

М. Г. ОПЕКУНОВА

**ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

*Учебное пособие*

Санкт-Петербург  
Медиапапир  
2021

УДК 581.5  
ББК 28.580  
О-60

Рецензенты:

*В. В. Дмитриев*, профессор кафедры гидрологии суши СПбГУ,  
доктор географических наук, уч. зв. профессор по кафедре  
Прикладной экологии, акад. РАЕН

*Н. В. Алексеева-Попова*, ведущий научный сотрудник ФГБУП  
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,  
кандидат биологических наук

*Опекунова М. Г. Экология растений: Учебное пособие.* — СПб.: Медиапа-  
пир, 2021. — 180 с. Библиогр. 8/14/6. Табл. 22. Рис. 69.

В учебном пособии изложены современные представления о процессах взаимодействия растений с окружающей средой, а также факторы, оказывающие влияние на эти процессы.

В основу учебника положена программа дисциплины «Экология растений», читаемой на кафедре геоэкологии Института наук о Земле Санкт-Петербургского государственного университета. Этот профилирующий курс был введен в учебный план основателем кафедры профессором В. Г. Морачевским в 1991 году, и в его основу положено учение, развиваемое в Ленинградском/Санкт-Петербургском университете В. Н. Сукачевым, А. П. Шенниковым, Т. К. Горышиной и др. Основные сведения, понятия и представления о взаимодействиях растений с окружающей средой были изложены в курсах лекций и учебниках «Экология растений» (А.П. Шенников, 1950 и Т.К. Горышина, 1979).

Пособие предназначено для студентов естественных факультетов университетов, обучающихся по специальностям «География», «Геоэкология» и «Природопользование», а также бакалаврам и магистрантам направления «Экология и природопользование».

*Печатается по решению Учебно-методической комиссии Института наук о Земле Санкт-Петербургского государственного университета.*

ISBN 978-5-00110-208-3

DOI 10.52565/9785001102083

© Опекунова М. Г. , 2021

© Медиапапир, 2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
<i>Глава 1. Предмет экологии растений</i>	6
<i>Глава 2. История экологии растений</i>	11
<i>Глава 3. Среда обитания и экологические факторы</i>	20
<i>Глава 4. Вода как экологический фактор</i>	33
4.1. Вода в природе	33
4.2. Эколого-физиологические показатели водного режима растений	42
4.2.1. Поступление воды в растения	42
4.2.2. Расход воды растением	44
4.2.3. Морфолого-анатомические и физиологические признаки водообеспечения растений	49
4.3. Экологические группы растений по отношению к воде	50
4.4. Экология водных растений	60
<i>Глава 5. Свет как экологический фактор</i>	67
5.1. Общая характеристика света	67
5.2. Влияние света на жизненные функции растений	76
5.3. Световой режим местообитания и понятие о световом довольствии растений	79
5.4. Приспособления наземных растений, ограничивающие повреждения, причиняемые ярким светом	83
5.5. Морфолого-анатомические особенности световых и теневых листьев	84
5.6. Фотопериодизм (актинометризм)	86
<i>Глава 6. Тепло как экологический фактор</i>	89
6.1. Общая характеристика тепла	89
6.2. Влияние температуры на жизнедеятельность растений	93
6.3. Влияние холода на растения	95
<i>Глава 7. Воздух как экологический фактор</i>	103
7.1. Общая характеристика атмосферного воздуха	103
7.2. Газоустойчивость и газочувствительность растений	107
<i>Глава 8. Почвенные (эдафические) экологические факторы</i>	112
8.1. Общая характеристика почвенных факторов	112
8.1.1. Гранулометрический (механический) состав	112
8.1.2. Органическое вещество почв	114
8.1.3. Коллоиды почв	116

8.1.4. Кисотно–щелочные свойства почв	117
8.2. Растения сфагновых болот	117
8.3. Влияние химических элементов на рост и развитие растений	120
8.3.1. Экологическое значение содержания в почве кальция	121
8.3.2. Азот	126
8.3.3. Фосфор	131
8.3.4. Магний	133
8.3.5. Калий	133
8.3.6. Сера	135
8.4. Особенности растений засоленных почв	136
8.5. Влияние микроэлементов на рост и развитие растений	138
<i>Глава 9. Влияние биотических факторов на растения</i>	154
9.1. Зоогенные, микробогенные и антропогенные факторы	154
9.2. Взаимодействие растений в сообществе	161
<i>Глава 10. Жизненные формы растений</i>	169
Рекомендуемая литература	178

## ВВЕДЕНИЕ

Развитие человеческой цивилизации, сопровождающееся ростом населения Земли, активным использованием природных ресурсов, развитием промышленности и агропроизводства, а также научно-техническая революция и интенсивная урбанизация привели к изменению природной среды и ее жизнеобеспечивающих компонентов – атмосферного воздуха, природных вод и почв. Наряду с этим наблюдается изменение биоразнообразия природных комплексов, снижение и исчезновение одних видов и появление других.

На фоне этих процессов стало развиваться направление рационального природопользования и охраны окружающей среды. В конце 20-го века отметилась общая экологизация всех научных дисциплин, направленная на решение проблем негативного изменения окружающей среды. В настоящее время «экология», «экологически чистый», «экологичный» широко применяются для оценки качества окружающей человека среды. Однако экология – это, прежде всего, наука, направленная на изучение взаимодействия живых организмов с окружающей средой. Наука, изучающая все сложные взаимосвязи в природе. В русском языке терминам «экология» и «окружающая среда», соответствует одно прилагательное «экологический» в отличие от других иностранных языков, где эти понятия разделены. Так, например, в английском языке: Ecology - ecological относится к изучению взаимосвязи живых организмов со средой обитания, а environment – environmental - указывает на природоохранную деятельность, направленную на сохранения свойств и функций окружающей человека среды. Мы же, говоря экологический, с одной стороны, размываем различия между этими двумя понятиями и вносим некоторую терминологическую путаницу, но, с другой стороны, объединяя их, мы таким образом подчеркиваем, что природоохранная деятельность должна основываться на научно-обоснованных мероприятиях с учетом законов экологии и естествознания в целом.

Важным компонентом природных ландшафтов является растительность. Растения чутко реагируют на любые изменения, происходящие в окружающей среде. Поэтому для оценки антропогенных изменений в природных экосистемах необходимо знать закономерности их взаимодействия со средой обитания, понимать особенности и структуру связей между растительными организмами и условиями их обитания. Только на базе этих знаний возможно решить главную прикладную задачу экологии – разработку принципов рационального использования природных ресурсов на основе сформулированных общих закономерностей организации жизни.

## ГЛАВА 1. ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Слово «экология» или как первоначально говорили ойкология образовано от греческого *oikos*, что означает «дом», «жилище», местопребывание и *logos* — наука, учение. В буквальном смысле экология – это наука об организмах «у себя дома». То есть дословно, экология— это наука о взаимодействиях живых организмов между собой и с их средой обитания. Термин был предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем в 1866 году в книге «Общая морфология организмов». Он писал: «Под экологией мы понимаем сумму знаний, относящихся к экономике природы: изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой, как органической, так и неорганической, и прежде всего – его дружественных или враждебных отношений с теми животными и растениями, с которыми он, прямо или косвенно, вступает в контакт. Одним словом, экология – это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими борьбу за существование».

В словаре Уэбстера дается следующее определение: Предмет экологии – это совокупность или структура связей между организмами и их средой. Иначе говоря, под экологией сейчас понимается учение о взаимоотношениях живых организмов с окружающей средой. Предмет экологии проще всего отразить, используя уровни организации живого вещества (рис. 1).

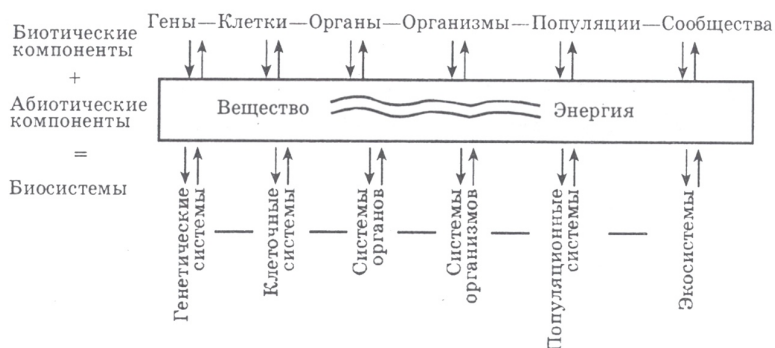


Рис. 1. Уровни организации вещества и предмет экологии (по Ю. Одуму, 1975)

Американский эколог Юджин Одум (Eugene Odum, 1913-2002) в книге «Основы экологии» (1975) представил связь биологических дисциплин в виде «слоеного пирога» (рис. 2). «Пирог биологии» состоит из горизонтальных слоев, представляющих собой фундаментальные подразделения: морфологию, физиологию, генетику, теорию эволюции,

молекулярную биологию и др. Эти науки изучают различные группы живых организмов. По вертикали пирог можно разделить на таксономические подразделения, которые изучают определенные группы организмов: животные, растения, бактерии, водоросли, грибы, простейшие, насекомые, птиц и т.д.

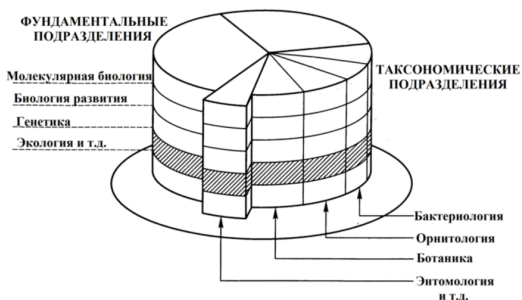


Рис. 2. Место экологии растений в «пироге биологии» (по Ю. Одуму, 1975)

Экология относится к фундаментальным разделам биологии и как таковая является составной частью каждого и всех таксономических подразделений. В ней выделяются такие направления как экология животных, экология растений, экология микроорганизмов и др. Экология растений — один из разделов экологии и биологии в целом.

*Объектом исследования экологии* являются экосистемы. Термин **экосистема** впервые был предложен английским экологом А. Тенсли в 1935 г. Под экосистемой он понимал совокупность организмов, обитающих в данном биотопе, которая, по его мнению, является именно системой, с её составными элементами, единой историей и со способностью к согласованному развитию.

В настоящее время под экологической системой или экосистемой понимают биологическую систему (биогеоценоз), состоящую из сообщества живых организмов (биоценоза), среды их обитания (биотопа), системы связей, осуществляющей обмен веществом и энергией между ними. Исходя из уровней организации живого вещества экология изучает в основном системы выше уровня отдельных организмов: популяции, биогеоценозы, а также всю биосферу. Предметом изучения служит организация и функционирование экосистем.

Согласно В.Н. Сукачеву любая природная система состоит из двух блоков - биотопа и биоценоза, образуя биогеоценоз (рис. 3).



Рис. 3. Структура биогеоценоза (<http://5biologiya.net/biogeotsenoz/Struktura-biogeotsenoza/006-Struktura-biogeotsenoza.html>)

Биотоп, т.е. природная среда включает компоненты: горные породы, атмосферный воздух, природные воды и почвы. Биогенные компоненты экосистемы представлены тремя группами организмов: продуцентами, консументами и редуцентами. Продуценты – это организмы, способные производить органические вещества из неорганических. К ним относятся автотрофы: фототрофы – зеленые растения, и хемотрофы – преимущественно некоторые бактерии. В состав биогенных компонентов экосистемы входят также консументы, т.е. гетеротрофы, организмы, потребляющие готовые органические вещества, создаваемые автотрофами, и редуценты - деструкторы, организмы, разрушающие отмершие останки живых существ, превращая их в неорганические и простейшие органические соединения.

Экосистема любого уровня представляет собой сложную самоорганизующуюся, саморегулирующуюся и саморазвивающуюся систему. Основной характеристикой экосистемы является наличие относительно замкнутых, стабильных в пространстве и времени потоков вещества и энергии между биотической и абиотической частями экосистемы. Она представляет собой комплекс, в котором между биотическими и абиотическими компонентами происходит обмен веществом, энергией и информацией.

Основными источниками энергии на Земле служат солнечная энергия, внутренняя энергия Земли и в настоящее время глобальный характер имеют антропогенные источники.

Перераспределение энергии Солнца приводит к формированию зональности, которой подчиняются все природные компоненты (рис. 4). Мы можем говорить о климатической зональности, зональности природных вод, почв, растительности и в целом о зональности ландшафтной оболочки. Проявлением внутренней энергии Земли служат секторность, дифференциация геологического строения и геохимическая специализация, а



также рельеф. Антропогенные факторы, согласно классификации В.Г. Морачевского и С.Б. Лаврова включают три группы воздействий. Это - ландшафтно-деструктивные (или их называют еще механические воздействия), к которым относятся нарушение форм рельефа в результате горных выработок, вырубки, урбанизация, опустынивание и др. Параметрические воздействия – такие как, электромагнитное, шумовое, тепловое и др. И Эмиссионные воздействия, включающее выбросы и сбросы различных химических веществ, поступающих в окружающую среду от антропогенных объектов.



Рис. 4. Факторы, определяющие интенсивность биологического круговорота

Саморегуляция экосистем обеспечивается наличием ряда свойств, основными из которых являются: эмерджентность, гомеостаз, стабильность, устойчивость и упругость. Именно эти свойства обеспечивают состояние экосистемы, как сложной динамической системы, характеризующейся наличием относительно замкнутых, стабильных в пространстве и времени потоков вещества и энергии между ее биотической и абиотической частями.

**Любая** экологическая система обладает эмерджентностью. Название эмерджентность происходит от англ. *emergent* - «возникающий, неожиданно появляющийся». В теории систем эмерджентность означает появление у системы свойств, не присущих её элементам в отдельности; иначе говоря, несводимость свойств системы к сумме свойств её компонентов. Примером может служить вода, химическое соединение H<sub>2</sub>O, имеющая совершенно иные свойства от образующих ее химических элементов – водорода и кислорода. В теории природных систем учет эмерджентности имеет первостепенное значение при моделировании и прогнозе изменения окружающей среды под влиянием антропогенного воздействия.

Природные системы обладают гомеостазом. Гомеостаз – это саморегуляция, способность сохранять постоянство своего внутреннего состояния посредством скоординированных реакций, направленных на поддержание динамического равновесия.

Примером саморегуляции природных систем служат, например, соленость Мирового океана, равная 35 промилям или, содержание кислорода в атмосферном воздухе на уровне 20,9%– все это проявление их гомеостаза.

Под воздействием внешнего стресса система, находящаяся в состоянии внутреннего динамического равновесия, стремится восстановить утраченное состояние, преодолеть сопротивление внешней среды. Согласно Ю. Одуму область, в пределе которой экосистема способна сохранять свою устойчивость, несмотря на стресс, характеризуется как гомеостатическое плато. При изменении в переменных, наблюдаются как отрицательные, так и положительные обратные связи, на которые реагирует система.

К важным свойствам природных систем, позволяющим сохранять динамическое равновесие, относятся такие показатели как стабильность, устойчивость и упругость. Стабильность обеспечивает отсутствие или быстрое затухание колебаний в системе. Под устойчивостью понимается способность восстановления прежнего состояния системы после ее возмущения. Упругость – это способность системы переходить из одного устойчивого состояния в другое.

Согласно принципу Ле-Шателье: внешнее воздействие, выводящее систему из равновесия, вызывает в ней процессы, стремящиеся ослабить результаты этого воздействия. За каждым из перечисленных свойств и определений стоят сложные физические, физико- химические, химические и биологические процессы, важную роль в которых играют растения и растительность. Знание и понимание их необходимо для оценки изменения природной среды и выявления антропогенной составляющей в происходящих вокруг нас явлениях.

Особое положение растений в экосистеме связано с их автотрофным питанием, способностью создавать под действием энергии Солнца из простых неорганических соединений сложные органические вещества. Для поддержания биогеохимических циклов биосферы и ее гомеостаза необходимо в первую очередь обеспечить оптимальные условия для деятельности продуцентов. Находясь в начале трофической цепи, они определяют круговорот материи и энергии в биосфере. В наземных экосистемах с лесной растительностью биомасса продуцентов составляет 90% и более от всей биомассы биоценоза, поэтому растительность определяет многие важные параметры экосистем.

## ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Экология растений развивалась в целом вместе с естествознанием и неразрывно связана в своем развитии с историей биологии и, в частности, ботаники. Разнообразные экологические сведения накапливались многими поколениями людей при собирательстве, которое было одним из основных занятий древнего человека. Экологических знаний требовало и выращивание растений, земледелие, развившееся в неолите. Экологические сведения были запечатлены на древнехеттских глиняных табличках, возраст которых превышает 3000 лет.

Первые обобщения экологической информации о растениях были сделаны в античном мире. В трудах Теофраста (371-286 гг до н.э.), ученика Аристотеля, содержатся научные обобщения распространения растений, приуроченности их к местообитаниям, изменения внешнего вида и формы растений. Теофраст считается «отцом ботаники» и основателем ее как самостоятельной науки. Участвуя в походах А. Македонского, он отмечал изменение внешнего вида растений и формы роста под влиянием внешних условий. В дошедших до нас трудах «Естественная история растений» (10 томов) и «О причинах растений» (8 томов) он обобщил свои наблюдения и предложил первое разделение растений (жизненные формы) на деревья, кустарники, полукустарники и травы.

Римский ученый Плиний Старший (23—79 гг. н. э.) в «Естественной истории» (37 книг), являющейся энциклопедией естественно-научных знаний Античности, изложил результаты эколого-ботанических исследований.

В раннем средневековье ботанические знания накапливались в монастырях, где выращивались лекарственные травы. Они сочетались с суеверием, верой в магические силы растений и колдовство. Изучение природы сочеталось с обязательным знанием латыни, обменом научной информацией. В период позднего средневековья (XII—XIII вв.) развитие науки во многих европейских странах привело к открытию светских школ и первых университетов. К этому периоду относятся труды крупнейшего ученого-схоласта Альберта Великого (1193-1280 гг), немецкого философа и теолога, члена монашеского ордена доминиканцев, в ведении которого была инквизиция и борьба с ересью. Он преподавал в Кёльне и Париже и в своем трактате о растениях касался разных экологических вопросов: причин зимнего покоя растений, влияния качества почвы на жизнь растения, зависимости роста и развития растений от солнечного тепла. Последователь Аристотеля, он считал, что растения обладают душой, и допускал и

описывал взаимопревращения видов (ячменя в пшеницу и наоборот, дуба в виноград), связанные с изменением почв и т.д.

Эпоха Великих географических открытий расширила кругозор ботаников и обогатила сведениями о мире растений вновь открытых земель. В это время создавались коллекции растений, организовывались ботанические сады. Итальянский врач и ботаник А. Чезальпино (1519—1603) описал функции отдельных частей растений, разработал систему растительного царства. Французский ботаник и путешественник Ж. Ф. Турнефор (1656—1708) исследовал распределение растений в горах. Английский ботаник Д. Рей (1627—1705) указал, что на распространение растений влияют географическая широта и высота над уровнем моря, показал, что растения имеют различную выносливость по отношению к факторам местообитания.

В целом период с эпохи Возрождения вплоть до XIX в. ознаменовался «инвентаризацией» живой природы. Ботанические исследования этого времени в первую очередь связаны с К. Линнеем (1707—1778). Он ввел в научный обиход не только понятия бинарной номенклатуры и основ систематики организмов в «Системе природы» (1735), но и занимался экологическими исследованиями. К. Линней описал растительный покров гор, тундр и болот, предложил типологию местообитаний растений. В его трудах присутствует также представление об «экономии природы» — упорядоченности естественных процессов, направленных на поддержание равновесия в природе. Эта упорядоченность понималась им с точки зрения креационизма: Творец специально создал разные группы организмов для исполнения определенных ролей, поэтому растения служат пищей травоядным, которым хищники не позволяют чрезмерно размножаться. К. Линней стал первым президентом Шведской академии наук и в 1739 г. был избран почетным членом Петербургской академии наук.

В XVII-XVIII вв. изучение географии растений приносит новые научные сведения о связи растительности с особенностями местообитаний. Значительный вклад в разработку ботанических и экологических знаний внесли академики Петербургской академии наук. С. П. Крашенинников (1711—1755) при описании Камчатки представил элементы ее ботанической географии. И. Г. Гмелин (1709—1755) изучал растительный покров Западной и Восточной Сибири. П. С. Паллас (1741—1811) исследовал растения и растительные сообщества Крыма. И. П. Лепехин (1740—1802) описал растительный покров пустынь, тропиков, умеренной зоны, указал на зависимость растений от изменения климата.

Начало XIX в. ознаменовалось публикацией труда А. Гумбольдта «Идеи о географии растений» (1807). А. Гумбольдт (1769—1859) организовал экспедиции в

Центральную и Южную Америку, на Урал, в Сибирь, исследовал разные страны Европы. Его ботанико-географические исследования носили и экологический характер: он выявил различия в распределении разных групп растений, обосновав зонально-климатическое распределение растительности. А. Гумбольдт сформулировал положение о широтной и высотной зональности, разделил растительный покров на пояса, выделил 19 «основных форм» растений (жизненных форм) и основные физиономические черты ландшафтов. Гумбольдту принадлежит заслуга в переходе от изучения отдельных растений к познанию растительного покрова как целостности. Его считают основоположником экологической географии растений. Исследования Гумбольдта повлекли за собой ряд подобных работ.

В начале XIX в. во Франции Ж. Б. Ламарк предложил свою концепцию круговорота веществ на Земле, в которой живым организмам отводилась очень важная роль. Он полагал, что только деятельность организмов, приводящая к созданию сложных соединений, способна противостоять естественным процессам распада. Концепция Ламарка была умозрительной, не всегда соответствовавшей химическим данным, но в ней уже был ряд положений о биосфере, получивших развитие много позже.

