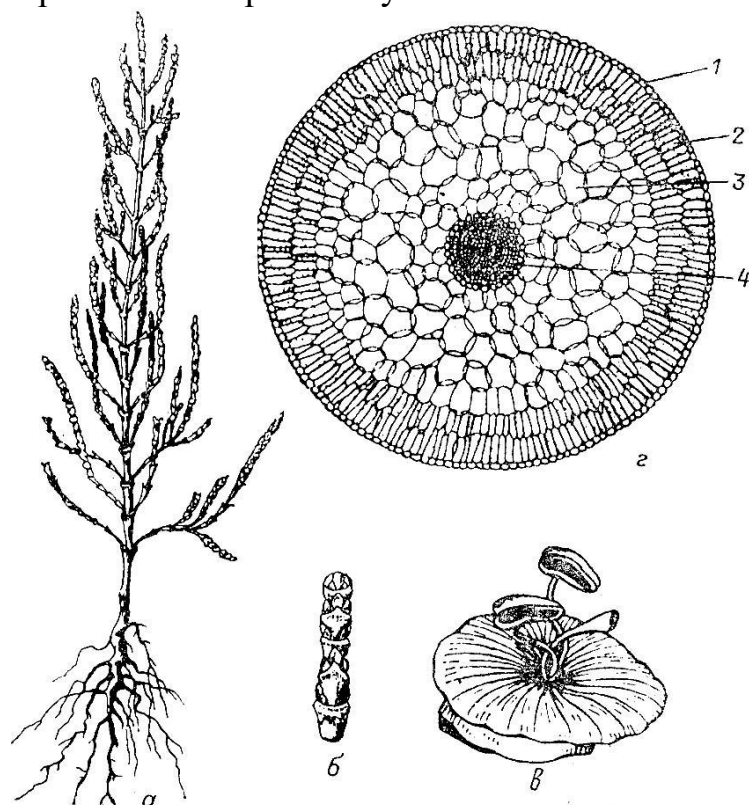


Рис. 25. Галофит солерос европейский (*Salicornia europaea*) [9].

А – общий вид растения; б – отдельная веточка; в – цветок; г – поперечный срез членика. 1 – эпидерма, 2 – палисадная ткань, 3 – водоносная паренхима, 4 – проводящий пучок.

Засоленные почвы делятся на несколько видов [3; 23; 35]. Слабосолончаковатая почва – соли составляют не менее 0,25% от массы почвы

и располагаются на глубине 0,8-1,5 м. Солончаковая почва – соли располагаются на глубине 30-80 см и составляют не менее 0,25% от массы почвы. Солончаковые почвы – соли локализуются на глубине 5-30 см от поверхности. Солончаки – имеет засоление в концентрации не менее 1% (засоленность может достигать нескольких десятков процентов) от массы почвы, которое располагается в самых верхних слоях почвы. Солонцы – возникают из солончаков по мере вымывания солей из верхних горизонтов почвы. Поверхностные горизонты почвы не засолены, избыточное засоление встречается только в нижних слоях почвы. Нижние горизонты их уплотнены, при высыхании растрескиваются на столбы и глыбы. Солонцы и солончаки – это два основных типа засоленных почв. Осолодение – это процесс вымывания и углубления засоленного слоя почвы.

Далеко не все растения способны расти на засоленных почвах (осмотическое давление почвенного соленого раствора оказывается сильнее, чем у растений). На засоленных почвах растут устойчивые к высокому содержанию солей – **галофиты**. Растения незасоленных местообитаний называют **гликофитами**.

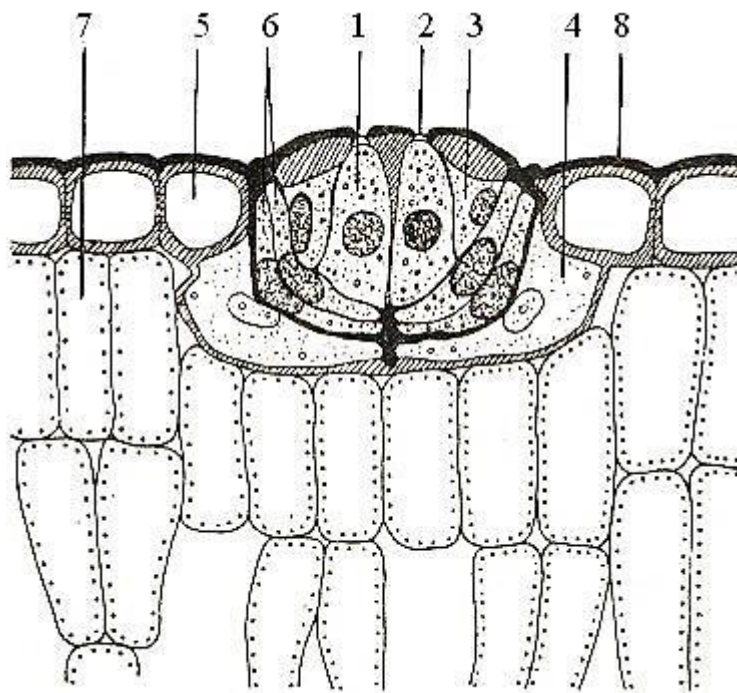


Рис. 26. Солевая железка листа кермека Гмелина (*Limonium gmelinii*) на поперечном срезе [9].

1 – секреторная клетка; 2 – пора в кутикуле; 3 – побочная клетка; 4 – собирательная клетка; 5 – клетка эпидермы; 6 – бокальчатая клетка; 7 – мезофилл; 8 – кутикула.

Выделяет три группы галофитов [3; 8].

Эугалофиты (соленакопители) – обитатели солончаков – солерос европейский (*Salicornia europaea*), солянка супротивнолистная (*Salsola brachiata*). Имеют очень высокое давление клеточного сока. Характеризируются

повышенным содержанием солей (часто их концентрация в несколько раз выше, чем в почве). Эугалофиты – соленакопители, они накапливают до 45 – 50% солей. Некоторые из них имеют суккулентные черты: редуцированные листья, мясистые членистые стебли с двухслойной палисадной тканью по периферии и сочной водозапасающей тканью в центре (рис. 25).

Криногалофиты (солевыделители) – способны выделять избыток соли в виде солевого раствора через особые желёзки на листьях (тамариксы (*Tamarix*), кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*)) (рис. 26). По строению листа они близки к мезофитам.

Гликогалофиты (соленепроницаемые) – растения ксерофильного облика (некоторые виды полыней (*Artemisia*), свекла (*Beta vulgaris*)). Их корневая система малопроницаема для солей, а значительное осмотическое давление достигается высоким содержанием углеводов в вакуолях клеток. Даже на сильнозасоленных почвах они не накапливают соли.

Псевдогалофиты – растут на засоленных почвах, но соли не накапливают, так как их корни достигают глубоких незасоленных слоёв почвы (тростник (*Phragmites australis*)).

Умеренное и даже повышенное содержание солей в почве благоприятно для галофитов. Это доказано экспериментально на многих растениях. Но даже у самых солеустойчивых галофитов есть предел выносливости к этому фактору.

5.7. Псаммофиты и литофиты

Псаммофиты – растения сыпучих (подвижных) песков (рис 27). Песок как субстрат имеет ряд особенностей. Тепловой режим песчаных субстратов резко меняется (при нагревании песка). Водный режим не всегда благоприятный – сухость верхних горизонтов и возможность накопления влаги в глубоких горизонтах. Песчаные почвы содержат малое количество солей и гумуса, необходимых для роста растений. Из-за слабой связи между почвенными частицами песчаных субстратов, пески характеризуются подвижностью. В связи с этим растения часто испытывают частичное или полное погребение или выдувание и оголение корней. Такие растения дают придаточные корни на любой высоте ствола. При отступлении песка придаточные корни обнажаются, и растение продолжает жить. На корнях образуются защитные футляры из пробковой ткани.