XIX в. отмечен большим числом основополагающих работ по экологии растений. Так, английский ботаник Х. Уотсон в 1833 г. предложил субординированную типологию экологических факторов, включающих тепло, увлажнение, световые условия, экспозицию склонов, механические и химические свойства почв и др.; отмечал важность сочетания факторов. Крупнейший французский ботаник Огюст Декандоль (1778—1841) в «Очерках начальной географии растений» (1820) дал определения и подчеркнул различие понятий «местонахождение» и «местообитание». В 1832 г. он обосновал выделение особой науки «эпирреологии», соответствующей современному пониманию аутоэкологии. Среда определялась им как совокупность условий, воздействующих на растения. Выясняя роль разных факторов в распределении растительности, О. Декандоль подчеркивал также важность конкуренции между видами за ресурсы. Выделил классы растений лугов и пастбищ, скал, лесов, гор, морские растения и т.д. В 1809 г. он издал курс «Физиология растений», где детально рассмотрел влияние внешних условий на жизнь и физиологические функции растений. А.П. Шенников назвал его первым учебником по экологии растений.

Сын О. Декандоля Альфонс Декандоль (1806—1893), развивая идеи А. Гумбольдта, продолжил анализ расселения растений по земному шару в зависимости от современных и исторических причин. Особое внимание уделял температуре, свету, составу почв, влажности, а также особенностям строения плодов и семян. В 1855 г. он издал курс «География растений», где классифицировал местообитания, основываясь на таких

факторах внешней среды, как температура, свет, влага и почва. А. Декандоль отмечал ограничивающее влияние на распространение растений климатических факторов, в первую очередь температуры периода вегетации (особенно периода цветения), изучал связь растений с почвами и указал на высокую пластичность растений из-за их «прикрепленности» и невозможности «уйти от неблагоприятных факторов». Позднее, в 1872 г. был опубликован капитальный труд А. Гризебаха (1814—1879), где впервые дано описание основных растительных сообществ всего земного шара.

Весомый вклад в развитие экологии растений внесли ученые, занимавшиеся агрохимией. Заложивший ее основы Ж. Буссенго показал, что все растения нуждаются в почвенном азоте. Он также выявил, что для успешного завершения развития растениям необходимо разное количество тепла, которое можно учесть, ежедневно суммируя температуры в вегетационный период. В 1840 г. Ю. Либих сформулировал Закон минимума, не потерявший своего значения и в современной экологии. Он показал, что необходимые растению химические элементы незаменимы. В современной экологии выявленная им закономерность учитывается при изучении факторов, ограничивающих распределение и численность организмов.

Эволюционное учение и публикация в 1859 г. Ч. Дарвином (1809—1882) книги «Происхождение видов путем естественного отбора» оказали большое влияние на развитие биологических наук. Представления о единстве организма и среды, изменчивости организмов, наследовании признаков и естественном отборе явились основополагающими и для экологии растений. Эволюционная теория созрела в умах разных естествоиспытателей (Э. Дарвин, А. Уоллес и др.) до выхода в свет основных трудов Ч. Дарвина. В нашей стране А. Н. Бекетов в работе «Гармония в природе» (1858) излагал сведения об изменении растений в различных условиях обитания, о борьбе за существование. Однако только после 1859 г. эволюционное мышление стало господствующим среди естествоиспытателей. Так, в русле эволюционных идей проводил исследования по экспериментальной экологии растений профессор Казанского университета Н. Ф. Леваковский. Его диссертация «О влиянии некоторых внешних условий на форму корней» была написана в 1868 г. Последователь и пропагандист дарвинизма немецкий ученый Э. Геккель в 1866 г. ввел в науку термин «экология».

Экология растений фактически оформляется в самостоятельное направление в конце XIX в. после опубликования работ датского ботаника Е. Варминга (1842—1924). Но официально в качестве самостоятельной отрасли ботаники экология растений была признана в 1910 г. на III Всемирном ботаническом конгрессе в Брюсселе. Книга Е. Варминга об экологической географии растений (1895) сыграла большую роль в развитии

экологии растений в разных странах. В ней обобщена и систематизирована основная в то время экологическая информация. Варминг представил обзор и классификацию всех экологических абиотических и биотических факторов, влияющих на жизнь растений, ввел в научный обиход представления о гидрофитах, ксерофитах, мезофитах, галофитах. В России его книга была переведена и издана дважды — в 1901 и 1902 гг. В последнем издании в приложении дана обобщающая сводка Г. И. Танфильева о растительном покрове России. В своих работах особое внимание он обращал на роль почвенного покрова в распределении растений и растительности. Продолжением «морфолого-биологического» направления в экологии растений, основанного Е. Вармингом, явилась работа немецкого ботаника-фитогеографа О. Друде «Экология растений» (1913), где он представил систему жизненных форм растений (55 основных форм со многими подразделениями).

Основателем экологии растений наряду с Е. Вармингом является немецкий ботаник А. Шимпер (1856—1901). В 1898 г. вышла его книга «География растений на физиологической основе», где обобщена вся западная фитогеографическая, экологическая и фитоценотическая литература конца XIX в., давшая основу для эколого-физиологического направления исследований. Особое внимание А. Шимпер уделял трем экологическим факторам: теплу, гидрометеорологическим условиям (в том числе ветру) и почве. Им отмечена также приуроченность различных видов растений к определенным экотопам, обращено внимание на эколого-физиологические особенности растений. В это время экология рассматривалась учеными как ответвление физиологии, осуществляющее исследования непосредственно в природе и акцентирующее внимание на воздействии факторов среды на организм.

Говоря о бурном развитии биологии в XIX в., К. А. Тимирязев (1908) назвал это столетие веком наук, когда возникли и развились новые естественные науки и направления. Подчеркнув значение эволюционных идей для развития науки, он назвал XIX в. веком Ч. Дарвина. К. А. Тимирязев также отметил, что «рядом с морфологией описательной нарождается морфология экспериментальная» и наметилось «сближение задач морфологии и физиологии». В экологии растений оформилось особое направление — функциональная, или физиологическая, экология. К.А. Тимирязев в 1872 г., первым из исследователей, установил положительное действие  $Zn$  на рост и развитие растений.

Стали развиваться экспериментальные методы исследований. А.Н. Бекетов опубликовал работы по влиянию света на форму растений, морфологическую и анатомическую структуру. Исследования Ж. Константена были посвящены изменению формы листа у растений-амфибий, Г. Боннье – изменение формы роста при пересадке

растений с равнин в горы. Были установлены признаки анатомической структуры, способствующие адаптации к изменению условий освещения и увлажнения и т.д. Ряд работ был посвящен экологии фотосинтеза. В нашей стране эколого-физиологические исследования продолжил Б. А. Келлер (1901, 1903, 1907 и др.). Работы Б. А. Келлера (совместно с почвоведом Н. А. Димо) «В области полупустыни» (1907) и по экологии галофитов (1912) являются классическими.

С усовершенствованием полевых экологических приборов развивалось эколого-физиологическое направление, продолженное в работах Л. А. Иванова (влияние света), И. И. Туманова (морозостойкость), П. А. Генкеля (солеустойчивость). Большое внимание уделялось исследованиям физиологических процессов: водного режима (Н.А. Максимов, Б.А. Келлер, О. Штоккер, Г. Вальтер и др.), изменению фотосинтеза (С.П. Костычев), пигментов листа (В.Н. Любименко).

В 1910 г. на III Всемирном Ботаническом конгрессе в Брюсселе экология растений была признана самостоятельным разделом ботаники. Содержание ее было обозначено как «изучение совокупности отношений растений и растительных сообществ к среде их обитания». Были выделены разделы экологии – аутэкология и синэкология. Областью исследования экологии растений впоследствии стал аутэкологический уровень – изучение взаимодействия особей растений со средой обитания. Синэкологический уровень, раздел экологии, изучающий многовидовые сообщества организмов, отошел к фитоценологии.

Большой вклад в развитие экологии растений внесли фитоценологи, изучающие сообщества растений. Важную роль в формировании экологической проблематики и становлении ее методологии сыграло представление о сукцессии. Концепцию сукцессии детально разработал Ф. Клементс, который считал растительное сообщество подобным организму целостным образованием, претерпевающим изменения, аналогичные онтогенезу.

Российские ботаники уделяли большое внимание синэкологическим исследованиям. Так, С. И. Коржинский, изучая границу между лесом и степью, отмечал важность воздействия самих растений на среду, их способность делать ее более пригодной для произрастания других видов. Большое значение для развития экологии растительных сообществ имели труды В. В. Алехина, В. Н. Сукачева, Л. Г. Раменского, А. П. Шенникова и других геоботаников. В. Н. Сукачев предложил классификацию сукцессий, экспериментально исследовал конкуренцию, проводил изучение истории растительности. Он внес весомый вклад в учение о растительных сообществах, которые рассматривал как целостные структуры, образованные в результате коэволюции растений. В 1940-е годы он разработал учение о биогеоценозе, включающем наряду с растительным



сообществом почву, климат, воды, животных, микроорганизмы и др. Большое внимание уделялось изучению послепожарных восстановительных сукцессий (Пушкина, 1938; 1960; Корчагин, 1954, 1968; Репиевский, 1961 и др.).

В 1920—1940-е годы формируется теоретическая основа современной экологии, предлагаются первые математические модели, вырабатывается методология проведения экологических исследований. В это время оформляются два основных подхода: популяционный, уделяющий основное внимание динамике численности организмов и их распределению в пространстве, и экосистемный — концентрирующийся на процессах круговорота вещества и трансформации энергии.

Уже в 1920-е годы были высказаны взгляды о том, что виды растений «не рота солдат, шагающих в ногу», что они по-разному реагируют на факторы среды и по-разному распределены в ней. Исходя из этого растительные сообщества должны рассматриваться как условные образования с размытыми границами. В 1924 г. Л. Г. Раменский подчеркнул экологическую индивидуальность видов и непрерывность растительного покрова, зависимость его от множества факторов. Неизменными он считал только законы сочетаемости растений, которые и следовало изучать. В США сходные взгляды в те же годы независимо развивал Г. Глизон. В его «индивидуалистической концепции», выдвинутой в противовес организмистским представлениям Ф. Клементса (о сообществе как аналоге организма), также подчеркивалась независимость распределения разных видов растений друг от друга и непрерывность растительного покрова. Но широко популяционные исследования растений развернулись только в 1960-е годы. В России лидером этого направления были Т. А. Работнов и А. А. Уранов, в Великобритании — Д. Харпер.

Параллельно развивалось экосистемное направление исследований. В СССР в 1930-х годах Л. Л. Россолимо предложил «балансовый подход», уделяющий основное внимание круговороту веществ и трансформации энергии. Г. Г. Винберг разработал метод исследования создания растениями органического вещества, позволявший судить о продуктивности фотосинтеза по количеству выделившегося кислорода. Позднее Г. Райли и Р. Линдеманом в США были сделаны аналогичные работы, в которых предложена общая схема трансформации энергии в экосистеме. В частности, продемонстрировано, что при переходе энергии с одного трофического уровня на другой (от растений к травоядным животным и т. д.) организмам каждого следующего уровня достается не более 10 % энергии организмов предыдущего уровня. Рассмотрена роль растений в экосистемных процессах.

Большое значение имели работы В.И. Вернадского. Учение о биосфере, ноосфере, биогеохимии явилось основой биогеохимического направления в экологии. Исследования минерального питания растений неразрывно связаны с разработкой основ учения о микроэлементах. В нашей стране развитию этого направления посвящены труды В.И. Вернадского, А.П. Виноградова, Е.В. Бобко, М.Я. Школьника, Я.В. Пейве, Д.П. Малюги, П.А. Власюка, В.А. Ковды, М.В. Каталымова, В.В. Ковальского. Дальнейшее его развитие получило в трудах Н.Г. Зырина, М.А. Глазовской, И.Г. Важенина, В.В. Добровольского, Б.Я. Ягодина, К.В. Веригиной, Ю.А. Добрицкой, В.Б. Ильина и других исследователей.

Во второй половине XX в. завершается становление экологии как самостоятельной науки, имеющей собственную теорию и методологию, круг проблем и подходы к их решению. В связи с широким применением математических подходов для решения различных экологических проблем развилась количественная экология. Математические модели становятся более реалистичными, их предсказания проверяются экспериментально и по наблюдениям в природе, которые все чаще проводятся для тестирования теоретически разработанных гипотез. Работы 1960—1970-х годов были ориентированы на выяснение общих принципов устройства любых сообществ, а в 1980-е годы основное внимание перенесено на механизмы формирования их структуры. Например, при изучении вытеснения одного вида другим экологи прежде всего стали интересоваться этим процессом и особенностями видов, предопределяющими исход взаимодействия. Особое внимание стало уделяться эволюции жизненного цикла и стратегиям выживания растений. Поскольку возможности организмов всегда ограничены, а за каждое эволюционное приобретение приходится расплачиваться, то между признаками возникают отрицательные корреляции — «трейдоффы».

В последние десятилетия большое внимание стало уделяться методологии экологических исследований. Было обращено внимание на то, что многие фундаментальные экологические теории, сформулированные в XX в., содержали «мифологический» (романтический) компонент, опирались на признание слишком высокой целостности экологических явлений и наличие «жестких» связей между средой и биологическими объектами (Гиляров, 2001, 2003; Миркин, Наумова, 2005; и др.). Подвергнута сомнению всеобщность ряда установившихся экологических концепций (правило 10 %, модель «хищник—жертва», положения «островной биогеографии», принцип конкурентного исключения и др.). Выявление множества исключений из установленных ранее принципов и правил экологии привело к необходимости очертить рамки их применимости, внести смягчающие коррективы в законы. Стала разрабатываться идея шкалирования биологического времени и пространства (признание

необходимости выделять разные закономерности для объектов разного размера и продолжительности жизни). Показано, что динамичность, нестабильность в малых масштабах может быть условием стабильности в больших. Таким образом, как и во многих науках в это время, в экологии наметился отход от универсализации экологических закономерностей, внимание к разнообразию, частным случаям (методология ситуационных исследований — case studies) (Философия и методология науки, 1996).

### ГЛАВА 3. СРЕДА ОБИТАНИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В широком смысле под средой (окружающей средой) понимают совокупность материальных тел, явлений и энергии, влияющих на организм. Все живые организмы предъявляют к условиям местообитания определенные требования (Сукачев, 1928; Алехин, 1938; Walter, 1973; Василевич, 1983 и др.). Они были выработаны в процессе развития вида и определяют его существование в условиях соответствующей экологической ниши.

Влияющие на организмы процессы и явления в компонентах окружающей среды называют *экологическими факторами*. Растение относится к ним небезразлично. При этом совокупность необходимых факторов, без которых растение не может существовать (свет, вода, тепло, воздух, почва и др.), иногда называют *условиями существования* (если этих условий нет, жизнь данной группы растений невозможна). Среди экологических факторов специально выделяют *средообразующие*, определяющие специфику данной среды жизни (например, в водной среде — это вода, а в воздушной — воздух). Средообразующие факторы находятся в избытке, и колебания их количественных значений не ограничивают жизнедеятельность организмов. В любое время среда действует на растение как единое целое, поэтому выделение отдельных ее факторов в значительной степени условно. Однако для удобства изучения экологические факторы выделяют и объединяют их в группы.

Существуют различные классификации экологических факторов. Широко распространено разделение факторов по типу воздействующего объекта на *абиотические* (физико-географические: факторы экотопа — свет, тепло, вода, воздух, климатические, эдафические, орографические, химические и т.д.) и *биотические* (фитогенные, зоогенные, антропогенные и т.д.). Некоторые авторы все формы влияния человека на растения предлагают рассматривать отдельно как самостоятельную группу *антропогенных* факторов. Сюда относят многостороннюю деятельность человека, влияющую как непосредственно на растения и их сообщества, так и на все параметры местообитания.

На живой организм всегда действует совокупность абиотических и биотических экологических факторов. По способу воздействия их подразделяют на *прямодействующие* и *косвеннодействующие*. Прямодействующие непосредственно влияют на обмен веществ и развитие организмов, а косвеннодействующие воздействуют на них через изменение других факторов. К прямодействующим относятся, например, тепло, вода, химический состав и т.д.; к косвеннодействующим — рельеф (высота над

уровнем моря и экспозиция склона), географическая широта, удаленность от океана, материнская горная порода, гранулометрический состав почвы и др., которые влияют на растения, перераспределяя тепло, воду, химические элементы на поверхности Земли. Все эти факторы действуют и на растения, и на другие компоненты экосистемы, которые в свою очередь опосредованно влияют на ботанические объекты. При этом один и тот же фактор может быть как прямо-, так и косвеннодействующим. Так, например, вода как экологический фактор может определять условия увлажнения местообитания через ее количественные показатели, а также косвенно влиять на воздушный, температурный или химический режимы.

Г. Вальтер (1960) предложил делить экологические факторы на *первичные* и *комплексные* (рис. 5). К первичным он отнес тепло, воду, свет, химизм и механические факторы; к комплексным — климатические, орографические, эдафические и биотические. Обе группы факторов в природе тесно связаны между собой. Так, тепловые условия конкретного местообитания зависят от всех первичных и комплексных факторов. Они определяются климатом региона и микроклиматом фитоценоза, зависят от рельефа и характера поверхности почвы, от влажности субстрата и т.д. Обеспеченность водой также зависит от макро- и микроклимата, орографических и почвенных условий. Световые параметры местообитания определяются климатом, экспозицией склонов, биотическим затенением и отражающей способностью почвы. Химизм местообитания зависит от почвы, атмосферы и обитающих организмов, а механические факторы — от воздействия климата (ветер, выпадения разных форм осадков), уклона поверхности рельефа (осыпи), организмов (вытаптывание). Одновременно происходят взаимодействия и между первичными и комплексными факторами. Так, тепло связано с обеспеченностью местообитания светом, водой, а также с гранулометрическим составом почв и отчасти их химизмом (например, богатые гумусом почвы темнее и лучше прогреваются), а эдафический фактор, определяется и климатом, и рельефом, и влиянием живых организмов.



Рис. 5. Классификация экологических факторов по Г. Вальтеру (1960)

При этом эффект от воздействия первичнодействующих (тепло, вода, свет, химизм, механические) и комплексных экологических факторов (климатические, орографические, эдафические, биотические) в связи с эмерджентностью может сильно различаться (Вальтер, 1960).

Совокупность всех факторов, действующих на растения в данном месте, объединяют в понятие условия *местообитания* в отличие от *местоположения* — географической характеристики, указывающей на место в пространстве, занимаемое объектом. Комплекс условий в конкретном месте сильно изменен разными живыми организмами. В этой связи принято различать понятия экотопа и биотопа. *Экотоп* — это первичный комплекс физико-географических факторов, а *биотоп* — среда, уже видоизмененная средообразующей деятельностью организмов. В этом понимании биотоп соответствует местообитанию.

Экотоп формируется многими экологическими факторами, сложно взаимодействующими друг с другом. Многие из них изменяются согласованно. Такое изменение сопряженных экологических факторов Р. Уиттекер предложил рассматривать как интегрированное явление, которое назвал *комплексным градиентом*. Например, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степи еще и их засоление за счет усиления капиллярного поднятия засоленных вод к поверхности почвы. Изменение увлажнения влияет на протекающие в почве биохимические процессы и активность микроорганизмов, осуществляющих гумификацию и минерализацию органики. Изменение температуры также вызывает цепь процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований в почве. В этой связи Р. Уиттекер (1980) отметил, что экологических факторов, не объединяющихся в комплексные градиенты, не существует.

Те комплексные градиенты, которые наиболее сильно влияют на растительный покров, называют *ведущими*. Они всегда включают изменение на данной территории лимитирующих факторов. Так, в тундре ведущим комплексным градиентом является количество тепла (влаги там достаточно, а чем теплее субстрат, тем активнее микробиологическая переработка остатков и лучше обеспеченность элементами питания). В тайге ведущий комплексный градиент связан с богатством почв, а в степи — с увлажнением. Результат взаимодействия факторов увлажнения и богатства почвы отражен В. Н. Сукачевым (1964) в эколого-фитоценотической классификации лесов (рис. 6). Д. Тильман в «главный комплексный градиент продуктивности» объединил почвенное питание и свет. На все эти комплексные градиенты может накладываться влияние выпаса, засоления (тоже комплексных градиентов) и т. д. (Миркин, Наумова, 1998).

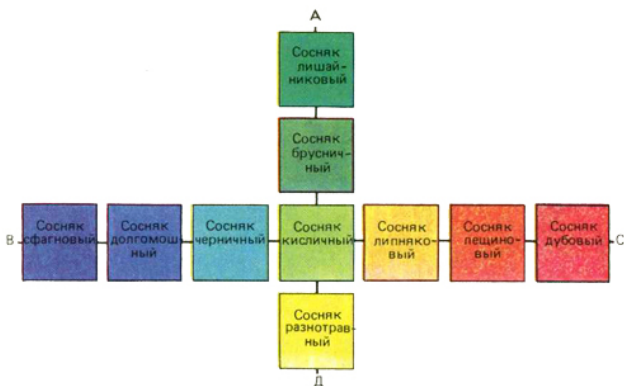


Рис. 6. Схема типов сосновых лесов по В.Н. Сукачеву, 1961:

ряд А – ряд постепенного увеличения сухости почвы, ряд В – увеличение застойного увлажнения, ряд С – увеличение богатства почвы, ряд Д – увеличение проточного увлажнения.

В схеме еловых лесов дополнительно выделен ряд Е – переход от застойного к проточному увлажнению.

Проблема заключается в том, что взаимодействующие факторы по-разному влияют на живые организмы в разные фазы его онтогенеза (Шенников, 1950; Ellenberg, 1956; Раменский, 1956; Одум, 1975; Работнов, 1974 и др.). Кроме того, экологические особенности особей меняются с возрастом и зависят от жизненного состояния. При старении организма меняется скорость метаболизма, физиологическое состояние тканей, органов, потребность в питании и др. (Кулагин, 1974). Необходимо учитывать генетическую неоднородность популяции. Наряду с этим большое значение в биоиндикационных исследованиях имеет учет «эффекта замещения» или «эффекта компенсации», антагонизма или синергизма факторов внешней среды, явление последействия (Алехин, 1938; Кабата-Пендиас, 1989 и др.).

Компенсаторный эффект одного фактора другим отражен в **правиле постоянства местообитания** (или правиле замещения), сформулированном в начале XX в. В. В. Алехиным. Он подчеркивал, что в природе одни условия среды могут до некоторой степени быть замещены другими, что позволяет многим растениям произрастать в разных местообитаниях. По В. В. Алехину, сходное экологическое действие может оказывать разная совокупность факторов. Например, степные растения плакоров, продвигаясь на север, переходят на южные склоны или на более теплые известковые почвы.

Близко по смыслу и сформулированное В. В. Алехиным ботанико-географическое **правило предварения**: плакорный вид (и биоценоз) предваряется на юге или на севере в соответствующих биотопах (там условия существования для него меняются мало в связи с

меньшей или большей инсоляцией склонов разной экспозиции). Так, в ряде случаев формируются фрагменты растительности, соответствующие более северным или южным зонам (например, степные участки в тайге или участки леса в степной зоне).

Проявление этих факторов приводит к тому, что склоны северной экспозиции несут на себе растительные группировки, свойственные более северной растительной зоне (или подзоне), а склоны южной экспозиции — растительные группировки, характерные для более южной растительной зоны (или подзоны).

Экологические факторы очень разнообразны, и каждый вид, испытывая их влияние, реагирует по-разному. Вместе с тем, существуют общие закономерности их воздействия, Любой экологический фактор характеризуется определенными количественными показателями: интенсивностью и диапазоном действия. Биологический процесс может осуществляться не при любых изменениях фактора, а только в пределах двух его значений — максимального и минимального, которые представляют собой границы толерантности данного процесса относительно определенного экологического фактора. Согласно «закону минимума» Ю. Либиха (1840) и «закону толерантности» В. Шелфорда (1915) существование вида определяется лимитирующими факторами в области пессимума в максимальных и минимальных значениях. Вблизи кардинальных точек максимума и минимума лежат сублетальные величины экологического фактора, а за пределами зоны толерантности — летальные.

При этом любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые объекты. При отклонении от них наступает угнетение организмов, а после достижения критических значений — гибель. Например, растения плохо переносят и сильную жару, и сильные морозы, а оптимальными для большинства из них являются средние температуры. Одинаково неблагоприятны для них засухи и постоянные проливные дожди. Закон оптимума указывает на важность для жизнеспособности организма меры воздействия каждого фактора. Графическим выражением этой зависимости является оптимальная кривая, где по горизонтали указывается интенсивность воздействия фактора, а по вертикали — степень благоприятности его воздействия (рис. 7).



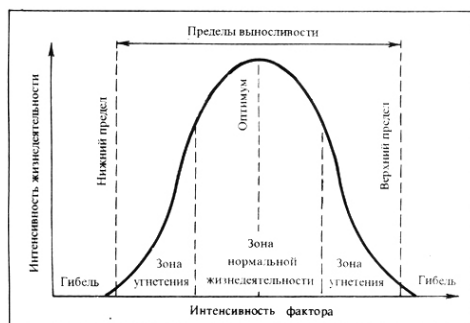


Рис. 7. Схема действия экологического фактора на растение: 1 — зона оптимума, 2 — зоны пессимума, 3 — пределы толерантности; max, min — кардинальные точки

В центре под такой кривой располагается *зона оптимума*. При оптимальных значениях фактора наблюдаются наилучшие показатели жизнедеятельности растений: они активно растут, питаются и размножаются. Чем больше отклонение фактора от этих показателей, тем менее это благоприятно для растений. На схеме по обе стороны от зоны оптимума располагаются *зоны пессимума* (или зоны угнетения). В месте пересечения кривой с горизонтальной осью находятся две *кардинальные*, или *критические, точки* — *минимума* и *максимума*. Они соответствуют крайним значениям фактора, за пределами которых наступает смерть организма. Расстояние между критическими точками показывает степень выносливости организмов по отношению к изменениям данного фактора, или его *толерантность*. И оптимумы, и пессимумы по конкретному фактору могут быть смещены действием других факторов. Так, прогрессивная агротехника может существенно расширить зону оптимума и пределы толерантности (экологическую амплитуду) возделываемого вида.

Условия, соответствующие точкам, близким к критическим, особенно тяжелы для выживания, и их называют *экстремальными*. Для растений важны сила, продолжительность и повторяемость экстремальных проявлений фактора. Так, кратковременные и редко случающиеся морозы и засухи обычно не ограничивают возможность распространения вида в данном районе. Но особенно жестокая засуха или очень сильный мороз приводят к необратимым повреждениям живых тканей.

Большое значение имеет положение оптимума, при котором наблюдается наивысшая продуктивность вида, а также ширина диапазона фактора. Для обозначения

узкого диапазона по отношению к какому-либо условию местообитания употребляется приставка стено-, а для широкого — эври-. Узкий диапазон фактора определяет стенопотность или стенобиотность вида. Широкий диапазон к факторам окружающей среды называют эвритопностью или эврибиотностью. Вид может иметь широкую экологическую амплитуду по отношению к одному экологическому фактору и узкую – по отношению к другому. Так по отношению к температуре виды могут быть стенотермными или эвритермными, по отношению к воде – стеногидрическими или эвригидрическими, по отношению к засолению стеногалинными или эвригалинными. В целом по отношению к местообитаниям – стеноойчными или эвриойчными.

Следует иметь в виду, что существует два типа оптимумов вида — *аутэкологический* (или потенциальный, физиологический) и *синэкологический* (или фитоценотический, фактический). Первый подразумевает те условия, которые вид потенциально может занять при отсутствии конкуренции с другими видами, поэтому И. М. Культиасов (1982) называет его потенциальным, который отражает физиологические возможности вида (по Г. Элленбергу, физиологический), свойствен виду (по Т. А. Работнову, аутэкологический). А. П. Шенников и М. В. Марков назвали его экологическим, так как он соответствует оптимальным значениям экологических (абиотических) факторов, при которых может наблюдаться наилучший рост растения (наибольшее накопление биомассы и т. п.). Аутэкологический оптимум может быть выявлен в одновидовых группировках (например, в искусственно созданных посевах или посадках).

Однако растения в природе обычно образуют сообщества, в которых разные виды сосуществуют друг с другом. Если рассматривать естественное распространение вида и его роль в растительных сообществах, то для этого также можно выделить оптимальные значения экологических факторов. Условия среды, в которых вид играет наибольшую роль в естественном растительном покрове, конкурируя при этом с соседями, И. М. Культиасов (1982) определяет как синэкологический (или фактический) оптимум, а Т. А. Работнов называет фитоценогическим. Г. Элленберг именует его оптимумом экологическим, подчеркивая этим участие в его определении среды. Из-за зависимости от конкурентной обстановки этот оптимум для вида не является неизменным. Он выявляется в естественных сообществах и формируется под влиянием всего комплекса взаимодействий в фитоценозе.

Соотношение физиологического и фитоценогического оптимумов зависит от жизненных стратегий видов. У некоторых растений они совпадают, у некоторых нет. Например, у сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* аутэкологический оптимум приходится

на умеренно влажные почвы, а фитоценотический находится в совершенно других условиях — в области очень сухих и очень влажных почв (рис. 8). Так, в Европейской России сосна на умеренно влажных и достаточно богатых почвах вытесняется более конкурентоспособной в этих условиях елью *Picea abies*. А на сухих песках и сфагновых болотах она играет наибольшую роль в растительном покрове, господствует в древесном ярусе, образуя сосняки.

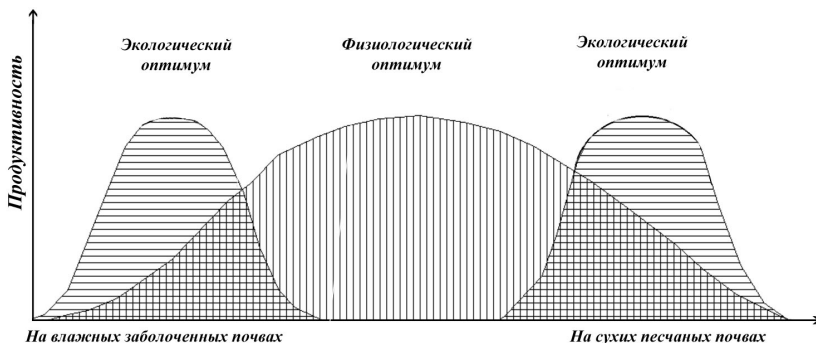


Рис. 8. Схема положения аутоэкологического и синэкологических оптимумов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*

Аутоэкологические оптимумы лисохвоста *Alopecurus pratensis*, мятлика *Poa pratensis* и райграса *Lolium perenne* совпадают (рис. 9а). Однако в силу различной конкурентоспособности, реализовать свой аутоэкологический оптимум может только райграс. Мятлик в процессе конкурентной борьбы вытесняется на более сухие местообитания, а лисохвост — на более влажные (рис. 9б).

Синэкологический (фитоценотический, фактический) оптимум, как правило, уже физиологического (потенциального, аутоэкологического) оптимума. Поэтому в ботанических садах и других специально поддерживаемых человеком посадках многие растения растут далеко за пределами своих естественных ареалов.

Индивидуальные наборы кривых по всем факторам, которыми могут быть охарактеризованы все виды, отражают сформулированное Л. Г. Раменским (1924) **правило экологической индивидуальности видов**. Виды экологически индивидуальны, они имеют индивидуальный набор приспособлений к среде обитания, поэтому занимают определенное уникальное место в жизни сообществ, характеризуются определенной экологической нишей. Генетическое разнообразие организмов обуславливает то, что нет двух видов, идентичных по адаптивным возможностям. Более того, каждая особь экологи-

генетически индивидуальна и поэтому возможности реагирования на факторы среды и возможности адаптации к ним различны и у всех видов, и у всех особей.

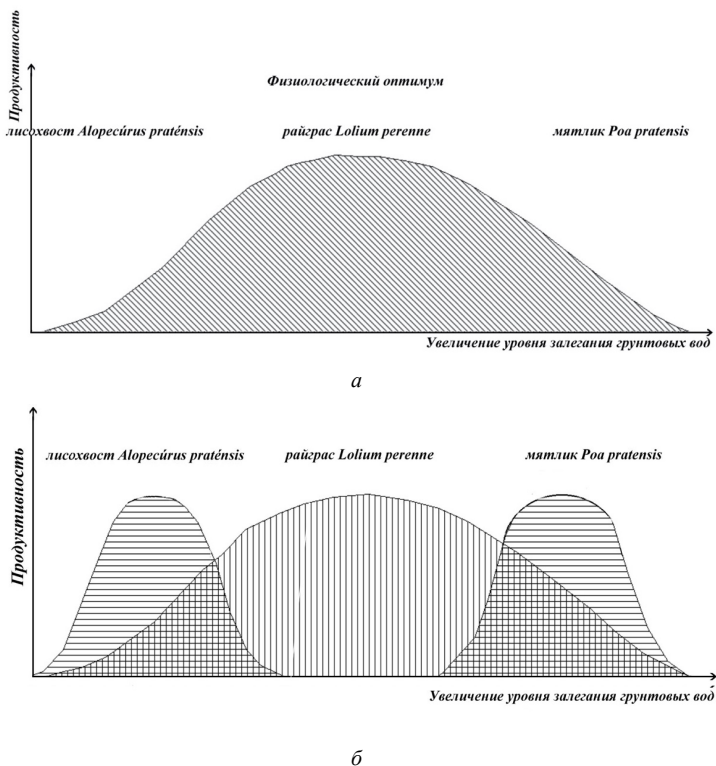


Рис. 9. Схема положения аутоэкологического и синэкологических оптимумов мятлика, лисохвоста и райграса в одновидовых и смешанных травостоях

В естественных условиях местообитания на растение всегда действует совокупность экологических факторов. Способность организма удержаться в составе растительного сообщества определяется «самым слабым звеном» его экологических возможностей. Впервые это было обосновано немецким агрохимиком Ю. Либихом в 1840 г. Рисуя бочку с отверстиями, он указывал, что уровень жидкости в ней определяет только нижнее отверстие. Ю. Либих исследовал в основном влияние химических веществ, находящихся в минимуме. Поэтому выявленная закономерность была названа им **законом минимума**. В 1855 г. он писал, что элементы, полностью отсутствующие или не находящиеся в нужном количестве, препятствуют прочим питательным соединениям

произвести эффект или уменьшают их питательное действие». Позже было показано, что закон Либиха применим только в условиях постоянного состояния системы, а высокая концентрация какого-либо вещества может изменить потребление вещества, находящегося в минимуме.

Согласно «закону минимума» Ю. Либиха (1840) и «закону толерантности» В. Шелфорда (1915) существование вида определяется лимитирующими факторами в области пессимума в максимальных и минимальных значениях. Вблизи кардинальных точек максимума и минимума лежат сублетальные величины экологического фактора, а за пределами зоны толерантности – летальные.

Все компоненты природы неразрывно связаны между собой и находятся в *непрерывном взаимодействии и взаимозависимости*. Однако воздействие их друг на друга *неравнозначно*. На формирование природных экосистем действует всеобщий закон зональности, определяющий перераспределение абиотических и биотических компонентов в пространстве в соответствии с количеством солнечной энергии, поступающей на Землю.

В пределах **одной климатической зоны**, по мнению Н.А. Солнцева (1963), ведущая роль в организации и дифференциации ландшафта принадлежит **литогенным** факторам. Компоненты природы по силе своего воздействия друг на друга могут быть расположены в определенный и строго постоянный ряд:

земная кора → воздух → воды → растительность → животный мир

Определяющая роль литогенной основы проявляется, в том числе, в геохимической дифференциации и существовании четких различий в химическом составе компонентов окружающей среды при смене подстилающих горных пород.

Правило совместного действия факторов было сформулировано в 1909 г. немецким агрохимиком и физиологом растений А. Митчерлихом и в дальнейшем получило название *закона эффективности факторов, или закон физиологических взаимосвязей*. Он подчеркнул, что урожай сельскохозяйственных культур всегда зависит от действия многих факторов. Так, величина урожая ( $\phi$ ) зависит не только от какого-нибудь одного (пусть даже лимитирующего) фактора, но и от всей совокупности действующих факторов одновременно, т. е.  $\phi = \phi(x_1, x_2, x_3, \dots, x_n)$ . При этом имелось в виду, что можно отдельно изучить влияние разных факторов и потом суммировать результаты. Сначала не учитывалось взаимодействие факторов и разное значение их в определении жизнеспособности растений. Но экологические факторы взаимосвязаны и действуют всегда совокупно. При этом изменение одного из них часто ведет к изменению других (например, иссушение обычно возрастает с ростом температуры). Именно совместное

действие факторов, взаимное их влияние определяет эффект воздействия на организм. Б. Бауле (1918), детально изучавший совместное влияние факторов среды на растения, назвал это законом совокупного действия (или законом совместного действия факторов). Дополнил и развил его А. Тинеман. Формула Митчерлиха—Бауле была первым математическим выражением явления взаимодействия факторов.

Различные опыты показывают, что факторы среды часто взаимодействуют таким образом, что при экстремальных значениях одного из них диапазон устойчивости по отношению к другим сокращается. Так, при экстремальной температуре организм обычно выживает в более узких пределах влажности, чем при оптимальной. Часто имеет значение «последствие» факторов, которые влияли на растение ранее. Например, жизнь побегов данного года сильно зависит от того, каковы были условия предыдущих сезонов, когда закладывались почки, формировались защитные структуры, образовывались семена, проходил период покоя.

На организм действует много факторов, но в совокупном давлении среды часто можно выделить те, которые сильнее всего ограничивают успешность его жизнедеятельности. Идея о том, что выносливость Развивая идею Ю. Либиха, Ф. Блэкман в 1909 г. предложил *принцип ограничивающих факторов*, в котором считается, что наиболее значим для организма тот фактор, который больше всего отклонен от оптимальных для него значений. Именно эти ограничивающие, или лимитирующие, факторы среды, имеющие в конкретных условиях значения, близкие к критическим, и ограничивают возможность существования вида в этих условиях, несмотря на оптимальные значения других факторов. Так, в приполярных районах для растений лимитирующим фактором обычно бывает тепло, а в тропической пустыне — вода. В 1913 г. ту же закономерность сформулировал в виде *закона толерантности* американский зоолог, специалист в области экологии водных организмов В. Шелфорд. Он акцентировал внимание на том, что жизнедеятельность организма лимитируют и минимальные, и максимальные значения фактора, а диапазон между ними определяет величину выносливости (толерантности) организма к данному фактору.

Впоследствии закон толерантности был дополнен. Указывалось, что неоптимальные условия по одному из факторов могут сужать диапазоны толерантности по другим факторам, и конкурентные отношения между видами также могут мешать использованию оптимальных условий среды. С другой стороны, организмы могут иметь различные диапазоны толерантности по разным факторам. Так, стеногалинные виды, например солянки (*Salsola*), имея узкие диапазоны по параметру засоления, могут иметь широкие диапазоны выносливости по отношению к теплу (эвритермность) и т. д. При

этом виды с широкими диапазонами по всем факторам (эврибионты) будут распространены наиболее широко. Узкий же диапазон толерантности является проявлением специализации видов (стенобионтов).

Поскольку любой фактор может оказаться лимитирующим, все они важны для существования организма. Положение о *незаменимости фундаментальных факторов* связывают с именем В. Р. Вильямса, который в 1949 г. сформулировал ограничение: полное отсутствие в среде фундаментальных экологических (физиологических) факторов (света, воды, биогенов и др.) не может быть заменено другими факторами. Так, на Крайнем Севере недостаток тепла полностью ничем не заменить.

Хотя ни один фактор не может полностью заменить другой, возможна частичная компенсация. Это отражено в *законе компенсации* (эффекте взаимозаменяемости) факторов, сформулированном Э. Рюбелем (1930). Так, например, на Севере влияние на фотосинтез недостатка тепла частично компенсируется продолжительногоым летним освещением, а в теплице недостаток света отчасти может быть компенсирован богатством минерального питания. Это подтверждается многочисленными данными по изучению компенсаторных закономерностей минерального питания растений. К. А. Куркин (1976) показал, что на лугах при уменьшении влажности почвы повышается содержание в ней нитратов, а при высокой обеспеченности азотом луговые растения лучше переносят засуху. Экспериментально обнаружено, что потребность в некоторых ионах может зависеть от снабжения растения другими соединениями. Отмечено также, что хотя азот как элемент незаменим, для большинства растений взаимозаменяемы два источника азотного питания — ионы аммония и нитрат-ионы: на бедных почвах в азотном питании растений преобладают соли аммония, а на богатых – нитраты.

Эффект действия экологических факторов будет разным при различных состояниях организма: ослабленные и угнетенные особи сильнее страдают в неблагоприятных условиях. Уязвимы также растения, находящиеся в старческом состоянии или на начальных периодах онтогенеза, так как с возрастом меняется состояние тканей (например, развиваются дополнительные защитные слои покровов), мощность и расположение органов. Ю. Одум (1986) в этой связи указывает, например, что взрослый кипарис может расти и с постоянно погруженными в воду корнями, и на сухом холме, но для развития его проростков необходима влажная, но незаливаемая почва.

Необходимо также учитывать генетическую неоднородность популяций. Экологические факторы могут по-разному действовать на вегетативно и генеративно размножающиеся растения. Выносливость организмов может зависеть и от их пола. В соответствии с показанной В. А. Геодакяном (1965, 1974, 1991) разной экологи-

эволюционной ролью полов мужские организмы обычно страдают и элиминируются больше, но у них также отмечается и более частое появление мутантных форм, в том числе перспективных с точки зрения выработки новых адаптаций к ужесточившимся условиям. Высшие растения в стрессовых экологических условиях производят большое количество уродливых пыльцевых зерен, являющихся, как известно, редуцированными мужскими заростками. Неодинаково действуют экологические факторы и на различные функции организма. Так, оптимум для одних процессов (например, дыхания) не является оптимум для других (например, фотосинтеза).



## ГЛАВА 4. ВОДА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

### 4.1. Вода в природе

Вода имеет первостепенное значение в жизни растений. Все биохимические процессы растения протекают в водной среде. Растворяя питательные вещества, вода служит и транспортным средством для них. Вода играет непосредственную роль в обеспечении роста растений. Обеспечение водой определяет анатомическое строение растений, особенности их морфологии, положение растения в сообществе, зональное распределение растительного покрова.

Вода крайне неравномерно распределена на поверхности земного шара. Наибольший её часть приходится на Мировой океан, включающие все океаны и моря планеты и покрывающий около 71 % площади Земли. Запас воды Мирового океана 1370 млн. км<sup>3</sup> (93,96%). Пресные воды рек и озер составляют около 230 тыс. км<sup>3</sup> (3% поверхности суши). Ледники занимают 24 млн. км<sup>3</sup> (11% площади материка). Плавление ледников могло бы повысить уровень Мирового океана на 0,64 м и привести к затоплению примерно 1% суши.

Подземные воды (в толще до 5 км) составляют 60 млн. км<sup>3</sup>, из них 4 млн. км<sup>3</sup> находятся в зоне активного водообмена. В поверхностных слоях содержится 85 тыс. км<sup>3</sup> почвенной влаги. Поверхностные континентальные воды занимают лишь малую долю в общей массе гидросферы, но они играют важнейшую роль в жизни наземной биосферы, являясь основным источником водоснабжения, орошения и обводнения.

Вода крайне неравномерно распределена по природно-климатическим зонам. Водный баланс территории определяется процессами круговорота воды, из которых первостепенную роль играют сумма годовых атмосферных осадков, испаряемость, годовой речной сток и др.

В результате сложных процессов перераспределения солнечной энергии на земной поверхности и формирования основных климатических поясов, в природе сформировались природные зоны с аридным, засушливым, и гумидным, переувлажненным климатом.

Сочетание обеспеченности растений влагой и теплом хорошо отражают климадиаграммы, составленные по способу Вальтера—Госсена. Климатодиаграммы позволяют выделить и наглядно изобразить периоды засухи или избыточного увлажнения в разных типах климата. Они отражают и такие существенные для растений характеристики климата, как средняя продолжительность безморозного периода, минимальные и максимальные температуры. На климатодиаграммах в определенных

масштабах сопоставлен годовой ход температуры воздуха с ходом выпадения осадков (рис. 10). Масштаб, при котором на оси ординат  $10^{\circ}\text{C}$  соответствуют 20 мм осадков, позволяет выявить засушливый период года, когда кривая осадков (рис. 10, к) лежит ниже температурной кривой (рис. 10, и). Для наглядности площадь, ограниченная их пересечением, выделяется особой штриховкой (рис. 10, ж). При ином масштабе ( $10^{\circ}\text{C} = 30$  мм) в районах с непродолжительной засухой можно выделить также полузасушливый период (рис. 10, н). В районах, где вегетационный период достаточно обеспечен влагой, кривая осадков обычно располагается над кривой хода температуры (рис. 10, Д, Е, З). В климадиagramмах для областей с очень большим количеством осадков (например, для влажных тропиков) масштаб  $10^{\circ}=20$  мм сохранен только для месячных сумм осадков не более 100 мм; осадки, превышающие 100 мм, изображаются в масштабе, уменьшенном в 10 раз, и соответствующая площадь на диаграмме обозначается черным цветом (рис. 10).