У многих псаммофитов подземные части имеют сильно разветвлённые корневые системы экстенсивного типа для закрепления в почве. Расположены они горизонтально, близко к поверхности. Семена пустынных псаммофитов устойчивы к высокой температуре и долго сохраняют жизнеспособность даже при засыпании песком. В связи с затруднениями в водоснабжении у псаммофитов хорошо выражены ксероморфные черты. Среди них много суккулентов. Большинство деревьев и кустарников песчаных пустынь безлиственны (саксаул (*Haloxylon*), джужгун (*Calligonum*)) – фотосинтез у них

происходит в зелёных веточках. У других листья сильно редуцированы. В самое жаркое время они сбрасывают часть листьев. Эти растения также имеют мощную корневую систему, достигающую грунтовых вод. Среди них много эфемеров и эфемероидов. Эти растения применяют для закрепления песков.

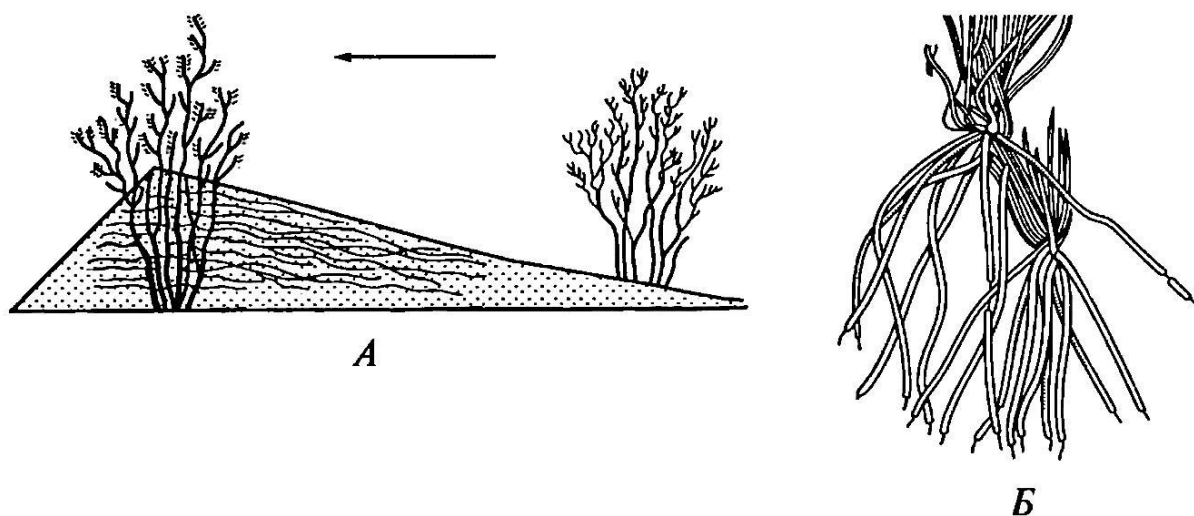


Рис. 27. Псаммофит арестида Карелина (*Aristida karelini*) в песчаных пустынях [3].

А – образование придаточных корней при засыпании растения песком; Б – корневые футляры из сцементированных песчинок.

Литофиты – растения, обитающие на камнях, скалах, каменистых осыпях. Это различные водоросли, накипные лишайники, листоватые лишайники. По мере процессов почвообразования постепенно поселяются мхи, а затем литофиты из высших растений (камнеломка (*Saxifraga*), можжевельник (*Juniperus*), скальный дуб (*Quercus petraea*)). Эти растения довольствуются очень малым количеством субстрата. Часто обладают ползучей, искривлённой, карликовой формами роста. У растений скал неглубокая, но очень прочная и цепкая корневая система.

На каменистых осыпях растения погружены в каменистый субстрат, над поверхностью поднимаются лишь невысокие розетки листьев и соцветий или развиваются на небольшой глубине удлинённые ползучие побеги. Корневые системы на осыпях обычно ориентированы вверх по склону: растения как бы цепляются за опору вверху. Часто развиваются контрактивные корни. Корневые системы растений – литофитов могут замедлять и приостанавливать движение осыпей, накапливая мелкозём подобно плотинам. В этих местах начинается почвообразовательный процесс. Появляются очаги дерновинных злаков, и начинается развитие высокогорных лугов.

В роли случайных литофитов оказываются многие травянистые многолетники и древесные растения, растущие на старых каменистых строениях, оградах, расщелинах между камнями, где накапливаются пыль и мелкозём.

5.8. Торф как субстрат для растений

Широко распространённые в природе сфагновые торфяники отличаются значительным своеобразием экологических условий. Торфяники характеризуются обилием влаги, из-за огромной влагоёмкости сфагновых мхов. Это же свойство имеет и сам торф. Избыточное увлажнение угнетает функции корней и аэробных микроорганизмов. Замедляется разложение органических остатков, и они накапливаются в большой массе. Содержащиеся в них гуминовые кислоты окрашивают торф в тёмный цвет. Они же создают высокую кислотность торфа ($pH=4.0-4.5$). Сероводород и метан токсичны для микроорганизмов. Торфяники бедны доступными для растений азотом и зольными элементами. Они имеют неблагоприятный для растений тепловой режим. В зоне корней температура понижена, а поверхность нагревается до $30-40^\circ$. Постепенное нарастание торфяного субстрата создаёт опасность погребения надземных частей и углубление корневых систем, которые оказываются в условиях с недостаточной аэрацией. Всё это создаёт условия для роста ограниченного числа видов растений: сфагновые мхи, вечнозелёные ксероморфные кустарнички «брусничного» и «верескового» типа [3; 35].

Растения сфагновых болот характеризуются рядом особенностей строения и физиологии. Корневые системы распространены в поверхностных горизонтах, даже в сфагнуме. Корни и корневища имеют хорошо развитую «систему проветривания» (воздушные полости, сообщающиеся с надземной частью). Постоянный прирост торфа вызвал у ряда растений способность перемещения корней вверх по мере погребения, образование придаточных корней на стеблях, перемещение вверх зимующих почек и розетки листьев. Болотная флора представлена ярко выраженными олиготрофами. В этих условиях живут насекомоядные растения (росянка (*Drosera*), венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*)). Многие растения сожительствуют с грибами (багульник болотный (*Ledum palustre*), клюква (*Vaccinium oxycoccos*), голубика (*V. uliginosum*)). Большинство растений болот – ацидофилы. Водный режим растений болот имеет много противоречий. При наличии переувлажнения они имеют черты засухоустойчивых растений. Это связывали с физиологической сухостью. Отчасти это обусловлено и физической сухостью при сильной жаре, а также недостатком азота и минеральных солей.

Вопросы:

1. Дайте определение понятию «почва».
2. Какие минеральные и органические вещества входят в состав почвы?
3. Назовите главные почвообразующие факторы.
4. Охарактеризуйте химические, физические и биоэдафические факторы почвы.
5. Какую роль почва играет для растений?
6. Какие экологические группы растений выделяют по отношению к почвенному плодородию?

7. Какую роль для растений играют минеральные соединения азота в почве? Какими путями они попадают в почву?
8. Какие растения называют нитрофилами?
9. Какие экологические группы растений выделяют по отношению к кислотности почвы?
10. Какие экологические группы растений выделяют по отношению к содержанию кальция в почве?
11. Какое влияние на растения оказывает засоление почв?
12. Какие виды засоленных почв вы знаете?
13. Какие растения называют галофитами? На какие группы делятся галофиты?
14. Какие особенности характерны для растений-псаммофитов?
15. Какие растения относятся к группе литофитов?

Глава 6.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ И ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

6.1. Понятие жизненная форма

Выявление и изучение экологических групп растений к отдельным факторам среды помогает понять, каким образом конкретный экологический фактор влияет на растение (его внешнее и внутреннее строение). При изучении растительного покрова не достаточно оперировать экологическими группами растений, которые выделены по отношению к одному из факторов среды. В реальной жизни на растение действуют все экологические факторы среды в совокупности, как единое целое. Адаптации, которые вырабатывают растения, определяют приспособленность растений к окружающей среде в целом. Возникает необходимость выделять группы растений по сходству их адаптаций к среде в целом. В науке появляется понятие «жизненная форма».

Сам термин «жизненная форма» в экологию растений ввел Е. Варминг в 1884 году. Под этим понятием он понимал форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни [4]. И.Г. Серебряков под жизненной формой понимал габитус, возникающий в онтогенезе, в результате роста и развития растений, как выражение приспособленности к конкретным почвенно-климатическим и ценоотическим исторически сложившимся условиям [4; 14].

Существует несколько классификаций жизненных форм растений, но самые часто используемые из них – это системы жизненных форм К. Раункиера и И.Г. Серебрякова. На них остановимся поподробнее.

6.2. Классификация жизненных форм К. Раункиера

В основу системы жизненных форм растений К. Раункиера положены сходные способы перенесения неблагоприятных условий. В качестве признака, выражающего приспособленность к перенесению неблагоприятного (холодного или засушливого) сезона использован способ защиты и расположение почек возобновления, содержащих верхушечные меристемы. К.Раункиер разделил все высшие растения на 5 типов, которые разделил на подтипы [4; 20; 34].

Фанерофиты – это растения, у которых почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период года находятся на многолетних органах высоко над землей и защищены только почечными чешуями (рис. 28). Фанерофиты подразделяются на 15 подтипов (по высоте растения, по степени защищенности почек и т.д.). Среди фанерофитов встречаются как вечнозеленые, так и листопадные формы. По высоте выделяют

мегафанерофиты – это деревья высотой более 25 м – тополь черный (*Populus nigra*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*); **мезофанерофиты** – 8–20 м высотой – береза повислая (*Betula pendula*), ива остролистная (*Salix acutifolia*); **микрофанерофиты** – деревья и кустарники 2–8 м – ива пепельная (*Salix cinerea*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), боярышник кроваво-красный (*Crataegus sanguinea*); **нанофанерофиты** – это кустарники менее 2 м высотой – ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*), спирея городчатая (*Spiraea crenata*). Один из подтипов в этом типе – эпифитные фанерофиты – омела (*Viscum*). Фанерофиты приспособлены к мягкому климату. Представители фанерофитов встречаются практически во всех природных зонах, но максимальное их видовое разнообразие отмечается в тропической зоне (табл. 3).

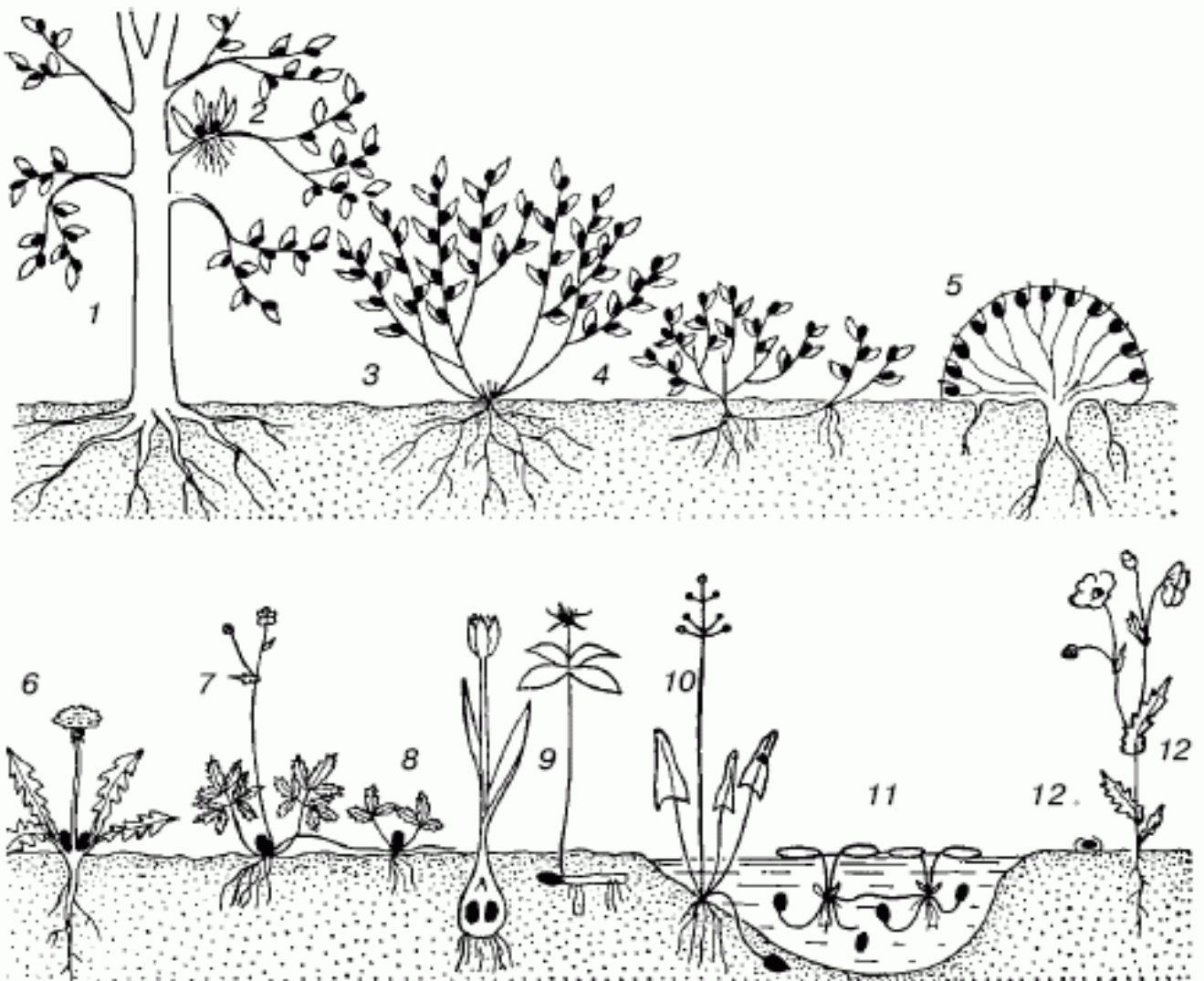


Рис. 28. Жизненные формы растений по К. Раункиеру [34].

1–3 – фанерофиты; 4–5 – хамефиты; 6–7 – гемикриптофиты; 8–11 – криптофиты; 12 – терофиты; 12 а – семя с зародышем.