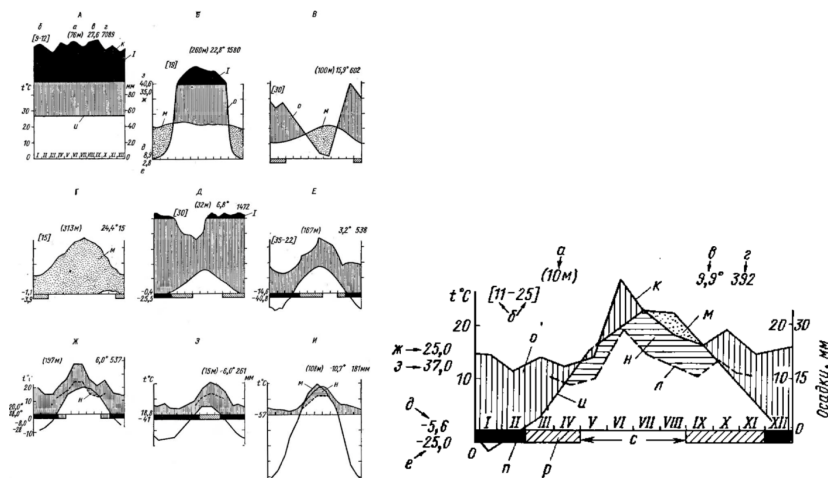


Рис. 10. Климадиagramмы, составленные по способу Вальтера—Госсена

А — Андакольо (Колумбия), экваториальный влажный климат с круглогодичными обильными осадками; Б — Парана (Аргентина), тропический климат с летними дождями; В — Лиссабон, средиземноморский климат с летней засухой; Г — Ардар (Центральная Сахара), аридный пустынный климат; Д — Кристиансанн (Норвегия), умеренный климат с очень влажной мягкой зимой и прохладным летом; Е — Москва, boreальный умеренно-холодный климат; Ж — Борисовка (Белгородская область), умеренный климат с полузасушливым периодом в конце лета (по Неша-таеву Ю. Н. и др., 1974); З — о. Новая Земля, арктический климат; И — Якутск, boreальный холодный, резко континентальный климат. / — среднее месячное количество осадков, превышающее 100 мм (масштаб сокращен до 1/10).

а — высота над уровнем моря, б — число лет наблюдений за температурой (первая цифра) и осадками (вторая цифра), в — средняя годовая температура, г — средняя годовая сумма осадков в мм, д — средний суточный минимум самого холодного месяца, е — абсолютный минимум, ж — средний суточный максимум- самого теплого месяца, з — абсолютный максимум, и — кривая средних месячных температур, к — кривая средних месячных сумм осадков (соотношение  $10^{\circ}=20$  мм), л — то же (соотношение  $10^{\circ}=30$  мм), м — засушливый период, н — полузасушливый период, о — влажное время года, п — месяцы со средним суточным минимумом температуры ниже  $0^{\circ}\text{C}$ , р — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже  $0^{\circ}\text{C}$ , с — безморозный период. По оси абсцисс — месяцы

Для растения важно не только общее количество воды, поступающее в его распоряжение, но также и ее состояние в атмосфере и в почве. В природе существует несколько источников воды для растений. Основными источниками воды служат:

**Дождевые осадки** служат главным источником поступления воды в растения суши. В вегетационный период влага из атмосферного воздуха поступает в основном в жидкой фазе. Дожди, их количество, сроки, частота выпадения, интенсивность, а также связь их с другими факторами — температурой, ветром и т. д. — имеют огромное экологическое значение. Количество осадков принято выражать толщиной слоя (в мм), который образуется на поверхности при их выпадении. Один миллиметр осадков соответствует выпадению 1 л воды на 1 м<sup>2</sup>.

**Влажность воздуха** оказывает большое влияние на растения. Она в значительной степени обуславливает водообмен растений с окружающей средой. При высокой температуре и пониженной влажности (<30%) транспирация резко увеличивается и в растениях возникает большой недостаток воды, что отражается на их росте и развитии. Например, отмечается недоразвитие генеративных органов, задерживается цветение. Низкая влажность в период цветения вызывает пересыхание пыльцы и, следовательно, неполное оплодотворение, что у зерновых, например, вызывает череззерницу.

Малое влагосодержание воздуха обуславливает снижение продуктивности растений. Особенно неблагоприятно снижение относительной влажности воздуха при недостатке почвенной влаги. Если жаркая и сухая погода длится продолжительное время, то растения могут засохнуть.

Отрицательно сказывается на росте и развитии растений и длительное повышение влагосодержания (>80%). Избыточно высокая влажность воздуха обуславливает крупноклеточное строение ткани растений, что приводит в дальнейшем к полеганию. В период цветения такая влажность воздуха препятствует нормальному опылению растений, так как меньше раскрываются пыльники, уменьшается лёт насекомых и снижается урожай.

В теплое время года повышенная влажность воздуха способствует развитию и распространению ряда грибных заболеваний (фитофтороз, белая гниль, различные виды ржавчины и др.).

**Снег.** Помимо большого значения для теплового режима местообитания снег играет важную роль в весенний период, когда растениям для активного роста и развития требуется повышенное количество влаги. Кроме того, он во многом определяет степень водоёмности рек, что влияет на экологию луговых растений.

*Лед* оказывает на растение большей частью вредное влияние, а при возникновении в межклетниках причиняет механические повреждения. Зимой в случае образования слоя льда на поверхности почвы растения могут погибнуть. Ожеледь, т. е. накопление льда на органах растений или на поверхности почвы, часто вызывает механические повреждения растений. Изморозь, рыхлый лед и иней на ветвях деревьев и листьях трав в некоторой степени способствует накоплению воды; при таянии часть ее может попасть в почву, часть испаряется в атмосферу.

*Град* обычно является неблагоприятным фактором, поскольку часто приводит к механическим повреждениям растений.

*Роса и туман* имеют также важное значение для растений и растительности. Подсчеты показали, что выпадение осадков в виде росы может достигать иногда 10—20% от годовой суммы осадков в данном месте. Однако количество конденсирующейся при выпадении росы влаги в течение суток невелико. Но в засушливых местах и в пустынях роса может поддерживать водный режим листьев, и, кроме того, имеет довольно большое значение для существования низших растений (лишайников и водорослей), покрывающих иногда значительным слоем поверхность песка, почвы или скал. Определенную роль играет туман как источник увлажнения листьев и почвы в поясе так называемых туманных лесов во многих горных системах мира, особенно в Новой Зеландии, в Северной и Южной Америке и др. Но в общем балансе потребления влаги доля его невелика, хотя некоторые опыты показали, что если участок растительности защищать от выпадения на него росы, то растения развиваются хуже, чем на незащищенных. Гораздо большее значение имеют роса и туман в том отношении, что они снижают транспирацию растений, особенно в критические моменты, когда почва не имеет достаточного количества воды.

Основным источником поступления воды в растения служит почвенная влага, количество которой в почве определяется атмосферными осадками и грунтовыми водами. В почве вода находится в сложном взаимодействии с твердой фазой и обладает различной степенью доступности для растений. Согласно А.А. Роде, различают следующие формы почвенной воды:

1. Химически связанная: а) конституционная; б) кристаллизационная;
2. Парообразная вода;
3. Физически связанная или сорбированная вода: а) прочносвязанная вода; б) рыхлосвязанная (пленочная) вода;
4. Свободная вода:
  - а) Капиллярная вода:

- капиллярно-подвешенная;
- капиллярно-подпертая;
- капиллярно-посаженная (подперто-подвешенная вода);

б) Гравитационная вода:

- просачивающая;
- грунтовая;

5. Твердая вода – лед.

**Химически связанная вода** находится в почве в составе гидратных минеральных, органоминеральных и органических веществ. Ее количество невелико и лишь иногда может достигать от 5 % до 12 %, что указывает на значительное содержание в почве выветривающихся силикатов и алюмосиликатов. Эта вода подразделяется на конституционную и кристаллизационную, объединяемых иногда общим понятием гидратной или кристаллогидратной воды.

**Конституционная вода** является компонентом химического состава минералов, соединений, входя в них в виде гидроксильной группы  $\text{OH}^-$  (гидроксиды железа  $(\text{Fe}(\text{OH}))_3$ , лимонит алюминия –  $\text{Al}(\text{OH})_3$ , гиббсит марганца –  $\text{MnO}(\text{OH})$ , манганит; органоминеральные соединения; глинистые минералы). Выделяется эта вода в интервале высоких температур порядка от  $165^\circ\text{C}$  до  $175^\circ\text{C}$ , а для некоторых фракций воды от  $400^\circ\text{C}$  до  $800^\circ\text{C}$  в зависимости от состава вещества и сопровождается его распадом.

**Кристаллизационная вода** входит в состав вещества целыми водными молекулами кристаллогидратов (медный купорос –  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ , гипс –  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , глауберова соль (мирабилит) –  $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$  и т.д.). Удаляется при нагревании от  $100^\circ\text{C}$  до  $200^\circ\text{C}$ . Химически связанная вода (конституционная, кристаллизационная), отличаясь исключительно высокой прочностью связей и полной неподвижностью, не участвует в почвенных процессах и растениям недоступна.

**Парообразная вода** – это водяной пар порового пространства почвы (рис. 11). Относительная влажность почвенного воздуха почти всегда близка к насыщению ее парами воды, и уже при влажности почвы свыше ее максимальной гигроскопичности практически равна 100%. Всякое понижение температуры приводит к конденсации парообразной воды и переводу ее в жидкое состояние, повышение температуры приводит к обратному процессу. Передвижение парообразной воды в поровом пространстве почвы обуславливается упругостью пара (от участков с высокой упругостью водяного пара к участкам с более низкой упругостью), а также вместе с током воздуха. Парообразная вода недоступна растениям, но она препятствует просушиванию корней растений.

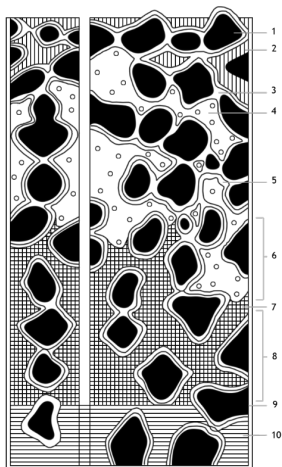


Рис. 11. Вода почвы (по Н.А. Качинскому, 1975):

1 – частицы почвы, 2 – гравитационная вода осадков, просачивающаяся в почву, 3 и 5 – гигроскопическая (плёночная и коллоидная) вода, 4 – почвенный воздух с парами воды, 6 – зона открытой коллоидной воды (часть пор заполнена воздухом, часть водой), 7 – зона замкнутой капиллярной воды (все поры заполнены водой), 8 – уровень грунтовой воды, 9 – грунтовая вода

**Физически связанная вода.** Эта форма воды в почве определяется силами поверхностной энергии почвенных частиц. Поскольку ее величина возрастает с увеличением общей суммарной поверхности частиц, то содержание физически связанной воды зависит от размера минеральных элементов, составляющих почву, и наиболее сильно выражена у илстых и коллоидных частиц.

При соприкосновении частиц почвы с водой, молекулы последней притягиваются этими частицами за счет сил сорбции и образуют вокруг них пленку из нескольких слоев молекул воды. Обладая дипольностью (частицы с двумя противоположно заряженными полюсами) молекулы воды притягиваются не только поверхностью почвенных частиц, но и взаимодействуют друг с другом противоположно заряженными полюсами, находясь в строго ориентированном положении. Естественно, что прочность связи молекул воды у поверхности почвенных частиц очень высока, достигая 17 – 37 тыс. атмосфер и значительно снижается по мере удаления от них. Исходя из этого, физически связанную воду подразделяют на *прочносвязанную* и *рыхлосвязанную*.

**Прочносвязанная вода** – это вода, которая поглощается почвой из парового состояния. Способность почвы сорбировать пары воды из воздуха называется гигроскопичностью, а образуемая при этом влага – *гигроскопической влагой*.

Прочносвязанная вода обладает особыми физическими свойствами, приближаясь к твердым телам. Плотность ее достигает от 1,5 г/см<sup>3</sup> до 1,8 г/см<sup>3</sup>, она не замерзает, неподвижна и не доступна растениям.

Предельное количество воды, которое поглощается почвой из парообразного состояния при относительной влажности воздуха от 94 % до 98 %, называют *максимальной гигроскопической водой*. Это прочносвязанная вода. Осмотическое давление в самом поверхностном слое при таком насыщении почвы составляет около 50 атм. Гигроскопическая и максимально гигроскопическая влага удаляются из почвы нагреванием до 105 °С. Растениям (кроме некоторых солянок, у которых осмотическое давление клеточного сока в корнях может достигать 70 атм) эта вода недоступна.

***Рыхлосвязанная (пленочная) вода.*** Почва, насыщенная влагой до максимальной гигроскопичности, больше не поглощает парообразную воду, но при соприкосновении с жидкой водой происходит притягивание ее молекул силой ориентированных молекул прочносвязанной воды. Добавочная вода сверх максимальной гигроскопичности, которая удерживается в почве сорбционными силами жидкой фазы, является водой пленочной или рыхлосвязанной. Находясь в почве как бы в вязкожидкой форме, пленочная вода может, хотя и очень медленно (со скоростью несколько десятков сантиметров в год), передвигаться от почвенных частиц с толстыми водяными пленками к частицам с тонкими пленками. В связи со слабой мобильностью и довольно высоким давлением, которым эта вода удерживается почвой, она очень трудно усваивается растениями и может соответствовать *влаге завядания* растений.

***Свободная вода.*** Эта форма воды не связана силами притяжения с почвенными частицами и передвигается под действием капиллярных и гравитационных сил и, исходя из этого, выделяют форму капиллярной и форму гравитационной воды.

***Капиллярная вода.*** Ее наличие и распределение в почве находится под влиянием капиллярных (менисковых) сил, которые проявляются в порах от 3 мкм (0,003 мм) до 8 мм.

В порах менее 3 мкм и крупнее 8 мм капиллярные силы не проявляются, поскольку более тонкие поры заняты связанной водой, а в порах крупнее 8 мм отсутствуют менисковые силы. Образование менисковых сил обусловлено тем, что вода, находящаяся в отмеченных поровых пространствах, испытывает одностороннее притяжение лишь со стороны нижерасположенных молекул воды, которые как бы втягивают поверхность воды внутрь, образуя вогнутый мениск, над которым создается разрежение (вакуум), что и способствует подъему столбика воды в капилляре.

По своему физическому состоянию эта вода жидкая, она обладает высокой подвижностью и играет основную роль в водообеспечении растений. Передвигаясь, она транспортирует с собой и питательные вещества почвы.

Различают несколько видов капиллярной воды:

- *капиллярно-повешенную* – отсутствие гидрологической связи с постоянным или временным водоносным горизонтом;
- *капиллярно-подпертую* – образуется в почвах в силу близкого залегания грунтовых вод, подпирающих воду в капиллярах и более крупных порах почвы;
- *капиллярно-посаженную* – образуется в почве при резкой смене слоев разного гранулометрического состава. На границе раздела этих слоев в силу различных размеров капилляров возникают дополнительные нижние мениски, которые удерживают вышерасположенную капиллярную воду (она как бы «посажена» на эти мениски). Это приводит к повышению влажности на контакте слоев.

**Гравитационная вода** находится в почве преимущественно в крупных порах и передвигается исключительно под влиянием силы тяжести. Эта жидкая форма воды, обладающая высокой растворяющей способностью и возможностью переносить в растворенном состоянии соли, коллоидные растворы и т.д. Эта вода легко доступна для растений (ее осмотическое давление менее 0,5 атм), в случае проточности грунтовой воды она может быть источником их нормального водного питания.

**Твердая вода** – лед является потенциальным источником жидкой и парообразной воды при его таянии. Различные категории воды в почве имеют неодинаковые точки замерзания. Так, свободная вода в незасоленной почве замерзает при отрицательных температурах, близких к 0 °С, капиллярная вода – до десятков градусов, а прочносвязанная не замерзает и при -78 °С. Лед является особой разновидностью свободной воды.

Таким образом в почве всегда присутствует недоступная влага (мертвый запас), который приблизительно соответствует количеству прочно связанной воды. В 1912 г Л. Бригс и Г.Шанс ввели понятие о коэффициенте завядания (КЗ). Он характеризует запас воды в почве, который считается недоступным для растений. Считалось, что величина КЗ не зависит от вида растения. Позднее Р. Слейчер (1970) показал, что КЗ зависит от вида растения и изменяется в различные фазы развития особей.

Разделение почвенной воды на формы условно. Правильнее выделять интервалы влажности, в которых почвенная влага обладает одинаковыми свойствами и степенью ее доступности для растений. А.А. Роде назвал их **почвенно-гидрологическими константами**. Выделяют пять основных почвенно-гидрологических констант:



1. *максимальная гигроскопичность* – нижний предел физиологически доступной для растений воды. Определение величины максимальной гигроскопической влажности проводят по методу А.В. Николаева, который основан на длительном (20 – 30 дней) поглощении почвенными частицами молекул воды в условиях насыщенного водными парами (близко к 100 %) воздуха в замкнутом пространстве эксикатора с насыщенным раствором  $K_2SO_4$ .

2. *влажность устойчивого завядания (влажность завядания)* – влажность, при которой растения начинают обнаруживать признаки завядания, не исчезающие при перемещении в атмосферу, насыщенную водными парами. Это нижний предел доступной для растений влаги. Влажность завядания определяется свойствами почв и видом растительности:

Почва	Влажность устойчивого завядания, %
Песок	0,5-1,5
Супесь	1,5-4,0
Суглинок легкий	3,5-7,0
средний	5,0-7,0
тяжелый	8,0-12,0
Глина	12,0-20,0
Торф низинного болота	40,0-50,0

3. *влажность разрыва капилляров* – это нижний предел оптимальной для растений влажности, ниже которого нарушается сплошность движения воды по капиллярам и непрерывное ее поступление к корневым системам. При этом рост растений замедляется и их продуктивность снижается. По всем экспериментальным данным эта величина составляет в среднем 50–60 %, иногда до 75–85 % от наименьшей влагоемкости почв;

4. *наименьшая влагоемкость* – наибольшее количество капиллярно-подвешенной влаги, которое почва способна удержать после ее обильного увлажнения и свободного стекания избытка влаги. Её называют также общая влагоемкость (Н.А. Качинский), предельная полевая влагоемкость (А.П. Розов) и полевая влагоемкость (С.И. Долгов).

5. *полная влагоемкость или полная водовместимость* –наибольшее количество влаги, которое может содержаться в почве при заполнении всех пор водой. Она представляет собой сумму прочносвязанной, рыхлосвязанной и свободной воды в почве. Содержание её в почве составляет 30-80% веса (объема) почвы.

## 4.2. Эколого-физиологические показатели водного режима растений

### 4.2.1. Поступление воды в растения

Тело растения на 50—90% состоит из воды. Особенно богата водой цитоплазма (85—90%) и органеллы клетки. Весьма богаты водой сочные плоды, мягкая листва, корни; однако семена, особенно маслянистые, могут содержать незначительные количества воды, но и в них содержание воды составляет не менее 30%. Содержание воды в растениях определяется количеством её в окружающей среде и может изменяться в широких пределах. Среднее содержание воды в процентах к сырой массе представлено в таблице 1:

Растительное сообщество или местообитание	Содержание воды, % к сырой массе
Пустыни, сухие степи	30 – 65
Высокогорная пустыня в (Памир)	47 – 75
Субнивальный пояс Кавказа (Эльбрус, 3500 м)	53 – 90
Альпийские луга (Памир)	68 – 78
Субальпийский луга (Кавказ)	61 – 82
Ксерофитные доброго, деревья и кустарники (Молдавия)	55 – 75
Австралийские сухие леса («керри»), деревья и кустарники	42 – 63
Лесостепные дубравы:	
древесные породы	70 – 85
ранневесеннее эфемероиды	78 – 91
летневегетирующие травы	75 – 84
Еловые леса, травяной покров	70 – 90
Заросли высокотравья (Камчатка)	71 – 94
Лесотундры, кустарнички	57 – 66
Болото, кустарнички и травы (восточноевропейская лесотундра)	59 – 70
Растение приморских побережий и дюн:	
суккулентные галофиты	71 – 89
галоксерофиты и мезофиты	65 – 75

Для поддержания процессов жизнедеятельности в растениях непрерывно происходит поступление и испарение воды. Ткани растений обладают упругостью и конструктивной прочностью благодаря тургору. Тургорное состояние, тургор (позднелат. *turgor* — вздутие, наполнение, от лат. *turgere* — быть набухшим, наполненным)— показатель оводнённости, насыщенности клеток растения водой и состояния водного режима живых организмов. Снижением тургора сопровождаются процессы автолиза (распада), увядания и старения клеток.

В процессе эволюции у растений выработались приспособления к поглощению и испарению воды, а также системы транспорта воды между органами и тканями внутри организма. Соотношение между поступлением и расходом воды представляет собой **водный баланс растения**:

$$\text{Водный баланс} = \text{Поступление воды} - \text{Расход воды}$$

Для нормального роста и развития растений необходимо, чтобы расход воды примерно соответствовал ее поступлению. Существует два основных пути поступления воды в растение – корневое и фолитарное поглощение.

**Поступление воды** в корень растения и подъем ее к листьям происходят под действием сосущей силы, вызываемой осмотическим давлением клеточного сока. Из почвы вода поглощается молодыми окончаниями корней, снабженными корневыми волосками, и передвигается в центральный цилиндр корня (рис. 12, 13).