Хамефиты – это растения, имеющие почки возобновления на побегах не высоко над землей (25–50 см). В зимний период почки защищены почечными

чешуями, снежным покровом, скученностью побегов. Полукустарничковые хамефиты имеют прямостоячие побеги, ежегодно отмирающие до высоты нахождения почек возобновления. К этому подтипу относятся ежевика (*Rubus caesius*), малина лесная (*R. idaeus*), паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*). Пассивные хамефиты имеют слаборазвитые не отмирающие побеги, стелющиеся по поверхности почвы (кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*)). К активным хамефитам относится, например, клевер ползучий (*Trifolium repens*) – его побеги растут в горизонтальном направлении. К хамефитам относят также мхи и лишайники.

Гемикриптофиты – это травянистые растения. Их почки возобновления располагаются на поверхности почвы и защищены от неблагоприятных условий почечными чешуями, отмершими листьями и опадом, снежным покровом. Среди гемикриптофитов выделяют протогемикриптофиты (с олиственными воздушными побегами – борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*), гравилат городской (*Geum urbanum*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), кирказон обыкновенный (*Aristolochia clematidis*); полурозетковидные (растения, у которых большинство листьев с укороченными междоузлиями находится у земли – таволга обыкновенная (*Filipendula vulgaris*)), розетковидные (растения, у которых листья образуют прикорневую розетку - одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), подорожник большой (*Plantago major*)).

Таблица 3

Спектры жизненных форм К. Раункиера, в процентах [4; 5; 6].

Природная зона	Жизненные формы*				
	Ф	Х	Г	К	Т
Тропическая зона (Сейшельские острова)	61	6	12	5	16
Пустынная зона (Киренаика)	9	14	19	8	50
Средиземноморье (Италия)	12	6	29	11	42
Умеренная зона:					
Парижский бассейн	8	6,5	51,5	25	9
Дания	7	3	50	22	18
Россия (Костромская область)	7	4	51	20	18
Арктическая зона (Шпицберген)	1	22	60	15	2

* Жизненные формы: Ф – фанерофиты, Х – хамефиты, Г – гемикриптофиты, К – криптофиты, Т – терофиты.

Криптофиты – это растения с почками возобновления на подземных органах. Почки в таком случае могут быть защищены почечными чешуями, слоем почвы, опадом, снежным покровом. В неблагоприятные периоды года их надземные органы полностью отмирают и растение не контактирует с воздушной средой. В данной жизненной форме выделяют несколько подтипов: геофиты (с почками возобновления в почве), гидрофиты (растения с почками возобновления под водой). Геофиты запасают питательные вещества в своих подземных органах. При наступлении благоприятных для роста условий, за счет этих питательных веществ, растения способны быстро развиваться. К подтипу геофитов относятся тюльпан биберштейна (*Tulpa biebersteiniana*),

хохлатка плотная (*Corydalis solida*), рябчик русский (*Fritillaria ruthenica*). К подтипу гидрофитов относятся растения родов водокрас (*Hydrocharis*), ряска (*Lemna*), рдест (*Potamogeton*). Их почки возобновления находятся на дне водоема.

Терофиты – это растения, которые переживают неблагоприятные сезоны года только в семенах. К этому типу относятся однолетние растения (череда олиственная (*Bidens frondosa*), звездчатка средняя (*Stellaria media*), мелкопестник канадский (*Coniza canadensis*), лебеда раскидистая (*Atriplex patula*). К моменту наступления неблагоприятного сезона такие растения полностью отмирают. При наступлении сезона, благоприятного для вегетации, из семян вырастают новые растения.

Такие жизненные формы складываются в результате эволюционного приспособления к климатическим условиям. Поэтому систему жизненных форм К.Раункиера называют экологической. Спектр жизненных форм по К. Раункиеру используется в геоботанике как индикатор климатических условий (табл. 3). Тропическую зону с влажным и жарким климатом К. Раункиер назвал «климатом фанерофитов». В этих условиях больше 60% обитающих там растений являются фанерофитами, так как им больше всего подходит климат без неблагоприятных сезонов в году. В пустынях в видовом составе преобладают терофиты. В умеренной зоне преобладают гемикриптофиты [4; 34].

6.3. Классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова

Классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова основана на длительности жизни всего растения и его скелетных ветвей и является эколого-морфологической (рис. 30). Эта система жизненных форм включает в себя 4 отдела [4; 20; 29; 34]:

Отдел А. Древесные растения: деревья, кустарники, кустарнички.

Отдел Б. Полудревесные растения: полукустарники и полукустарнички.

Отдел В. Наземные травы: поликарпические и монокарпические травы.

Отдел Г. Водные травы: земноводные травы, плавающие и подводные травы.

Растения с разными жизненными формами отличаются длительностью жизни отдельных органов и всего растения, разной степенью одревеснения стеблей и характером смены скелетных побегов в общей системе побегов. У древесных растений ежегодно отмирает незначительная часть системы побегов, а у полудревесных и травянистых жизненных форм ежегодно отмирает значительная часть растения и это играет решающую роль в формировании внешнего облика растения.

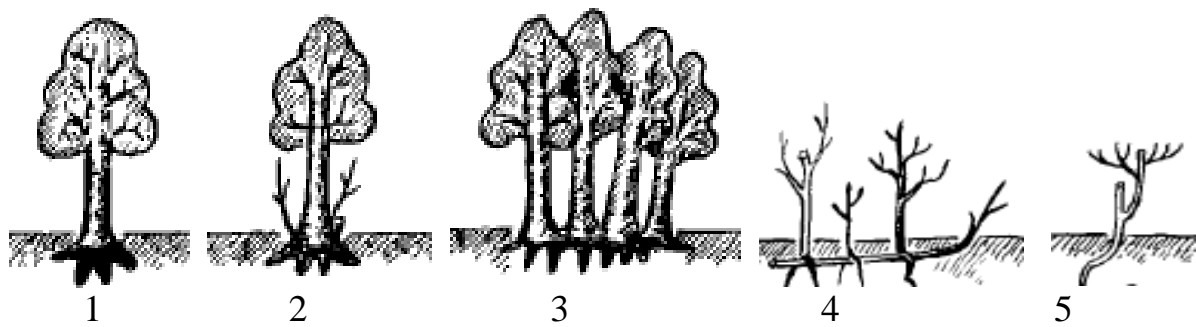


Рис. 29. Жизненные формы деревьев [22]:

1 – одноствольное дерево; 2 – порослеобразующее дерево; 3 – многоствольное дерево; 4 - факультативный стланник; 5 – торчок.

Прямостоячее дерево имеет ствол, который живет столько же, сколько и само дерево. Высота деревьев в различных природных зонах варьируется от 20 до 100 м. Деревья выше 25 м относят к первой величине (дуб черешчатый (*Quercus robur*), ольха черная (*Alnus glutinosa*)). Деревья второй величины в высоту достигают 15-25 м (ива остролистная (*Salix acutifolia*), клен полевой (*Acer campestre*)). Деревья третьей величины обычно ниже 15 м – яблоня лесная (*Malus silvestris*). Такая жизненная форма формируется в оптимальных условиях местообитания, поэтому в пустынях, полупустынях, в тундре деревья с прямостоячими стволами не встречаются.

В современной науке выделены и другие жизненные формы деревьев – порослеобразующее дерево, многоствольное дерево, факультативный стланник, торчок (рис. 29) [22].

Кустарники в высоту не превышают 5-6 м и в течение всей жизни формируют несколько одревесневающих многолетних стволиков. Каждый стволик существует ограниченное время (у видов спиреи (*Spiraea*) – 5-6 лет, у караганы древовидной (*Caragana arborescens*) – до 60 лет). Продолжительность жизни кустарника обычно больше, чем его стволиков.