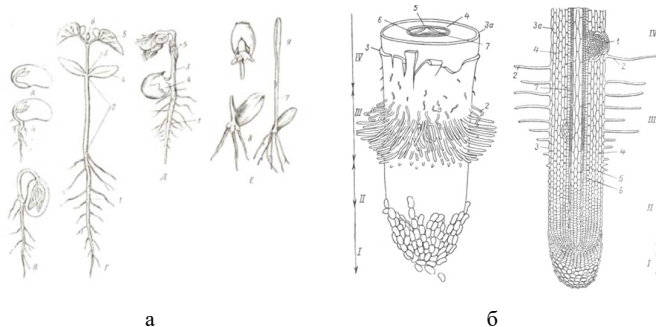


Рис. 12. Прорастания семян (а), общий вид и продольный срез корня (б) (по Т.К. Горышиной, 1979):

(а) А-Г – фасоли *Phaseolus vulgaris*; Д – гороха *Pisum sativum*; Е - пшеницы *Triticum aestivum*

1 – главный корень, 2 – гипокотиль, 3 – эпикотиль, 4 – семядоли, 5 – первые листья, 6 – почечка, 7 – колеоптиль, 8 – зародышевые корешки, 9 – первый лист (перышко)

(б) I – корневой чехлик; II – зона роста и растяжения, III – зона корневых волосков или зона всасывания; IV- начало зоны боковых Корней или зоны проведения: один – начало роста бокового корня, два – корневые волоски на эпиблеме, 3-3а – экзодерма, 4 – кора корня, 5 – эндодерма, 6 – перицикл, 7 – центральный цилиндр

Величина осмотического давления клеточного сока изменяется от 500-700 до 7000-9000 кПа (1 атм =  $10^5$  Па =  $10^2$  кПа) (табл. 1):

*Растительное сообщество или местообитание растений*      *Осмотическое давление, кПа*

Тундра (Хибины)	700 – 2000
Болото (восточноевропейская лесотундра)	1600– 3000
Водные растения	500 – 1200
Лесостепная дубрава, древесные породы	1800 – 2200
Лесостепная дубрава, травы	800 – 1200
Субальпийский луга (Центральный Кавказ)	700 – 1600
Высокогорные скальные растения (Скалистые горы, США)	800 – 1800
Горная криволесье – хвойные (Скалистые горы, США)	3000 – 3600
Пустыни (Израиль и Египет)	7000 – 9000

Доступность воды растениям определяется водным потенциалом (Слейчер, 1970). Водный потенциал (ВП) – количество работы, которую нужно затратить для перемещения единицы количества воды из сосуда со свободной чистой водой в данную точку почвенной системы. ВП влажной почвы = 0, при высыхании почвы он становится <0. При завядании растений ВП падает с -10 до -20 бар. Средняя величина -15 бар соответствует влажности устойчивого завядания (Бригс, Шанс). Вода поступает в корень в том случае, если ВП корня ниже водного потенциала почвы, т.е. при наличии *градиента водного потенциала*. Наиболее низкий *ВП* – в листьях. Ночью градиенты в растении сглажены, ВП равен сосущей силе растения.

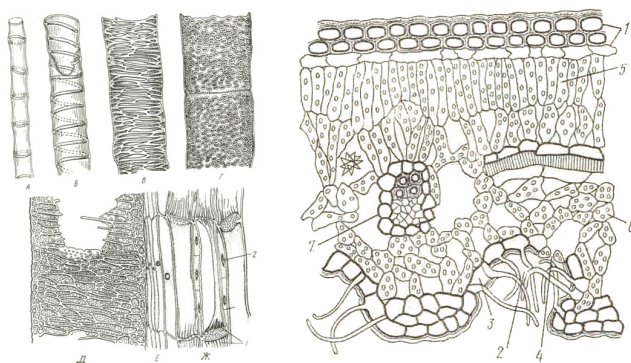


Рис. 13. Проводящие ткани тьквы (а) и поперечный срез листа олеандра (б) (по Т.К. Горышиной, 1979)

(а) сосуды: – кольчатый; Б – спиральный; В – сетчатый; Г – пористый; Д – сетчато-пористый; Е – камбий, Ж – ситовидные трубки (1) и сопровождающие клетки (2)  
 (б) 1- многослойная эпидерма, 2 – крипта, 3 – клетки нижней эпидермы, выстилающие крипту, 4 – устьице, 5 – палисадная паренхима, 6 – губчатая паренхима, 7 – проводящей пучок с обкладочными клетками

#### 4.2.2. Расход воды растением

Вода с растворенными в ней питательными веществами используется растением на рост и процессы метаболизма, но большая ее часть (иногда до 90%) выделяется в атмосферу при транспирации и гуттации.

**Гуттация** (от лат. *gutta* — «капля») — процесс выведения капельножидкой влаги на поверхности растения. Гуттации осуществляется через водяные устьица – гидатоды, расположенные на краях и кончиках листьев. Она часто наблюдается рано утром или в условиях повышенной влажности, когда поступление воды в растение превышает транспирацию. Гуттация характерна для многих растений, особенно травянистых, например, земляники *Fragaria sp.*, манжетки *Alchemilla sp.*, буквицы *Betonica officinalis* и

др. Гуттация весьма обычна у многих растений влажных тропических лесов (например, цезальпинии дождевой), где из-за высокой влажности затруднено выделение парообразной влаги. В умеренных широтах из древесных растений в жаркие летние дни интенсивно гуттируют ивы, произрастающие по берегам рек.

**Транспирация** (от лат. trans — через и spiro — дышу, выдыхаю)— испарение растениями в атмосферу парообразной влаги в процессе их жизнедеятельности. Транспирация может быть устьичной и кутикулярной. **Устьичная** транспирация осуществляется через специальные системы, называемые устьицами. Пары воды по межклетникам мезофилла листа попадают в подустьичные полости и через устьичные щели испаряются в атмосферу (рис. 14). Движение устьиц (открывание и закрывание) регулируют интенсивность водоотдачи.

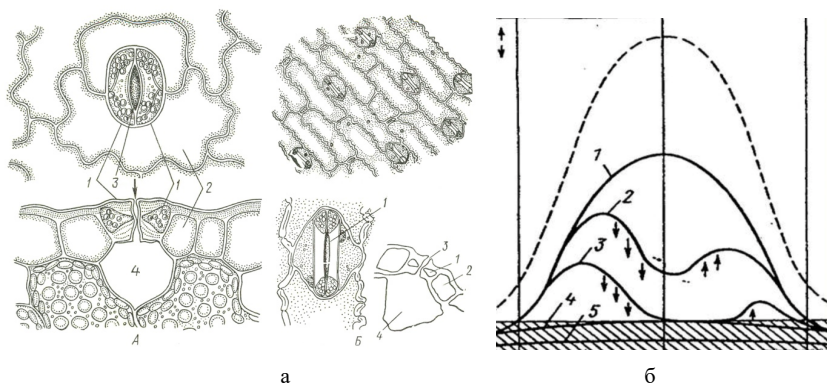


Рис. 14. а - Эпидермы листа: А – ириса *Iris germanica* (вид с поверхности и в поперечном разрезе, отдельно устьице): Б – *Zea mays* (вид с поверхности, отдельно устьице с поверхности и в разрезе):

1 – замыкающие клетки, два – побочные клетки, 3 – устьичная щель, 4 – воздухоносная полость

б – схема суточного хода транспирации при разной водообеспеченности растений (по Stocker O., 1956):

1 – транспирация без ограничения, 2 – транспирация с полуденным снижением благодаря сужению устьиц, 3 – то же, при полном закрывании устьиц, 4 – полное исключение устьичной транспирации благодаря длительному закрыванию устьиц (остается лишь кутикулярная транспирация), 5 – снижение кутикулярной транспирации благодаря изменению проницаемости мембран. Стрелки, направленные вниз, – закрывание устьиц; стрелки, направленные вверх, – открывание устьиц. Пунктир – дневной ход испарения со свободной поверхности. Штриховка – область кутикулярной транспирации.

**Кутикулярная** транспирация происходит через покровные ткани - кутикулу; интенсивность ее невелика, она в 10-20 раз ниже устьичной.

К. А. Тимирязев (1906) назвал транспирацию, в том объеме, в котором она происходит в растениях, необходимым физиологическим злом. Он писал: «жизнь

растения протекает между Сциллой голода и Харибдой жажды... Чтобы питаться растение должно представлять большую поверхность для поглощения углекислоты и света... Но это будет в то же время большая поверхность для нагревания и, следовательно, испарения воды... При этом ему грозит опасность погибнуть от потери воды и завядания.»

Интенсивность транспирации зависит от факторов окружающей среды: температуры и влажности атмосферного воздуха, интенсивности освещения, состояния почвы, ее температуры, влажности и т.д. Вместе с корневым давлением транспирация обеспечивает постоянный ток воды через корни, стебли и листья, из почвы в атмосферный воздух. Транспирация регулирует водный и температурный режим растения, предотвращает перегрев листьев. Дневной ход транспирации различных видов растений представлен на рис. 15.

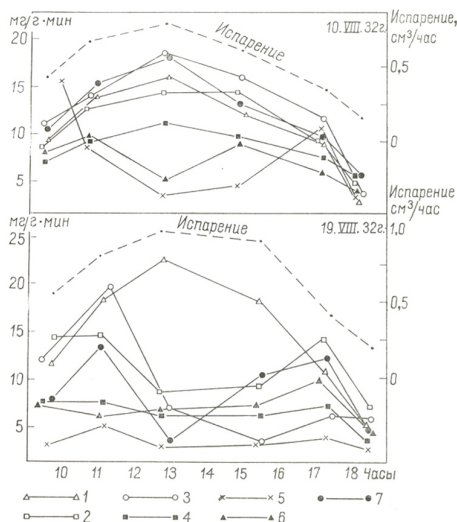


Рис. 15. Дневной ход интенсивности транспирации у различных видов степной пустыши в Крайхгау, земля Баден (по Мюллер-Штоллю, Phytologie, Bd. III, 1923).

Вверху: в начале сухого периода (10. VIII), (19.VIII). 1- *Prunella grandiflora*; 2 – *Centaurea scabiosa*; 3 – *Helianthemum chamaecistus*; 4 – *Genista tinctoria*; 5 – *Geranium sanguineum*; 6 – *Aster amellus*; 7 – *Teucrium chamaedryst*.

Интенсивность транспирации растений в различных местообитаниях сильно варьируется. Так, например, транспирация деревьев и кустарников летом в пустыне Каракумы составляет 150–280 мг/г сырой массы·час, а в оазисах пустыни Сахары – 1300–3000 мг/г сырой массы·час (табл. 2, рис. 16):

<i>Растительное сообщество или местообитание растений</i>	<i>Транспирация, мг/г сырой массы ч</i>
Пустыня (Каракумы), деревья и кустарники летом	150 – 280
Оазисы в пустыне (Сахара), деревья и кустарники	1300– 3000
Сухие степи	100 – 500
Аридные высокогорья (Памир)	200 – 1000
Гумидные высокогорья (Западный Кавказ, субальпийский пояс)	600 – 1600
Там же, субнивальный пояс (Эльбрус)	280 – 940
Ксерофильная дубрава (Молдавия), деревья и кустарники	360 – 750
Ореховый леса Средней Азии, деревья и кустарники	400 – 960
Лесостепные дубравы:	
деревья и кустарники	150 – 600
ранневесеннее эфемероиды	550 – 1600
летневегетирующие травы	300 – 600
Еловый лес, травы и кустарнички	60 – 500
Влажные тропические леса	100 – 200
Тундра и лесотундра, кустарнички	200 – 300

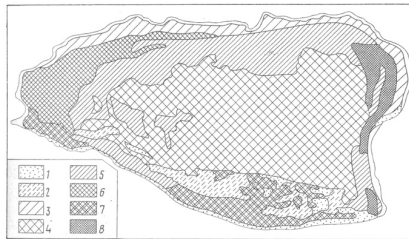


Рис. 16. Карта расхода растительным покровом воды на транспирацию за вегетационный сезон на территории о. Б. Ушканьего (озеро Байкал) (По В.М. Паутовой, 1969).

Расход воды (в мм): 1 – степные сообщества, 0–25 мм; 2 – остепненные сосновые и лиственничные леса, 75–100 мм; 3–7 – лиственничные леса с преобладанием в нижних ярусах брусники, рододендрона, разнотравья (3 – 100-125 мм; 4 – 125-150 мм; 5 – 150-170 мм; 6 – 175-200 мм; 7 – 200-225 мм); 8 – лиственничный лес с разнотравьем, более 225 мм. Ср годовая сумма осадков 262 мм.

В разное время суток, в разное время вегетации водный баланс растения неодинаков. В жаркие летние дни в естественных условиях поступление воды в растение не успевает за ее расходом, в результате чего в растении развивается **водный дефицит**. В полдень содержание воды в листе на 25-28% ниже, чем в утренние часы и сопровождается уменьшением водного потенциала. Полуденный или реальный водный дефицит представляет собой нормальное явление и не причиняет растению особого вреда. Он представляет собой разность между полным насыщением (тургором) и содержанием воды в конкретный момент времени (%). Вечером при нормальных водных условиях насыщение водой листьев увеличивается, но может полностью не восстанавливать потери воды. В этом случае развивается остаточный водный дефицит. Значительному

увеличению ВД препятствует способность растений снижать транспирацию за счет возрастания водоудерживающей способности тканей и закрывания устьичных щелей. Однако регулирование транспирации небеспредельно. В условиях жаркого летнего дня и при недостатке воды в почве происходит значительное нарушение ВБ, которое проявляется в потере тургора растением и завядании. При обеспечении растений водой тургор восстанавливается и их нормальная жизнедеятельность возобновляется. Но завядание не проходит для растения бесследно: чем оно было глубже и длительнее, тем серьезнее его последствия. Различают временное и длительное завядание.

Предельное максимальное значение реального водного дефицита, при котором возможно восстановления тургора и процессов жизнедеятельности, называется сублетальным водным дефицитом. За его пределами развивается летальный водный дефицит. Значения водного дефицита, как реального, так и сублетального, значительно изменяются в зависимости от различия местообитания, особенностей анатомо-морфологического строения и физиологических функций растений (табл. 3).

Растительное сообщество или местообитание	Водный дефицит, %	
	реальный	сублетальный
Водные и прибрежные растения	0,1—3	5—15
Тундра: Зап. Гренландия	2,8—12	-
Лесотундра: древесные породы кустарнички и травы	11 — 13 3—10	- -
Еловый лес, кустарнички и травы	0,1—12	14—55
Вечнозеленые леса: Средиземноморье..... Юж. Чили	12—55 -	- 42—78
Луга: Воронежская обл	14—20	-
Заросли крупнотравья: Камчатка	от 5—8 до 20—47	-
Лесостепная дубрава: ранневесенние эфемероиды летневегетирующие травы	1,5—13 3—40	26—41 40—68
Субальпийские луга: Зап. Кавказ	0,3—15	-
Субнивальный пояс (2500—3000 м): Центр. Кавказ	25—32	-
Сухие степи	2—25	35—80
Пустыни Средней Азии Пустыни Сев. Африки	от 3 до 25—30 46—70	46—53 -



#### 4.2.3. Морфолого-анатомические и физиологические признаки водообеспечения растений

Особенности водного баланса растений отражаются в особенностях строения листьев растений. Морфогенетическое влияние недостатка воды было детально описано в работах Зораура (1873) и Коля (1886). Подробное исследование воздействия воды на растения провел В.Р. Заленский (1904), показав, что листья одного и того же растения различаются по анатомо-морфологическому строению. Он сформулировал положение, позже получившее название В.Р. Заленского: листья одного побега, расположенные выше и развивающиеся в условиях менее благоприятного водоснабжения, обладают более ксероморфными анатомо-морфологическими признаками (рис. 17).

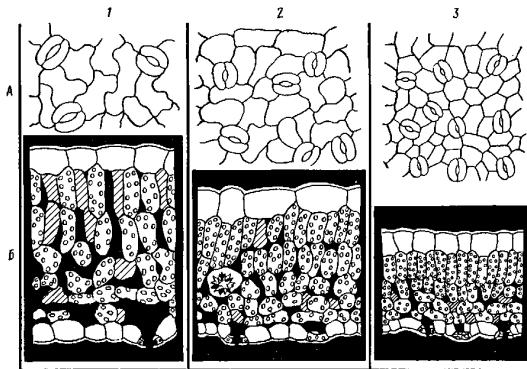


Рис. 17. Различия анатомического строения листьев разных ярусов у таволги *Filipendula ulmaria* (по R.H. Yarr, 1912). А – клетки нижнего эпидермиса с устьицами, Б – поперечный срез листа. Листья: 1 – нижний, 2 – средний, 3 – верхний

Морфолого-анатомические признаки, развивающиеся при снижении водообеспеченности растений:

- Уменьшение размеров стебля при одновременном увеличении объема корневой системы.
- Относительно более мелкие размеры клеток листьев и межклетников. Пластинка листа толще, но меньше по размерам. Устьица более мелкие, но их больше на единицу площади. Сеть жилок гуще, промежутки между ними меньше.
- Кутикла и клеточные стенки толще. Обычно отмечается отложение кутина или восковых веществ и развитие опушения.
- Палисадная ткань развита сильнее, губчатый мезофилл развит слабее. Клетки ксилемы по размерам меньше, ксилема содержит больше механических волокон,

но общая площадь сосудисто-волокнистого пучка (и ксилемы в нем) относительно больше.

Физиологические признаки ксероморфизации растений:

- Более высокая интенсивность транспирации на единицу поверхности и фотосинтеза в периоды благоприятного водоснабжения.
- Более высокая вязкость цитоплазмы и ее проницаемость.
- Большая устойчивость к завяданию и долговечность растений, но более раннее цветение и плодоношение

Для оценки степени ксероморфизации анатомо-морфологических признаков растений используются различные количественные показатели:

- Коэффициент развития поверхности – отношение поверхности листа к сырой массе листа
- Степень суккулентности – отношение содержания воды к общей поверхности
- Характер ксерофильности – отношение сухой массы к площади листа

#### 4.3. Экологические группы растений по отношению к воде

По способу регулирования воды внутри организма растения делятся на две группы. В первую группу входят **пойкилогидрические (пойкилогидридные)** растения (наземные водоросли, лишайники, мхи, большинство тропических папоротников и т.д.), у которых количество воды в тканях определяется влажностью среды обитания. У них отсутствуют приспособления для регуляции испарения воды с поверхности тела, и водоотдача фактически равна физическому испарению с поверхности тела. Содержание влаги в их тканях непостоянно и сильно зависит от содержания ее в почве. При высыхании субстрата они впадают в анабиоз, но быстро возобновляют процессы жизнедеятельности при намокании.

Вторую группу представляют **гомеогидрические (гомойогидрические)** растения. В эту группу входят растения с постоянным содержанием влаги в клетках и тканях. Уровень транспирации (испарения воды) регулируется за счет развитых устьиц. Поверхность листьев покрыта водонепроницаемыми покровными тканями, пропитанными воскообразными веществами – кутином, суберином.

А.П. Шенников (1950) по Е. Вармингу и А.Шимперу выделяет следующие экологические группы растений по отношению к воде:

- Гигрофиты (световые, теневые) – сухопутные растения, произрастающие во влажных местообитаниях.

- Мезофиты – растения умеренно увлажненных местообитаний
- Ксерофиты (суккуленты и склерофиты) – растения засушливых местстенияобитаний
- Психрофиты – растения влажных и холодных местообитаний
- Криофиты – растения сухих и холодных местообитаний
- Гидрофиты – водные растения

**Ксерофиты** - растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги – атмосферную и почвенную засуху. В настоящее время существует несколько классификаций ксерофитов. Согласно стратегии приспособления растений к недостатку влаги А.П. Шенников (1950) подразделяет ксерофиты на две подгруппы склерофиты и суккуленты. По возрастанию гидростабильности Г. Вальтер (1974) выделяет:

- Малокофильные ксерофиты (мягокоистные)
- Склерофильные ксерофиты
- Стеногидрические ксерофиты

(однодольные геофиты, травянистые молочаи – в засуху растения не отмирают, лишь желтеют, осмотическое давление не увеличивается)

- Суккуленты.

**Суккуленты** – многолетние сочные, мясистые растения с сильно развитой запасающей паренхимой. К ним относятся представители семейств кактусовых *Cactaceae*, толстянковых *Crassulaceae*, молочайных *Euphorbiaceae* (рис. 18, 19).

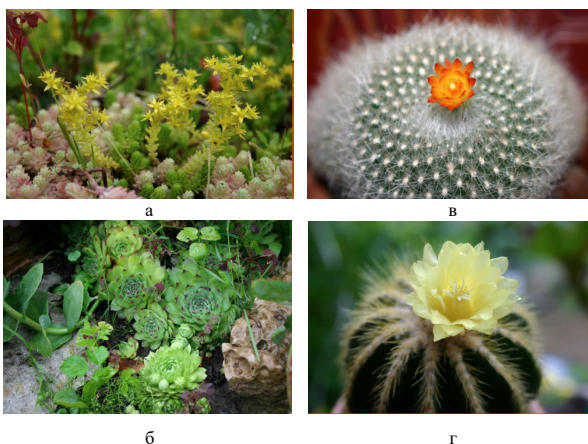


Рис. 18. Листовые (а – *Sedum acre*, б - *Sempervivum tectorum*) и стеблевые (в – *Rebutia sp.*, г – *Echinopsis sp.*) суккуленты (фото автора)

Основной отличительной способностью суккулентов является способность запасать большое количество воды, надежно ее сохранять и экономно расходовать. Выделяют две подгруппы суккулентов: стеблевые и листовые суккуленты.

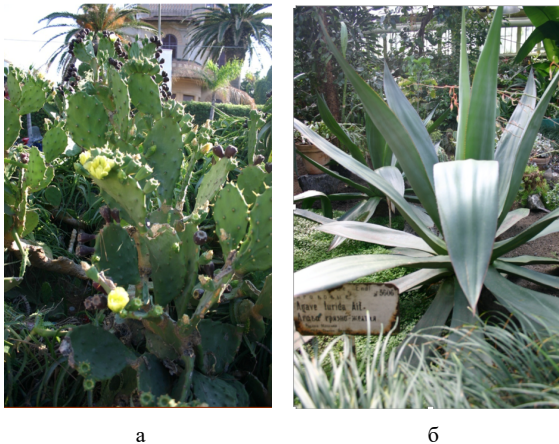


Рис. 19. Стеблевой суккулент (а – *Opuntia ficus-indica*) и листовой суккулент (б – *Agave turida*) (фото автора)

Суккулентность связана с развитием клеток паренхимы при одновременном увеличении вакуоли и сильном сокращении размеров межклетников. Это позволяет растениям запасать большое количество воды. Так: например, некоторые представители р. *Cereus* могут содержать до 3 тыс. л воды (высота до 10 м).

Для всех суккулентов характерна низкая интенсивность транспирации. Редкие устьица погружены в ямки-бороздки, закрыты днем. Они испаряют 1-3 мг в сутки на 1 г сырого вещества. Так в опытах в Аризонской лаборатории, кактусы-карнегии весом 40-45 кг оставались без полива в течение года, за это время они потеряли лишь 23-28% веса. *Echinocactus* sp. весом 37,5 кг за 6 лет испарил 6 кг. При этом потеря веса из года в год снижалась.

Своеобразная шаровидная форма, характеризующаяся наименьшим отношением поверхности к объему, также способствует снижению площади контакта надземной биомассы с сухим жарким воздухом.

Суккуленты имеют ряд анатомо-морфологических признаков, способствующих сокращению транспирации. В частности, от сильного нагрева поверхности тела в связи с низкой транспирацией защищает образование корки, воскового налета, одревеснение или опушение.

Поскольку поглощение  $\text{CO}_2$  идет только ночью, то при фотосинтезе частично используются продукты дыхания и происходит своего рода реутилизация отходов метаболизма. Всё это обуславливает медленный рост и невысокую биологическую продуктивность суккулентов.

**Склерофиты** – это растения пустынь и степей, растения, приспособившиеся к жизни в засушливых местообитаниях. Название их происходит от др.-греч. σκληρός (skleros) — *жесткий* и φυτόν (phyton) — *растение*. Склерофиты по морфологическим признакам и по принципам поддержания водного баланса прямо противоположны суккулентам. Они не способны запасать воду в органах и тканях, имеют сухие жесткие листья, толстую кутикулу и хорошо развитые механические ткани. Основной отличительной чертой этой группы растений является высокая устойчивость к завяданию. При дефиците влаги у склерофитов продолжительное время не наблюдается внешних признаков обезвоживания; они способны без вреда для себя терять до 25 % содержащейся в них воды. К типичным склерофитам относятся ковыли *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. tirsia* типчак *Festuca valesiaca*, саксаулы *Haloxylon aphyllum* и *H. persicum* и др.

При продолжительном прекращении подачи воды может наблюдаться сбрасывание листьев или части побегов, что приводит к сокращению испарения. Одним из таких представителей склерофитов является афильный склерофит испанский дрок *Spartium junceum*, распространённый в районах со средиземноморским климатом.

Отличительной чертой растений, произрастающих в засушливых районах, является высокое осмотическое давление клеточного сока. Высокая сосущая сила корней (до 60 атм) позволяет извлекать воду даже при крайне низком её содержании в почве.

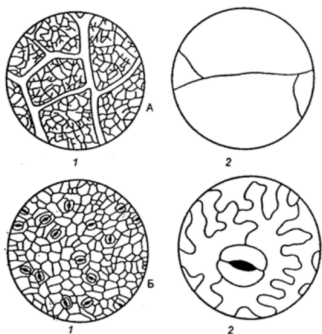


Рис. 20. Различия жилкование (А), размеров и числа устьиц (Б) у ксерофитов и мезофитов (по Э.Ф. Келлер из А.П. Шенникова, 1950):

1 – пустынный ксерофит *Psoralea drupacea*, 2 – лесной мезофит *Paris quadrifolia*

Вопреки первоначальным представлениям, склерофиты отличаются высокой интенсивностью транспирации, но это свойственно им только в благоприятных условиях водоснабжения. Исследованиями Н.А. Максимова (1926, 1944) и Б.А. Келлера показано, что при достаточном содержании воды в почве транспирация у склерофитов может быть в 2—3 раза выше, чем у мезофитов. При возрастании дефицита влаги транспирация активно снижается. Это достигается за счет хорошо отлаженного механизма регулирования испарения воды, в том числе большого количества мелких устьиц на единицу площади (рис. 20). Кроме того, у так называемых стипаксерофитов (от *Stipa* — ковыль) листья в сухой период свернуты в трубочку, внутри которой образуется влажная камера (рис. 21). Все это снижает расход воды в засушливых условиях.

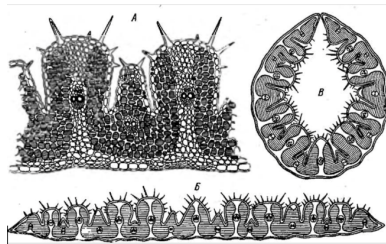


Рис. 21. Поперечный срез листа ковыля волосатика *Stipa capillata* (по А. Кернеру, 1896). А – участок среза при большом увеличении; Б – во влажную погоду (пластинка листа развёрнута); Б' – при засухе (лист свернут)

Склерофиты имеют хорошо развитую интенсивную глубоко проникающую корневую систему. У некоторых растений на нее приходится до 60-70 % всей биомассы растения (рис. 22).

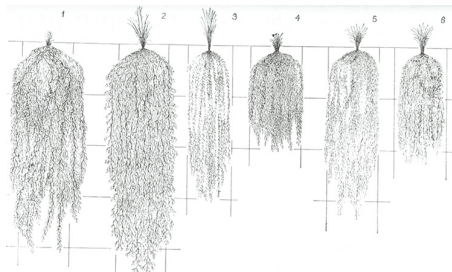


Рис. 22. Корневая система у шести экземпляров ковыля *Stipa curtisetata*, взятых с разных мест обитаний, канадская прерия (по Киппенду и Джонсу).

1 – южный склон, песчаная почва; 2 – ровная поверхность на черноземе; 3–6 – более сухая зона развития бурых почв. Максимальная мощность почвенного слоя 150 см, верхний метр всегда густо пронизан корнями

**Мезофиты** – обширная экологическая группа, в которую входят растения как с типичным мезоморфным растением, так и с разными отклонениями в сторону гигро- или ксероморфной организации. К мезофитам относятся многие луговые травы (клевер луговой *Trifolium pratense*, тимофеевка *Phleum pratense*, ежа сборная *Dactylis glomerata*), большинство лесных растений (ландыш *Convallaria majalis*, земляника *Fragaria vesca* и др.), значительная часть лиственных деревьев (береза *Betula pendula*, осина *Populus tremula*, клен *Acer platanoides*, липа *Tilia cordata*), многие сельскохозяйственные (рожь *Secale cereale*, картофель *Solanum tuberosum*, капуста *Brassica oleracea*) и плодово-ягодные культуры (яблоня *Malus domestica*, смородина *Ribes nigrum*, малина *Rubus idaeus*) и полевые сорняки (сурепка обыкновенная *Barbarea vulgaris*, василек синий *Centaurea cyanus*).

В зависимости от условий водоснабжения анатомо-морфологические и физиологические признаки мезофитов могут значительно варьировать. Примером может служить изменение формы, размеров и степени рассечения листовой пластинки представителей различных видов, произрастающих в различных по сухости местообитаниях (рис. 23).

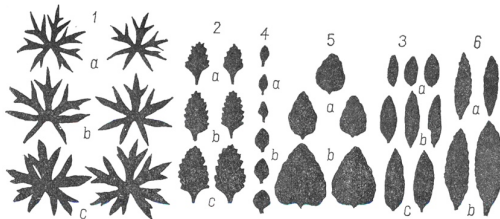


Рис. 23. Зависимость формы и величины листьев от сухости местообитания и тем самым от величины осмотического давления (по Мюллер–Штоллю, 1923).

1 – *Geranium sanguineum* (а – сухой луг; б – разреженный сосновый лес; с – густой кустарник бирючины); 2 – *Teucrium chamaedris* и 3 – *Helianthemum chamaecistus* (а – каменистая почва; б – сухой луг на известняках; с – на лессе); 4 – *Thymus serpyllum*; 5 – *Origanum vulgare* и 6 – *Stachys recta* (а – на известняках; б – на лессе).

Для мезофитов характерен ряд анатомо-морфологических и физиологических признаков, к числу которых относятся следующие:

1. Умеренно развитая корневая система как интенсивного, так и экстенсивного типа, со всеми переходами между ними. В зависимости от условий увлажнения корневая система одного вида растения может значительно меняться. Примером служит изменение строения корня одуванчика, произрастающего на разных по влажности почвах (рис. 24).

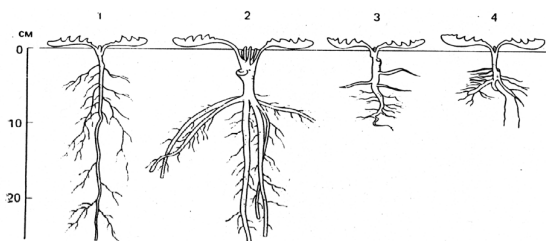


Рис. 24. Изменение строения корня одуванчика в разных местообитаниях (по Т.К. Горышиной, 1979): 1 – сухой луг; 2 – свежий луг; 3 – сырой луг; 4 – заболоченный участок

По характеру кушения травянистых мезофитов различают длиннокорневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые растения (рис. 25).

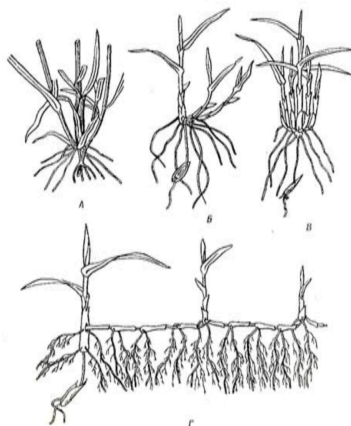


Рис. 25. Кушение злаков: А, Б – рыхлокустовых злаков: А – ржи *Secale cereale*; Б – мятлика однолетнего *Poa annua*; В – плотнокустового злака - белоуса торчащего *Nardus stricta*; Г – корневищного злака пырея ползучего *Elytrigia repens* (по Т.К. Горышиной, 1979):

1 – зерновка, 2 – зародышевые корни, 3 – придаточные корни, 4 – узел кушения, 5 – главный побег (ось первого порядка), 6<sub>2</sub>, 6<sub>3</sub>, 6<sub>4</sub>, 6<sub>5</sub> – боковые побеги второго и последующих порядков, 7 – корневище

2. Дифференцирование листа на более или менее плотную палисадную ткань и рыхлую губчатую паренхиму с системой межклетников. Листья большинства мезофитов имеют чётко выраженные верхнюю и нижнюю поверхности и характеризуются, так называемым, дорзовентральным строением (рис. 26).



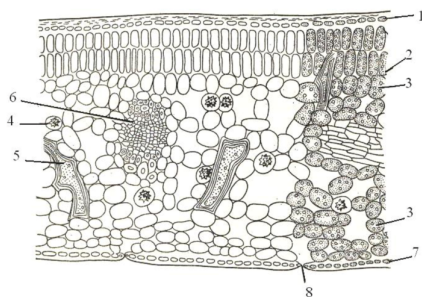


Рис. 26. Строение листа камелии японской *Camelia japonica* с дорзовентральным типом мезофилла (по Т.К. Горышиной, 1979): 1 – верхняя эпидерма, 2 – столбчатая паренхима, 3 – губчатая паренхима, 4 – клетка с друзой, 5 – склереида, 6 – проводящий пучок, 7 – нижняя эпидерма, 8 – устьице.

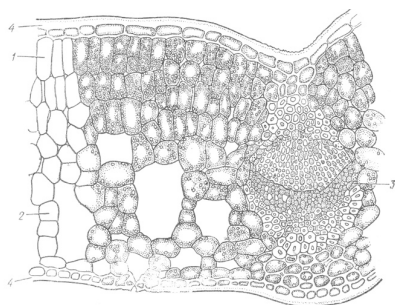


Рис. 27. Микроскопическая структура однолетнего листа брусники *Vaccinium vitis-idaea* (по Т.К. Горышиной, 1979):

1 – палисадная паренхима, 2 – губчатая паренхима, 3 – проводящий пучок, 4 – эпидерма

3. Негустая сеть жилок. Мезофиты отличаются средним развитием проводящих тканей (рис. 20).
4. Среднее развитие покровных тканей с возможным редким опушением. Покровные ткани мезофитов обычно представлены одно- или двухслойным эпидермисом, часто пропитанным воскообразным веществом растительного происхождения – кутином, образующим кутикулу (рис. 27).
5. Умеренные величины осмотического давления клеточного сока (до 2 000-2 500 Кпа).
6. Среднее содержание воды в листьях, изменяющееся в пределах 65-75%.
7. Расположение устьиц на нижней стороне листа. У мезофитов хорошо выражена регуляция устьичной транспирации.

Выделяется несколько подгрупп мезофитов:

**Типичные мезофиты (эумезофиты).** К ним относятся тимофеевка луговая *Phleum pratense*, клевер луговой *Trifolium pratense*, ежа сборная *Dactylis glomerata*, овсяница луговая *Festuca pratensis*.

**Гигромезофиты**, например, лисохвост луговой *Alopecurus pratensis*.

**Ксеромезофиты.** Типичными представителями этой подгруппы являются мятлик луговой *Poa pratensis*, люцерна посевная *Medicago falcata*, клевер горный *Trifolium montanum*.

А.П. Шенников (1950) выделил несколько подгрупп мезофитов:

1. **Вечнозеленые мезофиты влажных тропических лесов** – это главным образом деревья и кустарники, круглый год обеспеченные влагой, элементами минерального питания и теплом, что позволяет им постоянно расти. У них крупные мезоморфные листья, большей частью, теневые. В теплом сыром воздухе влажного тропического леса для них обычна интенсивная гуттация (пассивное выделение растворов через специальные комплексы клеток. Кроме того, они имеют приспособления к отводу воды во время тропических ливней – продырявленность, пониклость, вытянутость верхушек листьев и т.д. Одним из представителей этой группы является плачущее дерево *Cesalpinia pluviosa*, отличающаяся активной гуттацией в дневные часы. Для многих представителей этой группы характерно образование ходульных и дисковидных корней, выполняющих опорную и питательную функции (рис. 28).



Рис. 28. Ходульные и дисковидные корни фикуса *Ficus elastica*, Палермо, Италия (на фото справа – автор)

2. **Зимнезеленые древесные мезофиты (тропофиты)** – распространены в континентальных частях тропической и субтропической зоны, где за теплой влажной зимой следует засушливое лето. Деревья и кустарники сбрасывают листву на время летней засухи. В период вегетации они обеспечены влагой и имеют мезоморфное строение листьев, а в весенний листопад освобождаются от излишней испаряющей поверхности.

3. **Летнезеленые древесные мезофиты** – деревья и кустарники умеренных зон, сбрасывающие листья на холодный период. Отличаются большой изменчивостью анатомо- морфологических признаков.

4. **Летнезеленые многолетние травянистые мезофиты** - в основном обитатели лугов. Строение листьев в физиологические особенности растений этой группы разнообразны, с уклонами в гигро- или ксероморфность.

5. **Эфемеры и эфемероиды** – сохраняют мезоморфность в засушливых условиях местообитания, смещая жизненный цикл на период с благоприятным водообеспечением.

**Гигрофиты** - (от гигро... и греч. *phytón* — растение), растения влажных местообитаний. В эту группу входят растения, обитающие в условиях высокой влажности воздуха или почвы, а также водные растения. Отличительной их чертой служит отсутствие анатомо- морфологических приспособлений, ограничивающих расход воды.

Высшие растения, обитающие в условиях избыточного увлажнения, вынуждены адаптироваться к особенностям минерального питания, газового и светового режимов, движению воды в водоемах.

Согласно классификации А. П. Шенникова (1950) выделяются:

- **световые гигрофиты** – сухопутные растения, произрастающие на избыточно влажных почвах. К ним относятся осока дернистая *Carex caespitosa*, калужница болотная *Caltha palustris*, росянка английская *Drosera anglica*.

- **тенивые гигрофиты** – сухопутные растения, произрастающие в условиях высокой влажности воздуха. В эту группу входят кислица обыкновенная *Oxalis acetosella*, голокучник Линнея *Gymnocarpium dryopteris*, майник двулистный *Maianthemum bifolium*, седмичник европейский *Trientalis europaea*.

- **гидрофиты** – водные растения.

Исходя из критериев, предложенных А.П. Шенниковым, осока острая *Carex acuta*, находящаяся в воде в прибрежной зоне, относится к гидрофитам, а экземпляры той же осоки острой, но произрастающее на берегу, входит в группу световых гигрофитов. Поэтому более логичной и целостной представляется классификация гигрофитов,

предложенная Г.И. Поплавской (1948). Все растения избыточно влажных местообитаний разделены на несколько групп:

- 1) **Гидатофиты** – полностью погруженные растения (над водой могут быть лишь цветки). Среди них различают а) неукореняющиеся, или взвешенные (рдест курчавый *Potamogeton crispus*) б) укореняющиеся (водяной лютик Кауфмана *Ranunculus kauffmannii*)
- 2) **Азрогидатофиты** – растения с плавающими листьями. Среди них также а) неукореняющиеся (водокрас *Hydrocharis morsus*, ряска малая *Lemma minor*), б) укореняющиеся (кувшинки *Nymphaea alba*, кубышки *Nuphar lutea*, водный лютик *Ranunculus aquatilis*)
- 3) **Гидрофиты** – имеют листья, расположенные над водой. Они обычно по берегам водоемов (стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia*, калужница болотная *Caltha palustris*, папоротник страусовое перо *Mateucia struthiopteris*, купальница азиатская *Trollius asiatica*, камыш озерный *Scirpus lacustris*).

#### 4.4. Экология водных растений

Вода, как среда обитания растений, имеет ряд специфических признаков. К экологическим особенностям относится, прежде всего, высокая плотность водной среды. С глубиной давление воды увеличивается на 1 атм. на каждые 10 м. Благодаря высокой плотности среды, значения всех экологических факторов с градиентом глубины изменяются гораздо быстрее, чем на суше.

Для осуществления процессов жизнедеятельности растениям необходим воздух. Водная среда отличается иным газовым режимом по сравнению с наземными местообитаниями. Воздух необходим для фотосинтеза, дыхания и для плавучести, поддержания тела растения в вертикальном положении. Среднее содержание воздуха в воде составляет 20-25 см<sup>3</sup>/л, а кислорода – 6-8 см<sup>3</sup>/л. При этом необходимо помнить, что предел аэробной жизни – 0,3-0,5 см<sup>3</sup>/л. На ряду с недостатком кислорода в водной среде при цветении воды может наблюдаться и перенасыщение O<sub>2</sub>.

Азот поступает к водным растениям из атмосферы и денитрификации. Источником CO<sub>2</sub> служит разложение растительных остатков и поступление от дыхания. Кроме того, в воде часто содержатся метан и сероводород, концентрация которых сильно меняется в зависимости от гидродинамических условий и гидрохимического статуса водного объекта, а также сезона года.

Распределение газов по толще воды неравномерное. Содержание газов, поступающих из атмосферного воздуха, всегда выше в верхних слоях водной толщи. Недостаток кислорода отмечается вблизи дна.

Для водной среды характерен иной тепловой режим. Поступление тепла в водные объекты существенно снижено. Значительная часть его отражается, и не менее значительная часть расходуется на испарение. Диапазон значений температуры воды в Мировом океане составляет 38° (от -2 до +36°C), в пресных водоемах – 26° (от -0,9 до +25°C). С глубиной температура воды резко падает. До глубины 50 м наблюдаются суточные колебания температуры, до 400 – сезонные. Глубже температура воды становится постоянной, опускаясь до +1-3°C (в Заполярье близка к 0°C).

Поскольку температурный режим в водоемах сравнительно стабилен, их обитателям свойственна стенотермность. Незначительные колебания температуры в ту или иную сторону сопровождается существенными изменениями в водных экосистемах.

Одним из важных факторов, определяющих температурный режим водных объектов является перемешивание воды, приводящее к выравниванию температуры различных слоев. В стоячих водоемах (озерах) умеренных широт весной и осенью имеет место вертикальное перемешивание, и в эти сезоны температура во всем водоеме становится однородной, т.е. наступает **гомотермия**. Летом и зимой в результате резкого усиления прогревания или охлаждения верхних слоев перемешивание воды прекращается (температурная дихотомией). Период временного застоя – **стагнация** (летняя или зимняя). Летом более легкие теплые слои остаются на поверхности, располагаясь над тяжелыми холодными. Зимой в придонном слое отмечается более теплая вода, так как непосредственно подо льдом температура поверхностных вод меньше +4°C.

Водные объекты отличаются иным световым режимом по сравнению с наземными ландшафтами. Интенсивность светового потока в воде сильно ослаблена из-за его отражения поверхностью и поглощения самой водой. Кроме того, большую роль играет прозрачность воды, которая лимитируется минеральными взвесями и планктоном.

Минеральный режим водных растений также характеризуется специфическими чертами. Он определяется, прежде всего, солевым составом и pH воды. В природных водах преобладают карбонаты, сульфаты, хлориды. В пресных водоемах концентрация солей не более 0,5 г/л, в морях – от 12 до 35 г/л. При солености более 40 промилле (промилле – десятые доли процента) водоем называют гипергалинным или пересоленным.

Обитание в водной среде обусловило особые черты организации водных растений, которая получила название *гигроморфной* структуры. К анатомо-морфологическим и физиологическим чертам гигрофитов (гигроморфная/гидроморфная структура) относятся: - Значительное увеличение поверхности тела в сравнении с его массой, что облегчает поглощение необходимого количества кислорода и других газов, которых в воде содержится меньше, чем в воздухе. Увеличение поверхности растения достигается

развитием больших тонких листьев (рдесты), расчленением листовой пластинки на тонкие нитевидные участки (уруть, роголистники, водные лютики), сильным развитием воздухоносных полостей и больших межклетников.