Кустарнички имеют высоту до 50 см. Они характерны для сообществ с бедными почвами. Типичные примеры растений данной жизненной формы – брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*V. myrtillus*), голубика (*V. uliginosum*).

Поликарипические травы плодоносят многократно. Они сильно различаются по строению корневых систем, отражающих их приспособленность к разным почвенным условиям. Среди них выделяют несколько групп. Они описаны ниже.

Стержнекорневые травы имеют хорошо развитый главный корень, который сохраняется на протяжении всей жизни растения – ноня темная (*Nonea pulla*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), синеголовник плосколистный (*Eryngium planum*).

Кистекоорневые травы во взрослом состоянии не имеют главного корня. Корневая система образована большим количеством придаточных корней, отходящих от подземной части стебля. Примерами данной жизненной формы являются лютик едкий (*Ranunculus acris*), подорожник большой (*Plantago major*).

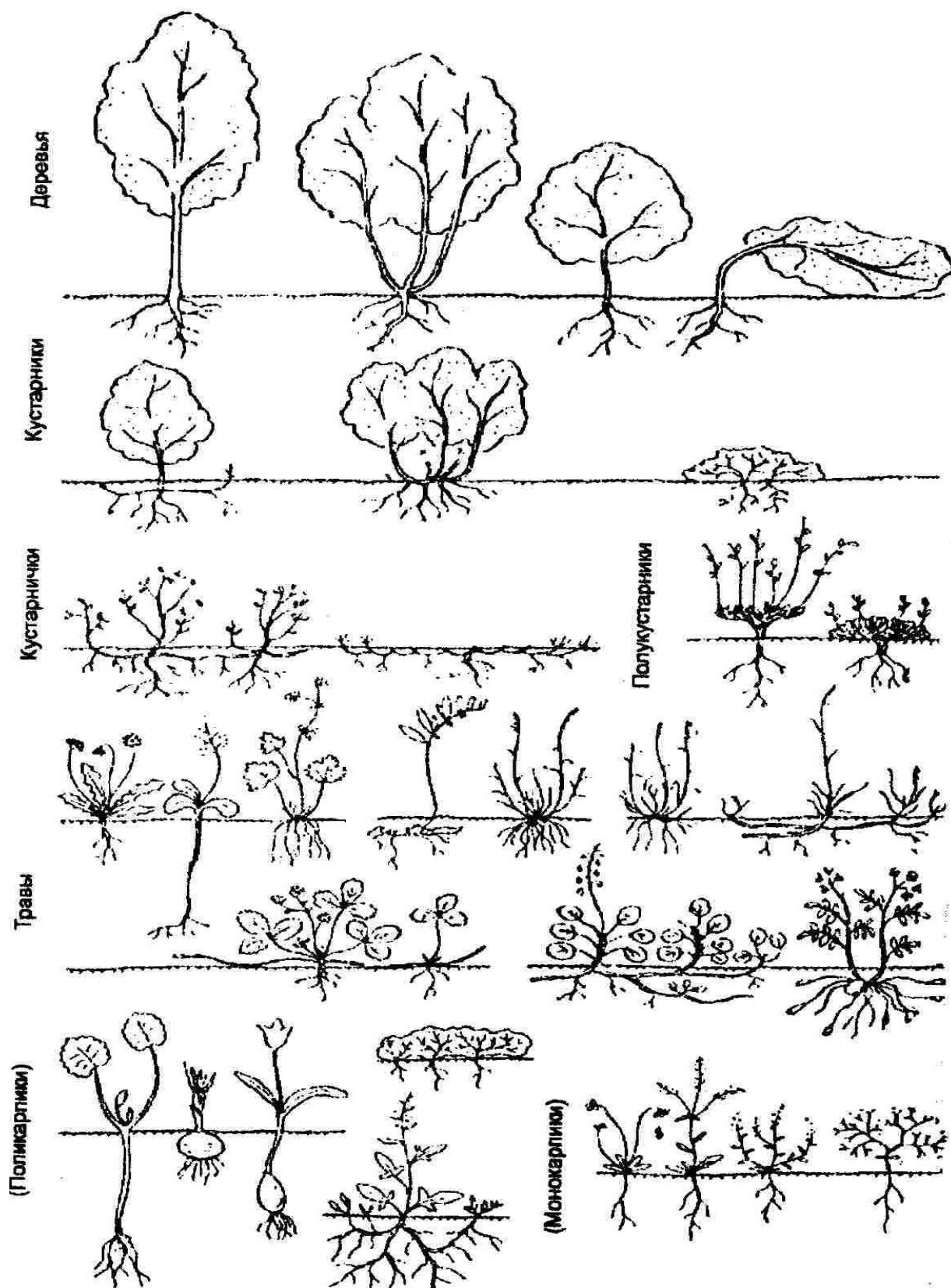


Рис. 30. Жизненные формы покрытосеменных растений по классификации И.Г. Серебрякова [29].

Короткокорневищные растения имеют корневище с короткими междоузлиями – ирис аировидный (*Iris pseudacorus*), хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*).

Длиннокорневищные травы имеют корневища с длинными междоузлиями – ландыш майский (*Convallaria majalis*), купена лекарственная (*Polygonatum odoratum*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*).

Дерновинные травы – это сильно кустящиеся, короткокорневищные многолетники с очень хорошо развитой мочковатой корневой системой. К этой жизненной форме относят ряд представителей семейств злаковые и осоковые. Они подразделяются на рыхлодерновинные (лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), ковыль перистый (*Stipa pennata*)) и плотнодерновинные (типчак (*Festuca valesiaca*), осока омская (*Carex elata*)).

Столonoобразующие растения у основания стеблей летом из почек формируют дочерние побеги – столоны. Столоны – это недолговечные образования (живут не больше одного сезона). Они могут образовываться как надземно (земляника зеленая (*Fragaria viridis*)), так и подземно (адокса муксусная (*Adoxa moschatellina*), картофель (*Solanum tuberosum*)). Верхушечная почка столона может образовывать клубень или розеточный побег.

Таблица 4

Разнообразие спектров жизненных форм по классификации И.Г. Серебрякова в фитоценозах Среднего Прихоперья (Саратовская область) [7; 32].

ЖФ*	Ивняки молодой зоны поймы	Дубравы зрелой зоны поймы	Осинники зрелой поймы	Ольшаники	Лесные опушки	Степи
Дк	22,8	21,1	22,9	26,0	18,0	10,3
Кк	14,7	21,1	18,9	12,0	17,6	12,9
Ск	16,2	15,0	14,4	11,0	21,8	23,0
Ко	0,7	0,0	0,0	0,0	0,8	3,9
Кс	3,7	2,0	3,3	7,0	3,3	2,5
Рд	5,1	6,1	6,5	5,0	4,2	1,7
Пд	0,0	0,7	2,0	5,0	1,3	2,2
Л	0,0	2,7	1,3	0,0	0,8	2,8
Кл	0,0	0,7	0,0	0,0	0,5	1,7
Ли	4,4	4,1	3,9	4,0	3,3	0,8
Нп	3,7	3,4	3,3	5,0	2,9	1,1
Мо	10,3	5,4	7,2	7,0	13,0	19,9
Дв	2,9	2,0	1,3	3,0	4,2	10,1
Д	8,1	8,2	8,5	9,0	3,3	1,4
К	5,9	6,8	5,9	4,0	3,3	3,1
Пк	1,5	0,7	0,6	2,0	1,7	1,2

Жизненные формы (Жф): Дк – длиннокорневищные, Кк – короткокорневищные, Ск – стержнекорневые, Ко – корнеотпрысковые, Кс – кистекарневые, Рд – рыхлодерновинные, Пд – плотнодерновинные, Л – луковичные, Кл – клубнелуковичные, Ли – лианы, Нп – наземно-ползучие, Мо – монокарпические однолетники, Дв – монокарпические двулетники, Д – деревья, К – кустарники, Пк – полукустарники.

Клубнеобразующие растения из года в год сменяют клубни (хохлатка плотная (*Corydalis solida*)).

Луковичные травы – это многолетники, образующие луковицу. Многие представители семейства лилейных относятся к этой жизненной форме – лилии (*Lilium*), тюльпаны (*Tulpa*), луки (*Allium*), пролеска сибирская (*Scilla siberica*).

Наземно-ползучие травы имеют плагиотропные ползучие побеги. Например, будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), вербейник монетный (*Lysimachia nummularia*).

Монокарпические травы плодоносят всего один раз в жизни, после чего отмирают. К этой жизненной форме относятся однолетники (амарант запрокинутый (*Amaranthus retroflexus*), звездчатка средняя (*Stellaria media*), лебеда раскидистая (*Atriplex patula*), мелколепестник канадский (*Coniza canadensis*)) и двулетники (донник белый (*Melilotus albus*), синяк обыкновенный (*Echium vulgare*)).

Спектр жизненных форм по И.Г. Серебрякову также используют в геоботанике как индикатор климатических условий. Но в отличие от спектра жизненных форм К. Раункиера, он выявляет климатические различия местообитаний в климатически однородном регионе. Преобладание той или иной жизненной формы в конкретном фитоценозе может характеризовать воздушно-водный и тепловой режим почвы [4].

Например, в таблице 4 приведены спектры жизненных форм для разных типов пойменных лесов, лесных опушек [7] и степей Среднего Прихоперья [32]. Это степная зона, но в пойме р. Хопер формируются более благоприятные условия для произрастания лесов (дубовых, осиновых, ольховых) за счет дополнительного увлажнения почвы в период весеннего половодья.

В спектре жизненных форм пойменных лесов Прихоперья доминируют корневищные многолетники (длиннокорневищные и короткокорневищные) – на их долю в сумме приходится 37–42%, это свидетельствует о рыхлости и хорошей аэрации верхних горизонтов почвы. В степях резко увеличивается число видов монокарпиков (30%) и стержнекорневых видов (23%). Таким образом, для разных фитоценозов одной природно-климатической зоны характерны различные спектры жизненных форм.

Вопросы:

1. Охарактеризуйте понятие «жизненная форма».
2. Какие классификации жизненных форм Вам известны? Что заложено в основу этих классификаций?
3. Охарактеризуйте классификацию жизненных форм К. Раункиера.
4. В чем суть классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова?
5. Какие данные можно получить, анализируя спектры жизненных форм растений по классификации К. Раункиера и И.Г. Серебрякова?

Глава 7.

ОБЗОР ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ РАСТЕНИЙ

Экологические шкалы растений – это таблицы, в которых приводится оценка растений (в баллах) по отношению к целому ряду экологических факторов. Для каждого растения, включенного в таблицу экологических шкал, приводится его экологическая характеристика по основным экологическим факторам (континентальность климата, освещенность, влажность, терморезим, кислотность почвы, содержание минерального азота в почве и т.д.). Экологические шкалы разных авторов связаны с определенной ботанико-географической зоной (шкалы Л.Г. Раменского разработаны для кормовых угодий лесной зоны, шкалы Д.Н. Цыганова – для подзоны хвойно-широколиственных лесов, шкалы Г. Элленберга – для Европы).

Наибольшее практическое применение в экологических и геоботанических исследованиях европейской части России получили отечественные экологические шкалы Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова, а также европейские шкалы Г. Элленберга [3; 25; 35; 37]. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова являются амплитудными, то есть там указан экологический диапазон конкретного вида от минимального до максимального изменения фактора. Шкалы Г. Элленберга – оптимумные, то есть в них для растения указывается самые оптимальные значения фактора (синэкологический оптимум). Несмотря на то, что в таких шкалах приводятся относительные характеристики растений, они сопоставимы и сравнимы между собой.

7.1. Экологические шкалы Д.Н. Цыганова

Шкалы Д.Н. Цыганова описывают пределы толерантности (выносливости) видов по отношению к основным прямодействующим факторам среды. В фитоиндикационной экологической таблице Д.Н. Цыганова [33] приведены 2129 видов сосудистых растений, которые встречаются в подзоне хвойно-широколиственных лесов Русской равнины (аборигенные и интродуцированные). Для этих растений указаны амплитудные характеристики по 10 факторам среды. В каждой шкале основные градации изменения фактора обозначены буквами латинского алфавита (заглавными и строчными), а промежуточные – знаком «+». Таким образом, каждая шкала имеет от 9 до 23 градаций – типов режима (для каждого приведена экологическая свита). А конкретный тип режима оценивается соответствующим баллом. Условно оптимальные значения фактора для вида можно определить как среднее арифметическое между минимумом и максимумом, указанным в фитоиндикационной экологической таблице Д.Н. Цыганова. Ниже приведено краткое описание шкал факторов из фитоиндикационной экологической таблицы Д.Н. Цыганова [33].

Общий терморезим климата (Тm). Общее число градаций фактора – 17. Каждому типу экологического режима по термоклиматическому фактору присваивается балл (от 1 до 17). Например, арктическая термозона оценивается в 1 балл, бореальная – в 5 баллов, неморальная – 9 баллов, экваториальная – 17 баллов. Диапазон изменения терморезима у мышиного горошка (*Vicia cracca*), подмаренника настоящего (*Galium verum*) от субарктического (3 балла) до средиземноморского (13 баллов). Условный оптимум для них – 8 баллов $((3+13)/2=8)$, т.е. промежуточный между суббореальным и неморальным типом режима. Терморезим бубенчика лилиелистного (*Adenophora liliifolia*) – от 7 до 11 баллов (от суббореального до субсредиземноморского), оптимальный режим – неморальный (9 баллов).

Шкала континентальности климата (Кп) состоит из 15 режимов. Например, экстраокеанический тип режима имеет 1 балл, морской – 5 баллов, материковый – 9 баллов, ультраконтинентальный – 15 баллов. Амплитуда выносливости по фактору континентальности климата адониса волжского (*Adonis wolgensis*) – 7–11 баллов (от субматерикового до субконтинентального типа режима), а условный оптимум – материковый тип режима (9 баллов).

Омброклиматическая шкала аридности-гумидности (Om). Имеет 15 градаций, и соответственно диапазон вида оценивается баллами от 1 до 15. Экстрааридный тип режима оценивается в 1, а гипергумидный – 15 баллов. Пределы выносливости клена полевого (*Acer campestre*) лежат в узких пределах от субаридного до субгумидного типа режима (7–9 баллов).

Криоклиматическая шкала (Cr) состоит из 15 типов режимов. Начинается шкала с режима «очень суровых зим», где средняя температура самого холодного месяца ниже -32°C (1 балл), а заканчивается режимом «невыраженных зим» – средняя температура самого холодного месяца – $+16^{\circ}\text{C}$ (15 баллов). Земляника зеленая (*Fragaria viridis*) способна произрастать в условиях от режима очень суровых зим – 1 балл, до режима теплых зим – 11 баллов, а оптимум для вида – 6 баллов – промежуточный режим между довольно суровыми и умеренными зимами.