Рис. 29. Поперечный разрез черешка листа кувшинки  
[https://ru.wikipedia.org/wiki/Водные\\_растения#/media/Файл:Nymphaea\\_ies.jpg](https://ru.wikipedia.org/wiki/Водные_растения#/media/Файл:Nymphaea_ies.jpg)

- Корневая система водных растений развита слабо. Корневые волоски отсутствуют, поскольку вода с растворёнными в ней минеральными веществами может проникать непосредственно в листья. Формируется корневая система экстенсивного типа, часто развиваются длинные корневища. Основная функция корневой системы – якорная и запасание воздуха.

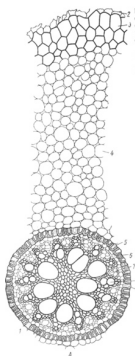


Рис. 30. Первичное строение корня касатик *Iris germanica*, поперечный срез (по Т.К. Горышиной, 1979):

1 – центральный цилиндр, 2 – остатки эпидлемы, 3 - экзодерма, 4 – паренхима первичной коры, 5 – эндодерма, 6 – перицикл, 7 - флоэма, 8 – сосуды ксилемы

- Отсутствие дифференциации листа на палисадную ткань и губчатую паренхиму.
- Развитие воздухоносных полостей (рис. 29, 30)

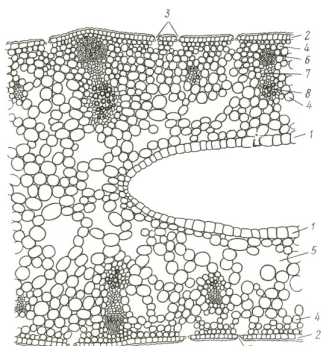


Рис. 31. Строение листа ириса на поперечном срезе (по Т.К. Горышиной, 1979):  
 1 – верхняя эпидерма, 2 – нижняя эпидерма, 3 – устьица, 4 – мезофилл, 5 – воздухоносная полость, 6 – склеренхима, 7 – флоэма, 8 – ксилема

- Слабо развитая сеть жилок.
- Слабое развитие покровных тканей, отсутствие опушения.
- Низкие величины осмотического давления клеточного сока (до 500-1200 Кпа).
- Содержание воды в листьях составляет 65-94%.
- Низкие значения величины ВД
- Расположение устьиц на верхней (у плавающих листьев) и обеих сторонах листа (рис. 31).
- Слабое развитие механических тканей. Большая плотность водной среды обуславливает слабое развитие механических элементов в листьях и стеблях водных растений. Немногочисленные механические ткани, имеющиеся в стеблях, расположены ближе к центру, что придаёт им большую гибкость (рис. 32).
- У многих водных растений в клетках эпидермиса имеются хлорофилловые зёрна, так как интенсивность света в воде резко снижается.

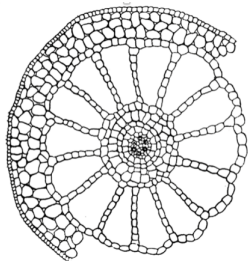


Рис. 32. Поперечный срез стебля урути *Myriophyllum verticillatum* (по Т.К. Горышиной, 1979)

При переходе от наземных ландшафтов к водной среде по мере нарастания гидроморфности растения образуют характерный экологический ряд, наблюдающиеся во всех водных объектах. Экологический ряд растений в пресноводных водоемах представлен несколькими поясами. Первый «пояс» образуют осоки *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*. За ними идёт «пояс» рогоза *Typha latifolia*, тростника *Phragmites australis*, камыша *Scirpus lacustris*. С глубиной они сменяются «поясом» кувшинок, кубышек и рдестов с плавающими листьями. Затем идут погруженные рдесты, такие как *Potamogeton compressus*, *P. pectinatus*, *P. crispus*, *P. ochreatum*, *P. pusillus*. Они сменяются глубоководными мхами рр. *Calliergon* и *Strumineum*, где на больших глубинах отсутствуют высшие растения.

При смене «поясов» водных растений отчётливо проявляется увеличение степени приспособления к водной среде. К числу основных анатомо-морфологических признаков следует отнести:

1. Увеличение поверхности листьев при небольшом объеме, что связано с ослабленным освещением и недостатком CO<sub>2</sub>. Листья становятся очень тонкими и рассечёнными на очень узкие доли
2. У водных растений сильно развита разнолистность (гетерофилия). Подводные, плавающие и надводные листья на одном и том же растении значительно различаются как по внутреннему, так и по внешнему строению (рис. 33). Так, подводные листья не имеют устьиц; у плавающих на поверхности воды листьев устьица находятся только на верхней (адаксиальной) стороне, у надводных (воздушных) листьев устьица — на обеих сторонах.



Рис. 33. Гетерофилия у водных растений: 1 – *Ranunculus diversifolius*, 2 – *R. aquatilis*, 3 – стрелолист *Sagittaria sagittifolia* (по Т.К. Горышиной, 1979; Иллюстрированный атлас растений, 1977)



3. Различное строение погруженных и плавающих листьев

**Погруженные листья** имеют строение листа «теневого» типа:

- Тонкий эпидермис с хлоропластами
- Отсутствие дифференциации на столбчатую и губчатую паренхиму

**Плавающие листья** характеризуется строением «светового» типа:

- Эпидермис с кутикулой, восковым налетом
  - Дифференциация тканей на столбчатую и губчатую паренхиму
  - Устьица расположены на верхней стороне листа
4. Центральное расположение механических элементов, обеспечивающих гибкость растений
  5. Сильное развитие межклетных (воздухоносных) полостей в листьях, стеблях и корнях
  6. Редукция корневой системы
  7. Способность передвигаться по вертикали водной толщи. На неблагоприятный холодный период плавающие растения погружаются на дно, где  $t = 4^{\circ} \text{C}$  в придонной толще вод
  8. Преобладание вегетативного размножения, поскольку семенное размножение затруднено (рис. 34).

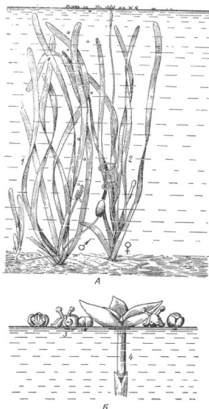


Рис. 34. Опыление (гидрофилия) у валиснерии *Valisneria spiralis* (по Т.К. Горышиной, 1979). А – тычиночный и пестичный экземпляры; Б – цветки валиснерии на поверхности воды

1 – тычиночной экземпляр, 2 – пестичные экземпляры, 3 – тычиночные и 4 - пестичные цветки на поверхности воды

9. В связи с недостатком элементов минерального питания в пресноводных олиготрофных водоемах некоторые растения перешли на плотоядный образ жизни. К растениям-хищникам относятся пузырчатка *Utricularia vulgaris*, *U. minor*, *U. grafiata* и др., альдрованда *Aldrovanda vesiculosa* и др.

## ГЛАВА 5. СВЕТ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

### 5.1. Общая характеристика света

Свет является важнейшим экологическим фактором. Всем живым организмам для осуществления процессов жизнедеятельности необходима энергия, поступающая извне. Основным источником ее является солнечная радиация, на которую приходится около 99,9% в общем балансе энергии Земли. Она обеспечивает свет и тепло на планете, без которых невозможны существование и жизнедеятельность различных организмов.

Свет – один из наиболее важных абиотических факторов среды, определяющий специфику положения в биосфере растений, подавляющее большинство которых являются фотоавтотрофами. Проходя сквозь атмосферу и отражаясь от земной поверхности, солнечный свет меняется по интенсивности и составу. Солнечный свет – это постоянный поток *электромагнитного* излучения в широком диапазоне волн от 0,1 до 30 000 нм.

Свет представляет собой электромагнитное излучение с длиной волн от 290-380 нм (ультрафиолетовое излучение) до 3-4 тыс. нм (инфракрасное излучение). Три участка спектра электромагнитных волн, с которыми организмы взаимодействуют в естественных условиях – ультрафиолетовая радиация, видимый свет и инфракрасное излучение – оказывают на эти организмы различное воздействие. Рассмотрим их влияние на биоту.

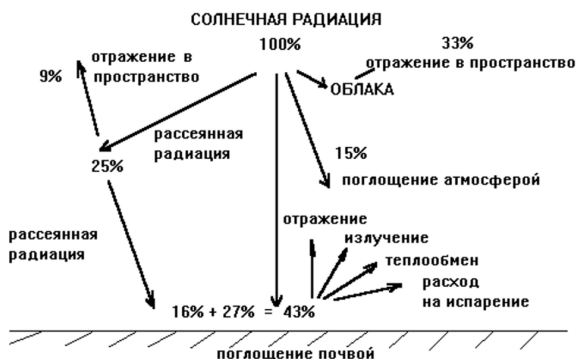


Рис. 35. Баланс солнечной радиации Земли

Вне земной атмосферы на расстоянии одной астрономической единицы от Солнца суммарная мощность солнечного излучения, проходящего через единичную площадку, ориентированную перпендикулярно потоку, постоянна («солнечная постоянная») и составляет 1,959 кал/см<sup>2</sup>·мин. Электромагнитное излучение, поступающее от Солнца на

Землю, включает в себя все виды солнечного излучения. Проходя через атмосферу Земли, солнечный поток сильно меняется. На высоте около 50 км находится озоновый слой, препятствующий проникновению лучей с длиной волн  $<290-295$  нм. Если принять солнечную энергию, достигающую Земли, за 100 %, то примерно 24 (15+9) % ее поглощается при прохождении через атмосферу, 33 % отражается обратно в космическое пространство и 43% достигает земной поверхности в виде прямой (27%) и рассеянной (16%) радиации (рис. 35, 36).

Электромагнитное излучение, достигающее поверхности Земли, представляет собой поток, состоящий из волн различной длины. В световом потоке 10% приходится на ультрафиолетовое излучение ( $<400$  нм). 45% - видимые лучи (400-750 нм) и 45% - ближнюю инфракрасную радиацию (750 -4000 нм). Лучи с длиной волны более 4000 нм представляют дальнюю инфракрасную радиацию – тепловое излучение.

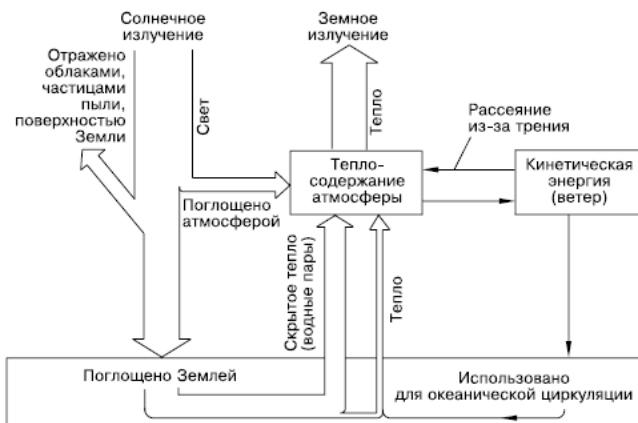


Рис. 36. Пути расходования солнечной энергии на поверхности Земли (по Э. Оорту, 1972)

**Влияние ультрафиолетовой радиации.** В экологических и биологических анализах выделяют два диапазона ультрафиолетового излучения. Первый – ультрафиолет "а" с длиной волны от 0,31 до 0,38 мкм – охватывает около 90% общего ультрафиолетового излучения в среде. Это излучение легко проникает в глубину тканей организмов. Второй – ультрафиолет "б" с длиной волны 0,29-0,31 мкм – является важной составной частью непосредственного солнечного облучения. Напряженность ультрафиолетового облучения зависит от угла падения солнечных лучей и высоты над уровнем моря. Это излучение используется зелеными растениями для синтеза витамина Д и обуславливает наличие в растениях некоторых пигментов.

Облучение повышенными дозами ультрафиолетовой радиации в наше время обусловлено истощением озонового экрана Земли, что является результатом как антропогенных, так и природных экологических факторов.

Действие ультрафиолетового излучения на организмы в первую очередь связано с его высокой квантовой энергией и проникающей способностью этого излучения. Важную роль в этом отношении играет адаптация покровных тканей. Под действием ультрафиолетовых лучей в коже человека появляются меланины, которые сильно поглощают это излучение.

Контакт с ультрафиолетовым излучением вырабатывает у растений устойчивость к его действию. Растения, выращивавшиеся в условиях искусственного излучения без участия ультрафиолетового, значительно менее устойчивы к действию этих лучей, чем растения, имевшие с ними ежедневный контакт. Вредность ультрафиолетового излучения обратно пропорциональна длине волны. Относительно слабое влияние этих лучей на природу объясняется небольшой (~2%) долей этого излучения в общей лучистой энергии Солнца и неба.

Ультрафиолетовое излучение по-разному влияет на высшие и низшие организмы. Низшие (микроорганизмы и грибы) четко реагируют на действие этих лучей, поскольку они почти совершенно для них прозрачны. Сильное поглощение ультрафиолетовых лучей высокомолекулярными веществами приводит к тому, что все мелкие организмы через короткое время погибают под действием этих лучей. Весь участок ультрафиолетовой радиации является губительным для бактерий, и конечный результат определяется лишь продолжительностью облучения. Анабиотические формы, например, споры бактерий, почти в 2 раза более устойчивы к действию ультрафиолетового излучения, чем вегетативные клетки. Это свойство ультрафиолетового излучения используется на практике для стерилизации: достаточно всего лишь семиминутного освещения, чтобы полностью уничтожить бактерии и их споры. Подобное летальное действие оказывают ультрафиолетовые лучи на грибы и яйца нематод.

Уничтожающее действие усиливается при наличии в среде кислорода. Разрушение химических соединений в клетках создает дополнительные возможности для их окисления, поэтому в облученных органических веществах можно наблюдать большие количества оксидов и пероксидов. Некоторые из них усиливают губительное воздействие ультрафиолетовых лучей из-за своей токсичности.

Ультрафиолетовое излучение тормозит развитие грибов и убивает их споры, причем кратковременное облучение, как правило, действует стимулирующим образом, а продолжительное – летально. Плоды лимона, облучаемые ультрафиолетовыми лучами, не

подвергаются грибковым заболеваниям и поэтому их лежкость при хранении увеличивается.

Отсутствие у грибов устойчивости к значительным дозам ультрафиолетового облучения создает возможность лечения микозов у животных и человека. Эффективность действия ультрафиолетовых лучей на бактерии и грибы усиливается с повышением температуры и кислотности субстрата.

Высшие растения в целом не требуют ультрафиолетового облучения для нормального развития. Однако отмечено, что оно стимулирует образование антоцианов, а через инактивацию гормонов роста тормозяще действует на рост стебля. Ультрафиолет "а" и ультрафиолет "б" не оказывают существенного действия на зеленые растения, что связано со свойствами покровных тканей. Однако излучение с длиной волны менее 0,29 мкм, которого в солнечном свете у поверхности Земли нет, при действии в течение нескольких часов вызывает отрицательные изменения у растений томата. Реакция этих растений зависит от условий освещения видимым светом. Растения, выросшие в тени при слишком слабом освещении, реагируют на ультрафиолетовые лучи значительно быстрее, чем находящиеся в условиях нормального освещения. Существует предположение, что двудольные растения более чувствительны к действию ультрафиолетовых лучей, чем однодольные.

Видимые лучи с длиной волны от 0,400 до 0,750 мкм (на их долю приходится большая часть энергии - 45% - солнечного излучения), достигающие поверхности Земли, имеют особенно большое значение для организмов. Зеленые растения за счет этого излучения синтезируют органическое вещество (осуществляют фотосинтез), которое используют в пищу все остальные организмы.

Для большинства растений видимый свет является одним из важных факторов среды. Важными экологическими характеристиками суммарной солнечной радиации являются прямая и рассеянная радиация. Кроме того, большую роль в световом режиме растений играет также отраженная радиация.

К.А. Тимирязев назвал растения «детьми Солнца». Особое положение растений на земной поверхности вызвано их автотрофным питанием, способностью к фотосинтезу. Растения являются неотъемлемым компонентом любого ландшафта. В наземных ландшафтах с лесной растительностью биомасса продуцентов составляет более 90% от всей биомассы, поэтому растительность определяет многие важные параметры ландшафтов. В то же время, интенсивность фотосинтеза и запасы создаваемой при этом биомассы определяются условиями освещения, характером подстилающей поверхности и, в целом, комплексом физико-географических условий местообитания.

Свет действует на растения как прямой, так и косвенный экологический фактор. Действие его на растения подразделяют на *фотосинтетическое*, *регуляторно-фотоморфогенетическое* и *тепловое* (Росс, 1977). Во многом свет оказывает формообразующее действие, определяя особенности строения, направление роста, внутренней структуры тканей, величины хлоропластов и т.д. Свет, его качественный состав и количественные характеристики определяют географическое распределение растений.

К основным количественным характеристикам света относятся:

- *Интенсивность радиации*, которая измеряется мощностью переносимой ею энергии на единицу площади поверхности и измеряется в дж/см<sup>2</sup>·мин или вт/см<sup>2</sup> (ватт/м<sup>2</sup>).

- *Освещенность* – физическая величина, характеризующая освещение поверхности, создаваемое световым потоком, падающим на эту поверхность. Освещенность представляет собой отношение светового потока, падающего на малый участок поверхности, к его площади и измеряется в люксах.

- *Качественный состав света*. Спектральный состав света в разных местообитаниях неодинаков. Так, интенсивность ультрафиолетового излучения резко увеличивается в горах на высотах больше 2 000 м. В составе растительного сообщества в спектральном составе света снижена доля фотосинтетически активной радиации, активно улавливаемой листьями растений.

Благодаря лучистой энергии Солнца растения создают первичное органическое вещество, являющееся основой жизнеобеспечения почти всех прочих обитателей Земли. Растения перехватывают падающую солнечную энергию, но используют для фотосинтеза не более 1-2,5%.

**Фотосинтетически активная радиация**, или, сокращённо, **ФАР** — часть солнечной радиации в диапазоне от 380 до 710 нм, используемая растениями для фотосинтеза. Этот участок спектра более или менее соответствует области видимого излучения. Фотоны с более короткой длиной волны несут слишком много энергии, поэтому могут повредить клетки, но большая их часть отфильтровывается озоновым слоем в стратосфере. Кванты с большими длинами волн несут недостаточно энергии и поэтому не используются для фотосинтеза большинством организмов. Некоторые организмы, такие как цианобактерии, пурпурные бактерии и гелиобактерии могут использовать энергию света с большей длиной волны, чем 700 нм (ближняя инфракрасная область). Эти бактерии обитают в местах с пониженной освещённостью: на дне застойных прудов, в осадках или океанских глубинах.

Понятие фотосинтетически активной радиации – ФАР предложил в 1918 г. Л.А. Иванов. Развил и широко ввел его в экологию А.А. Ничипорович (1956). Доля ФАР в суммарной радиации меняется от 28% до 43%. Рассеянная радиация при облачном небе может содержать 50-60% ФАР, а при голубом небе – 90%.

Вместе с тем, в диапазоне от 380 до 710 нм можно выделить несколько физиологических зон действия солнечных лучей.

1. Зона действия волн длиной 300-520 нм. Поглощаются хлорофиллом, каротиноидами, протоплазмой, ферментами
2. Зона действия волн длиной 520-700 нм. Поглощаются хлорофиллом – значение показано К.А. Тимирязевым
3. Зона действия волн длиной 700-1050 нм. «абиотическая радиация» - не играет существенной роли для растений
4. Зона действия волн длиной >1050 нм. Инфракрасная радиация – мощный тепловой фактор

Наиболее интенсивное поглощение радиации наблюдается в оранжево-красной части спектра, второй максимум отмечается в сине-фиолетовом диапазоне. Минимум приходится на желто-зеленые лучи. Поглощение в инфракрасной части спектра приводит к нагреванию листа, но при низких температурах они могут использоваться и для фотосинтеза.

Ультрафиолетовые лучи (УФ) губительны для живых организмов. Моментальное облучение 30 см слоя воды УФ делает его стерильным. Ультрафиолетовые лучи поглощаются антоцианом – поэтому у высокогорных растений отмечается повышенная его концентрация.

Самый многочисленный пигмент растений – хлорофилл — наиболее эффективно поглощает красный и синий свет. Вспомогательные пигменты такие как каротиноиды и ксантофиллы поглощают некоторое количество зелёного и синего цвета и передают его в реакционный центр фотосинтеза, однако большая часть зелёного цвета отражается и придает листьям их характерный цвет.

Хлорофилл лучше воспринимает свет при низком стоянии Солнца, при облачности, когда ослабевает излучение. Рассеянный свет усваивается полнее, он выгоднее по составу. В нем содержится 50-60% ФАР желто-красных лучей, в прямой радиации количество их снижается до 30-35%.

Световой режим местообитания растений определяется различными биотическими и абиотическими факторами. Прежде всего, на распределение солнечной радиации на



земной поверхности оказывает влияние географическая широта местности. Как видно из приведённых таблиц 4-6, количество солнечной радиации на разных широтах северного полушария сильно различается. От этого зависят и суточные суммы солнечной радиации, поступающей на дневную поверхность в летние дни, что определяет световой режим местообитания в различных географических зонах.

Таблица 4. Количество солнечной радиации на разных широтах северного полушария, получаемое в предположении отсутствие атмосферы (Алисов, 1952)

Широта, градус	Летнее полугодие		Год	
	ккал/см <sup>2</sup>	кДж/см <sup>2</sup>	ккал/см <sup>2</sup>	кДж/см <sup>2</sup>
90	133	557	133	557
80	134,5	564	137,5	574
70	138,5	580	152	637
60	149	624	182,5	765
50	161	675	220	922
40	170	712	254	1065
30	175	733	283	1186
20	174,5	731	303,5	1272
10	170	712	317	1328
0	160,5	672	321	1345

Таблица 5. Суточные суммы солнечной радиации на разной широте (I – ккал/см<sup>2</sup>·сут, II – Дж/см<sup>2</sup>·сут)

Дата	Широта, °											
	0		10		30		50		70		90	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
21.III	672	2806	659	2761	556	2330	367	1538	132	553	0	0
22.VI	577	2418	649	219	728	3210	707	2962	624	2615	634	2656

Таблица 6. Изменение прихода солнечной радиации (I – ккал/см<sup>2</sup>, II – Дж/см<sup>2</sup>) с географической широтой (Кондратьев, 1954)

	Дата	Широта, °									
		0		10		30		50		70	
		I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Бухта Тихая	80° 19' с.ш.	0	0	23	96	31	130	2	8	65	235
Бухта Тикси	71° 35' с.ш.	0,7	3	31	130	33	117	5	21	70	293
Павловск	59° 41' с.ш.	4	17	28	117	40	168	10	42	82	344
Воронеж	51° 40' с.ш.	7	29	30	126	42	176	15	63	94	394
Ташкент	41° 20' с.ш.	13	54	37	155	57	239	27	113	134	561
Гонолулу	21° 18' с.ш.	35	147	52	218	56	235	45	189	188	788
Джакарта	6° 10' ю.ш.	33	138	35	147	36	151	38	159	142	595

Существенное воздействие на перераспределение солнечной радиации оказывает рельеф местности. Так, например, южный склон крутизной  $20^{\circ}$  на широте Санкт-Петербурга в летний день получает больше солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность на широте Харькова. В то же время, на широте Харькова на северный склон с крутизной  $10^{\circ}$  приходится радиации меньше, чем на горизонтальную поверхность под Санкт-Петербургом.