Шкала увлажнения почв (Hd) имеет 23 градации. Пустынный тип режима оценивается 1 баллом, сухостепной – 5, лугово-степной – 9, сыро-лесолуговой – 15, болотный – 19, водный – 23. Ксерофитам соответствуют растения с балловым диапазоном от 1 до 9, мезофитам – от 10 до 15, гигрофитам – от 16 до 19 [22]. У типчака (*Festuca valesiaca*) и полыни австрийской (*Artemisia austriaca*) толерантность к фактору увлажнения лежит в пределах от пустынного типа режима (1 балл) до промежуточного между влажно-лесолуговым и сыро-лесолуговым (14 баллов). Условный оптимум этих видов приближается к среднестепному типу режима.

Шкала солевого режима почв (Tr) состоит из 19 типов режимов – от особо бедных почв (1 балл), до злостных солончаков (19 баллов). Амплитуда выносливости сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria*) лежит в пределах от особо бедных почв – 1 балл, до богатых почв – 9 баллов. Толерантность к солевому режиму почв у клена полевого (*Acer campestre*) – от режима

небогатых почв до богатых почв (от 5 до 9 баллов). Олиготрофы характеризуются диапазоном выносливости 1–5 баллов по шкале солевого режима почв, мезотрофы – 6–10, мегатрофы – 11–19 [22].

Шкала кислотности почв (Rc) – 13 типов режимов. Очень кислые почвы (pH = 3,5) – 1 балл, нейтральные – 9 (pH = 6,5–7,2), щелочные (pH ≥ 8,0) – 13 баллов. Дуб черешчатый (*Quercus robur*) имеет очень широкую амплитуду толерантности по отношению фактору к кислотности почв – от очень кислых до очень щелочных почв (1–13 баллов). У земляники зеленой (*Fragaria viridis*) пределы выносливости по данному фактору уже – от слабокислых до слабощелочных почв (от 7 до 11 баллов).

Шкала богатства почв азотом (Nt) включает в себя 11 типов режимов. Безазотные почвы характеризуются 1 баллом, достаточно обеспеченные азотом почвы – 7, избыточно богатые азотом почвы – 11 баллами. Гравилат городской (*Geum urbanum*) обитает в условиях от бедных до избыточно богатых азотом почв (5 - 11 баллов). Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) способна произрастать на почвах в диапазоне от достаточно обеспеченных азотом до промежуточного режима между богатыми и избыточно богатыми азотом почвами (7–10 баллов).

Шкала переменности увлажнения (fH) почв содержит 11 градаций. 1 балл у почв устойчивого увлажнения, 5 баллов у почв слабо переменного увлажнения, 11 баллов у почв резко переменного увлажнения. Ландыш майский (*Convallaria majalis*) способен выживать при условиях от 3 до 7 баллов по шкале переменности увлажнения, его условный оптимум – слабо переменное увлажнение. Ива белая (*Salix alba*) встречается в условиях от устойчивого до сильно переменного увлажнения (1-9 баллов).

Шкала затененности-освещенности (Lc) включает в себя 9 типов режимов от открытых пространств (1 балл) до особо тенистых лесов (9 баллов). Гелиофиты характеризуются диапазоном от 1 до 3, гемисциофиты – от 4 до 6, а сциофиты – от 7 до 9 баллов [22]. Тополь белый (*Populus alba*) способен произрастать в условиях от открытых пространств (1 балл) до светлых лесов (5 баллов), с условно оптимальными условиями в режиме полуоткрытых пространств (3 балла). Лопух большой (*Arctium lappa*) имеет широкие пределы выносливости по шкале затененности-освещенности – от открытых пространств до особо тенистых лесов (1–9 баллов). Крушина ломкая (*Frangula alnus*) произрастает в фитоценозах, в которых освещенность измеряется от 3 баллов (полуоткрытые пространства) до 9 баллов (особо тенистые леса).

С помощью амплитудных экологических шкал Д.Н. Цыганова в геоботанических исследованиях можно определить диапазоны изменения экологических факторов у разных фитоценозов, определить их экстремальные границы.

7.2. Экологические шкалы Г. Элленберга.

Экологические шкалы Г. Элленберга – оптимумные, то есть в них указано оптимальное значение фактора для данного вида. В шкалах содержится 2726 видов растений, которые распространены в Европе. Элленберг указывает отношение растений к климатическим (свет, температура, океаничность-континентальность) и почвенным факторам (влажность, кислотность, содержание аммонийного и нитратного азота в почве). Для каждого вида указываются баллы по этим экологическим факторам (по возрастанию силы фактора). Если для конкретного вида величина какого-то из этих экологических факторов не играет значение, то вместо балла указывается знак «х». Такие виды индикаторной ролью не обладают. Ниже приводится краткая характеристика этих шкал [4; 37].

Шкала светочувствительности (L) указывает на оптимальную относительную освещенность для растений и состоит из 9 баллов. Ольха черная (*Alnus glutinosa*), ландыш майский (*Convallaria majalis*) – L5 – оцениваются Г. Элленбергом в 5 баллов, то есть это полутеневые растения, растущие при относительной освещенности более 10%. Черда трехраздельная (*Bidens tripartita*) – L8 – это световое растение, растущие при относительной освещенности более 40%.

Термоклиматическая шкала (T) отражает отношение растений к фактору тепла и имеет диапазон от 1 до 9 баллов. Дуб черешчатый (*Quercus robur*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*) по данной шкале имеют 6 баллов (от подгорных равнин до холмов). Эхиноцистис шиповатый (*Echinocystis lobata*) – имеет температурное число – T8 – и характеризуется как индикатор очень теплых местообитаний.

Шкала континентальности климата (K) 9-балльная. По мере удаления от моря вглубь континента уменьшается океаничность и возрастает континентальность климата. Осока омская (*Carex elata*) – K2 – это океанический вид, с центром распространения в западной части Средней Европы. Вяз гладкий (*Ulmus laevis*) – K5 – температурный вид, обитающий в условиях от слабоокеанического до слабо субконтинентального климата. Бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*) – K8 – континентальный вид.

Шкала влажности почвы (F) отражает отношение растений к фактору почвенного увлажнения по 12-балльной шкале. Цмин песчаный (*Helichrysum arenarium*), очиток едкий (*Sedum acre*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*) – оцениваются в 2 балла по шкале увлажненности почвы (являются индикаторами сухих почв). Клевер ползучий (*Trifolium repens*), липа сердцевидная (*Tilia cordata*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*) – характеризуются как индикаторы средневлажных почв (F5). Ирис айровидный (*Iris pseudacorus*), калужница болотная (*Caltha palustris*), ольха черная (*Alnus glutinosa*) – виды, растущие только на сырых, не просыхающих почвах (F9).

Шкала кислотности (R) оценивает pH почвы по 9-балльной шкале. R1 – индикаторы сильно кислых почв, а R9 – щелочных почв, богатых кальцием.

Лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), подорожник ланцетный (*Plantago lanceolata*) – R3 – индикаторы кислых почв. Индикаторами щелочных, богатых кальцием почв (R9) являются – нонья темная (*Nonea pulla*), вязель изменчивый (*Coronilla varia*), люцерна румынская (*Medicago falcata*).

Шкала обеспеченности почвы азотом (N) так же состоит из 9 баллов. Например, цмин песчаный (*Helichrysum arenarium*) – N1 – является индикатором почв с очень низким содержанием азота. Липа сердцевидная (*Tilia cordata*), мыльнянка обыкновенная (*Saponaria officinalis*), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare*) – растут на умеренно богатых азотом местообитаниях (N5). Бесспорными индикаторами обеспеченных азотом почв являются – сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), чистотел большой (*Chelidonium majus*), колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium*) - N8.

Экологическую характеристику вида по шкалам Элленберга можно записать в виде формулы [4], в которой латинскими буквами будет обозначена экологическая шкала, а цифровыми - индексами балл по данной шкале у конкретного вида. Например, экологическая формула сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria*) – F₆N₈R₇L₅T₅K₃. Это обозначает, что сныть умеренно теплолюбивое растение; предпочитает влажные, богатые азотом, нейтральные почвы; выбирает преимущественно полутеневые местообитания с эвриокеаническим климатом.

В геоботанике для оценки экологических условий местообитания фитоценоза рассчитывается среднее индикаторное значение по фактору (как среднеарифметическое), по всем отмеченным в сообществе растениям. Это так называемый «качественный» способ расчета [4]. При изучении различных фитоценозов можно получить сопоставимые и сравнимые результаты.

Вопросы.

1. Что такое экологические шкалы?
2. Экологические шкалы каких авторов Вам известны?
3. В чем отличие оптимумных и амплитудных экологических шкал?
4. Охарактеризуйте экологические шкалы Д.Н. Цыганова.
5. Дайте характеристику экологическим шкалам Г. Элленберга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бавтуто, Г.А. Практикум по анатомии и морфологии растений: Учеб. пособие / Г.А. Бавтуто, Л.М. Ерей. Минск: Новое знание. 2002. 464 с.
2. Бельгард, А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард. Киев : Изд-во Киевского гос. ун-та им. Т. Г. Шевченко, 1950. 264 с.
3. Березина, Н.А. Экология растений: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Н.А. Березина, Н.Б. Афанасьева. М: Издательский центр «Академия», 2009. 400 с.
4. Булохов, А.Д. Фитоиндикация и ее практическое применение / А.Д. Булохов. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.
5. Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г. Вальтер. М.: Мир, 1982. 262 с.
6. Васильев, Е.А. Ботаника: Морфология и анатомия растений / Е.А. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский. Под общей ред. Т.И. Серебряковой. М.: Просвещение. 1988. 480 с.
7. Вишневская, А.А. Биоразнообразие пойменных лесов среднего течения реки Хопер (Саратовская область): дисс. канд-та биологических наук / А.А. Вишневская. Брянск: Гос. ун-т им. акад. И. Г. Петровского. 2007. 166 с.
8. Горышина, Т. К.. Экология растений: Учеб. пособие / Т.К. Горышина. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
9. Горышина, Т.К. Практикум по экологии растений: Учеб. пособие / Т.К. Горышина, И.С. Антонова, Ю.И. Самойлов / Под ред. В.С. Ипатова. СПб: Изд-во С-Петербургского университета. 1992. 140 с.
10. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров // Т. 1 : Папоротники, хвощи, плауны, голосемянные, покрытосемянные (однодольные). М. : Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований. 2002. 526 с.
11. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров // Т. 2 : Покрытосемянные (двудольные : раздельнолепестные). М. : Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований. 2003. 665 с.
12. Губанов, И. А. Иллюстрированный определитель растений Средней России / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров // Т. 3 : двудольные : раздельнолепестные). М. : Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований. 2004. 520 с.
13. Долгачева, В.С. Ботаника / В.С. Долгачева, Е.М, Алексахина. М.: Academia, 2003. 416 с.
14. Жизнь растений: в 6-ти томах / Гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. А.А. Федоров Т.1. Введение. Бактерии и актиномицеты. М.: Просвещение. 1974. 487.

15. Золотухин, А. И., Шаповалова А. А., Овчаренко А. А. Антропогенная динамика структуры и биоразнообразия пойменных дубрав Среднего Прихоперья / А.И. Золотухин, А.А. Шаповалова, А.А. Овчаренко, М.А. Занина. Балашов : Николаев, 2010. 164 с.
16. Золотухин, А.И, Занина М.А. Адаптации древесных растений после теплового стресса в Прихоперье / А.И. Золотухин, М.А. Занина // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия химия, биология, экология. Том 15. № 1. 2015. С. 93–98.
17. Культиасов, И.М. Экология растений. Учебник / И.М. Культиасов. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1982. 384 с.
18. Любимов, В.Б. К вопросу о жароустойчивости растений / В.Б. Любимов, Н.П. Котова, Р.Н. Ломадзе. Волгоград: Вестник Вол. ГУ. Серия 3. «Экономика. Экология», № 2. 2009. С.238-244.
19. Любимов, В.Б. Растения и дефицит влаги в почве / В.Б. Любимов, Н.П. Котова // «Естественные и математические науки в современном мире»: материалы VIII международной заочной научно-практической конференции. (22 июля 2013 г.). Новосибирск: Изд. «СибАК», 2013. С. 89–94
20. Матвеев, Н.М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны): учебное пособие / Н.М. Матвеев. Самара: Изд-во Самарский университет», 2006. 311 с.
21. Николайкин, Н.И. Экология: Учеб. для вузов / Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. М.: Дрофа, 2004. 624 с.
22. Попадюк, Р. В. Восточноевропейские широколиственные леса / Р. В. Попадюк, А. А. Чистякова, С. И. Чумаченко [и др.]. Под ред. О. В. Смирновой. М. : Наука. 1994. 364 с.
23. Поплавская, Г.И. Экология растений / Г.И. Поплавская. М.: Государственное издательство «Советская наука», 1948. 288 с.
24. Прокопьев, Е.П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): Учебник для биологических факультетов вузов / Е.П. Прокопьев. Томск: Томский государственный университет, 2001. 340 с.
25. Раменский Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижикова [и др.]. М., 1956. 471 с.
26. Раунер, Ю.Л. Тепловой баланс растительного покрова / Ю. Л. Раунер. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 210 с.
27. Реймерс, Н.Ф. Основные биологические понятия и термины: Кн. Для учителя / Н.Ф. Реймерс. М. : Просвещение. 1988. 319 с.
28. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. М. : Высшая школа. 1962. 378 с.
29. Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И.Г. Серебряков // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205.

30. Серебрякова, Т.И. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: Учеб. для вузов / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский. М. : ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.
31. Смирнова, О.В. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина [и др.]. под ред. Л. Б. Заугольновой. М. : Научный мир. 2000. 196 с.
32. Степина, Е.В. Эколого-флористическая характеристика степной растительности юго-западных районов Саратовской области / Е.В. Степина // Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук. Саратов. 2015. 20 с.
33. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. М. : Наука. 1983. 198 с.
34. Чернова, Н.И. Общая экология / Н.И. Чернова, А.М. Былова. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
35. Шенников, А.П. Экология растений / А.П. Шенников. М.: Государственное издательство «Советская наука», 1950. 374 с.
36. Яковлев, Г.П. Ботаника: Учебник для вузов / Г.П. Яковлев, В.А. Челомбитько / Под ред. чл.-корр. РАН, проф. Р.В. Камелина. СПб: СпецЛит, изд-во СПХФА. 2001. 680 с.
37. Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg. Gottingen. 1974. 216 p

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Учебное издание

А.А. Шаповалова

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебно-методическое пособие

Подписано в печать 28.12.15. Формат 60×84/16.
Уч.-изд. л. 4,4. Усл.-печ. л. 5,0.
Тираж 100 экз. Заказ № 180

Типография ЦВП «Саратовский источник»
г. Саратов, ул. Кутузова 138б, 3 этаж.
Тел. 52-05-93