От широты местности зависит и качественный состав света, поступающего к растениям. Большое влияние оказывает состояние атмосферного воздуха, его влажность, количество различных примесей, в том числе, взвесей. Чистота атмосферного воздуха значительной степени влияет на спектральный состав света.

На условия освещенности влияют свойства субстрата, они определяют его отражательную способность. Альbedo, как отношение отраженной радиации к суммарной радиации Солнца и атмосферы, представляет собой характеристику диффузной отражательной способности поверхности Земли и зависит от ее физических свойств, цвета и состояния. Так, альbedo загрязненного снега составляет 40–50 %, темноокрашенных почв (черноземов, темноцветных почв) – 5–15%, меловых отложений, светлых песков – 30–40%. Альbedo поверхности суши может иметь суточный ход. Он обусловлен изменением отражательной способности шероховатых подстилающих поверхностей в зависимости от изменения угла падения солнечных лучей. Чем меньше угол падения, тем сильнее отражается солнечный луч, и наоборот.

Большое влияние на количество поступающей солнечной энергии и качественный состав света оказывает растительность. Особый световой режим создается в многоярусных фитоценозах. Для них характерен так называемый «мелькающий» свет, возникающие при движении крон деревьев. Наряду с этим, проходя через листовую массу («зеленый фильтр») свет теряет интенсивность и значительную долю ФАР. Особенно неоднородными оказываются условия в лесных сообществах, где развитие листвы приводит к поглощению лучистой энергии уже в зоне крон. Листья пропускают около 10% падающего на них света, поэтому достигающее до лесной почвы излучение в значительной части состоит из рассеянного света, а прямые лучи представлены мелкими солнечными бликами на почве. Относительно стабильные световые условия создаются в хвойных борах, которые сохраняют иглы в течение всего года. Больше всего света пропускают кроны сосновых лесов, меньше всего – еловых (табл. 7). В лиственных лесах световые условия на уровне почвы сильно изменяются в течение года, причем к наиболее темным из них относятся буковые, а к относительно светлым – березовые леса.

Таблица 7. Процент света, проникающего через зону крон в лесах различного состава (Троян, 1989)

Тип леса	Состав	С листьями	Без листьев
Лиственные леса	бук	2-49	26-66
	дуб	3-35	43-69
	ясень	-	39-80
	береза	20-30	-
Хвойные леса	ель	2-20	-
	пихта	4-40	-
	сосна	22-40	-

Отмечаются значительные различия в спектральном составе света, достигающего почвы в лиственных и хвойных лесах. В хвойных лесах структура света не подвергается существенным изменениям, в то время как в лиственных увеличивается доля участия красных лучей при снижении роли голубых и фиолетовых.

На состав и напряженность солнечного излучения влияют локальные факторы – прежде всего состав воздуха. В районах с высокой степенью задымленности атмосферы поступление солнечной радиации в значительной степени снижается. Дым, поднимающийся над промышленными агломерациями, может поглощать до 90% солнечного излучения. В некоторых крупных городах напряженность ультрафиолетового излучения лишь в течение пяти месяцев превышает 50% того, которое должно достигать поверхности Земли при нормальном состоянии атмосферы. В остальные месяцы оно ниже этого значения, а зимой падает до 15%.

Световые условия, связанные с вращением Земли, имеют отчетливую суточную и сезонную периодичность. Изучение фотопериодизма растений показало, что реакция организмов на свет основана не просто на количестве получаемого света, а на чередовании в течение суток периодов света и темноты определенной длительности. Организмы способны измерять время, т.е. обладают «биологическими часами». «Биологические часы» управляются сезонными циклами и другими биологическими явлениями. Они определяют суточный ритм активности как целых организмов, так и процессов, происходящих на уровне клеток.

Другим локальным фактором, формирующим состав и напряженность облучения, является высота над уровнем моря: в местностях, расположенных выше, полное облучение всегда интенсивнее, чем в низменных местностях на той же широте.

Складчатость территории и связанные с ней экспозиции склонов также вызывают значительные изменения, как в интенсивности, так и в продолжительности облучения. Это приводит к неоднородности доз облучения в суточном цикле. В северном полушарии

северные склоны, особенно крутые, в течение дня имеют весьма ограниченное поступление энергии за счет прямого облучения; здесь в основном действует рассеянная радиация. Южные склоны имеют больший приток энергии не только по сравнению с северными, но также и с горизонтальными площадками, особенно в околополуденные часы.

Воздействие излучения на организмы определяется как длиной электромагнитных волн, которые на них воздействуют, так и поглощением этих волн тканями. Действие света на клетки неоднозначно. Кутикула некоторых зеленых растений обеспечивает отчетливую избирательность поглощения лучей. Видимое излучение поглощается на 90%, инфракрасное – лишь на 30%. Остальная часть солнечной радиации оказывается отраженной от поверхности растений. Не все излучение, проникающее внутрь растения, поглощается им. Часть электромагнитных волн может свободно проходить сквозь листья. В диапазоне видимого излучения, весьма интенсивно поглощаемого растениями, участок спектра в районе 0,5 мкм почти свободно проникает сквозь листья некоторых растений.

## 5.2. Влияние света на жизненные функции растений

Световой фактор определяет рост, развитие и распространение растений и их сообществ по земной поверхности. Свет оказывает значительное влияние на *прорастание семян*. Работы В.Н. Любименко, опубликованные в 1911 г., показали, что семена многих растений чувствительны к свету при набухании. На свету лучше прорастают семена сосны, моркови, конского щавеля, ели. Семена коровяка *Verbascum tapsus* и салата не трогаются в рост без световой стимуляции. Для прорастания семян табака, например, достаточно освещения 0,01 с. А семена лилейных и примул лучше прорастают в темноте.

*Рост* не меняется при интенсивности света 50-90% от полной освещенности. Прирост у березы и осины не наблюдается (баланс органических веществ = 0), если интенсивность освещения составляет 4,5% от полной освещенности, клена, дуба, ясеня – 3,0%, каштана конского, липы – 2%. При крайнем затенении у растений возникает этиолированность побегов. Примером могут служить клубни картофеля, прорастающие в темном помещении и формирующие тонкие длинные безхлорофильные побеги.

Свет определяет *направление роста* побегов растений. Способность роста в сторону источника освещения называется *фототропизмом*. Он вызывается перераспределением ауксинов – ростовых веществ, вырабатываемых верхушкой стебля и корня. У стеблей наблюдается положительный фототропизм, у корней – отрицательный. Поперечный фототропизм отмечается при перпендикулярном расположении листьев.

Согласно закону количества раздражения М.Х. Чайлахяна важна не фактическая интенсивность освещения, а произведение интенсивности освещения на его продолжительность.

В клетках растений свободным движением по направлению к источнику света обладают хлоропласты (рис. 37, 38). Это явление в экологии получило название **фототаксис**.

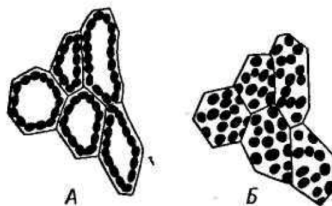


Рис. 37. Изменение положения хлоропластах в клетках листа ряски при разной освещенности (по J. Zurzycki, 1962)

1 – А – при сильном прямом свете, Б - при слабом рассеянном свете

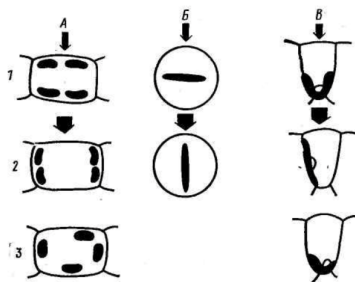


Рис. 38. Схема изменения положения хлоропластов и хромофоры в клетках растений под влиянием света (по данным разных авторов). А – *Lemna trisulca*, Б – *Mougeotia sp.*, В – *Selaginella martensii*:

1 – слабый свет, 2 – сильный свет, 3 – темнота. Стрелки показывают направление освещения

Для растений характерна также **фотонастия** – движение органа растения, вызываемое изменением интенсивности освещения. Так, например, шалфея *Salvia sp.* чем интенсивнее освещение, тем горизонтальнее расположены боковые побеги. А у хризантемы на свету боковые побеги растут вертикально, при затенении занимают горизонтальное положение.

Свет определяет открывание и закрывание цветков утром и вечером – никтинастические движения (рис. 39). Они связаны с изменением степени обводнение клеток и зависят от тургора.

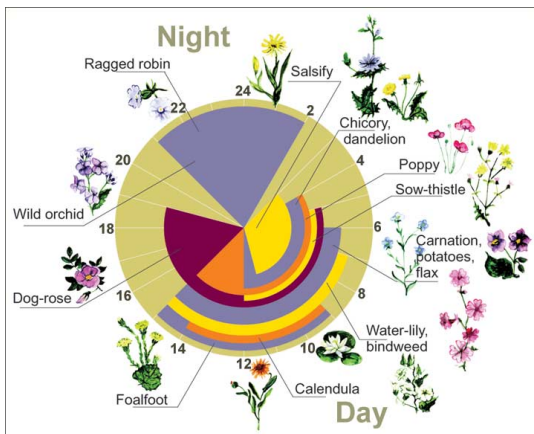


Рис. 39. Солнечные часы

По С. Красикову вот что происходит на лесных полянках и на цветущих лугах Восточной Сибири в течение длинных летних дней и коротких ночей: «Когда только забрезжит рассвет, самым первым растением раскроется желтый козлобородник, его лепестки вспыхнут между тремя и пятью часами утра. За ним проснется голубой цикорий, запорхают алые крылышки мака, появятся солнечные шарики одуванчиков и осота огородного.

Чуть позднее вспыхнет красно-розовым цветом куст шиповника. К шести часам проснутся голубые поля льна, бело-фиолетовыми цветами заколышется картофельное поле, красными угольками рассыплется полевая гвоздика.

В восьмом часу всплывет и расправит лепестки белая водяная лилия и выюнок, а к девяти, когда солнце затопит светом все вокруг, раскроют лепестки ноготки и покажет скромные желтые цветы мать-и-мачеха.

К середине дня луг запестрит разнообразными красками раскрывшихся цветов, а после полудня цветы, раскрывшиеся раньше других, начнут засыпать.

Первым закроет свой венчик козлобородник. За ним — одуванчики. После пяти часов уйдет под воду водяная лилия, сделается зеленым поле льна. Но вплоть до захода солнца можно любоваться цветами шиповника. Однако есть цветы, которые раскрываются только к ночи.

После захода солнца начинает благоухать ночная фиалка. С наступлением сумерек широко раскрывает белоснежные венчики дрема. Звездочками мелькают их цветы в темноте, разливая душистый аромат и привлекая бабочек-опылителей.

Почти все ночные цветы имеют белую окраску и очень сильный приятный запах. Это объясняется тем, что только белые цветы видны ночью насекомым-опылителям среди темной зелени травы. Сильный же аромат направляет насекомых по верному пути.

Следовательно, «пробуждение» и «сон» цветов в определенное время дня и ночи есть не что иное, как приспособление растений к насекомым-опылителям.»

Свет оказывает влияние на *репродуктивные функции*. Недостаточное освещение подавляет цветение, но способствует развитию вегетативной массы. Отмечается задержка развития растения в вегетационном состоянии.

Интенсивность освещение определяет интенсивность транспирации. Он стимулирует открывание устьиц и способствует усилению транспирации.

Свет определяет ход и протяженность процесса фотосинтеза. Фотоавтотрофы способны ассимилировать  $\text{CO}_2$ , используя лучистую энергию Солнца и преобразуя ее в энергию химических связей в органических соединениях. Водоросли и высшие зеленые растения поглощают свет в диапазоне, близком к видимому человеческим глазом.

Зеленый лист поглощает 75% падающей на него лучистой энергии. При этом коэффициент использования ее фотосинтезом составляет 1-2% при интенсивном освещении и до 10% при низкой освещенности. Остальная энергия переходит в тепловую и тратится на транспирацию и другие процессы жизнедеятельности.

**Фотосинтез** – процесс образования органического вещества из углекислого газа и воды на свету при участии фотосинтетических пигментов (хлорофилл у растений, бактериохлорофилл и бактериородопсин у бактерий). В современной физиологии растений под фотосинтезом чаще понимается фотоавтотрофная функция — совокупность процессов поглощения, превращения и использования энергии квантов света в различных эндэргонических реакциях, в том числе превращения углекислого газа в органические вещества. В ходе **световой стадии** фотосинтеза образуется высокоэнергетические продукты: АТФ, служащий в клетке источником энергии, и НАДФН, использующийся как восстановитель. В качестве побочного продукта выделяется кислород. В общем роль световых реакций фотосинтеза заключается в том, что в световую фазу синтезируются молекула АТФ и молекулы-переносчики протонов, то есть НАДФ  $\text{H}_2$ .

Хлорофилл выполняет две функции – 1) поглощение энергии и 2) передача энергии. Более 90 % всего хлорофилла хлоропластов входит в состав светособирающих комплексов (ССК), выполняющих роль антенны, передающей энергию к реакционному центру фотосистем I или II. Помимо хлорофилла в ССК имеются каротиноиды, а у некоторых водорослей и цианобактерий — фикобилины, роль которых заключается в поглощении света тех длин волн, которые хлорофилл поглощает сравнительно слабо.

В **темновой стадии** с участием АТФ и НАДФН (никотинамид аденин динуклеотидфосфат гидрин) происходит восстановление  $\text{CO}_2$  до глюкозы ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ). Хотя свет не требуется для осуществления данного процесса, он участвует в его регуляции.

### 5.3. Световой режим местообитания и понятие о световом довольствии растений

Световой режим любого местообитания определяется интенсивностью прямого и рассеянного света, количеством света (годовой суммарной радиацией), его спектральным составом, а также альбедо – отражательной способностью поверхности, на которую падает свет.

Перечисленные элементы светового режима очень переменчивы и зависят от географического положения, высоты над уровнем моря, от рельефа, состояния атмосферы, характера земной поверхности, растительности, от времени суток, сезона года, солнечной активности и глобальных изменений в атмосфере.

Для оценки условий освещения различных местообитаний австрийский ботаник Юлиус Визнер (1861-1928) ввел понятие о **световом довольствии** растений (1907):

$$L = i / I_i$$

Используя отношение времени почернения фотобумаги в конкретном местообитании к времени ее почернения на открытом месте, он ввел три кардинальные точки - минимальное световое довольствие  $L_{\min}$ , максимальное световое довольствие  $L_{\max}$  и оптимальное световое довольствие  $L_{\text{opt}}$ .

На основе показателей светового довольствия и потребности растений к световому режиму и освещенности местообитания выделяются следующие экологические группы растений по отношению к свету:

**световые (светолюбивые)**, или **гелиофиты**, – растения открытых, постоянно хорошо освещаемых местообитаний; для них  $L_{\text{opt}} = 100\%$ . Гелиофиты часто имеют побеги с укороченными междоузлиями, сильно ветвящиеся, нередко розеточные. Листья гелиофитов обычно мелкие или с рассеченной листовой пластинкой, с толстой наружной стенкой клеток эпидермы, нередко с восковым налетом или густым опушением, с большим числом устьиц на единицу площади, часто погруженных, с густой сетью жилок, с хорошо развитыми механическими тканями.

**теневыносливые**, или **факультативные гелиофиты**, – могут переносить большее или меньшее затенение, но хорошо растут и на свету; они легче других растений перестраиваются под влиянием изменяющихся условий освещения. У этих растений  $L_{\text{opt}} < 100\%$ . В зависимости от степени теневыносливости имеют приспособительные особенности, сближающие их то с гелиофитами, то со сциофитами. К этой группе можно отнести некоторые луговые растения, лесные травы и кустарники, растущие и в затененных участках леса, и на лесных полянах, опушках, вырубках.

**тенелюбивые (теньевые)**, или **сциофиты**, – растения нижних ярусов тенистых лесов, пещер и глубоководные растения; они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами. Это растения, постоянно находящиеся в условиях сильного затенения. Для этих растений  $L_{\max} < 100\%$ . Выделяют факультативные и облигатные сциофиты. Листья у сциофитов располагаются горизонтально, нередко хорошо выражена листовая мозаика. Листья темно-зеленые, более крупные и тонкие. Клетки эпидермы крупнее, но с более тонкими наружными стенками и тонкой кутикулой, часто содержат



хлоропласты. Клетки мезофилла крупнее, палисадная паренхима однослойная или имеет нетипичное строение и состоит не из цилиндрических, а из трапециевидных клеток. Площадь жилок вдвое меньше, чем у листьев гелиофитов, число устьиц на единицу площади меньше. Хлоропласты крупные, но число их в клетках невелико.

У деревьев и кустарников теневая или световая структура листа часто определяется условиями освещения предыдущего года, когда закладываются почки: если закладка почек идет на свету, то формируется световая структура, и наоборот. В целом, древесные породы можно расположить в следующие ряды по степени теневыносливости (табл. 8):

<i>Я. С. Медведев, 1884</i>	<i>М. К. Турский, 1892</i>	<i>К. Гайер, 1898</i>	<i>А. Визнер, 1907</i>
Берёза	Лиственница	Лиственница, берёза	Белая акация
Сосна	Берёза	Сосна, осина, ивы	Лиственница, ясень
Ясень	Сосна	Дуб, ясень	Осина
Осина, дуб	Осина	Ильм, ольха чёрная	Берёза
	Ивы	Ольха серая, липа, клён	Сосна
Липа	Дуб		Дуб
Граб	Ясень	Ель	Ель
Ель	Клён	Граб	Липа
	Ольха черная	Бук	Клён
Бук	Ильм	Пихта	Граб
Пихта	Ольха серая	Тисс	Бук
Тисс	Липа		Тисс
	Граб		Самшит
	Ель		
	Бук		
	Пихта		

Морфологические особенности растений в связи с отношением к свету на разделить на приспособления, направленные на улавливание и поглощение световой энергии, и на приспособления, ограничивающие повреждения, причиняемые ярким светом. австрийский ботаник Ю. Визнер писал: «Свет лепит формы растений, как из пластического материала».

К приспособлениям наземных растений, направленным **на улавливание и поглощение световой энергии**, относятся:

1. Увеличение площади листовой поверхности (рис. 39).

Индекс листовой поверхности (ИЛП – LAI), представляющий собой отношение площади листьев к площади поверхности, над которой они находятся для букового леса равен 7,5; ИЛП соснового леса = 7-10; ИЛП елового леса = 12.

Однако, увеличение листовой поверхности усиливает интенсивность транспирации, приводит к загущению насаждений, их затенению и снижению суммарного фотосинтеза. Затенение способствует слабому развитию механических тканей, что влечет полегание растений. Поэтому оптимальное значение ИЛП составляет 4-5.



а



б



в

Рис. 39. Расположение листьев бука на ветвях, сформировавшихся на свету (а) и в тени (б); в – общий вид мёртвопокровного букового леса, сформировавшегося в результате недостатка света (фото автора)

2. Увеличение поверхности хлоропластов. У бука поверхность хлоропластов в 200 раз превышает поверхность листа (рис. 40).

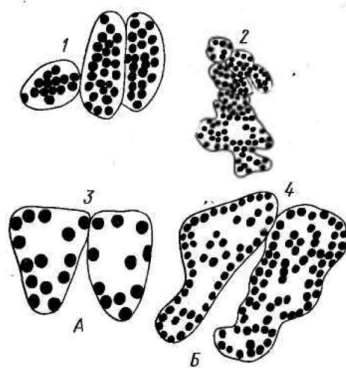


Рис. 40. Различие величины хлоропластов у теневыносливых (А) и светолюбивых (Б) растений. Вверху – древесные породы (по В.Н. Любименко, 1924): 1 – тисс, 2 – лиственница; внизу – травянистые растения дубового леса (по Т.К. Горышиной и Е.Г. Пружинной, 1978): 3 – копытень, 4 – чистяк весенний

Кроме того, количество хлорофилла соответствует оптимальной для вида напряженности света. Концентрация его в листьях меняется в течение дня. Так, днём при ярком солнечном освещении концентрация хлорофилла снижается, а при слабом световом потоке – увеличивается.

3. Способ поглощения радиации листом. Лист поглощает ФАР, отражает тепловые лучи. Этому способствует особое строение световых и теневых листьев. У световых листьев многослойная палисадная ткань способствует более полному поглощению энергии. У теневых листьев хорошо развита губчатая ткань, большое количество межклетников обеспечивает более полное усвоение энергии из-за многократного рассеивания ее в межклетниках.

#### 5.4. Приспособления наземных растений, ограничивающие повреждения, причиняемые ярким светом

Яркий солнечный свет негативно влияет на растения. Сильное яркое солнце (яркость выше оптимальной) подавляет фотосинтез. Избыток и высокая интенсивность освещения нивелируют рост и развитие организма, снижают биологическую продуктивность и приводят к уменьшению биомассы. В связи с этим у наземных растений выработался ряд приспособлений, ограничивающих воздействие прямых солнечных лучей. К их числу относятся следующие:

1. Фототаксис. Способность хлоропластов передвигаться внутри клетки позволяет уменьшить повреждения, причиняемые ярким светом (рис. 37, 38).
2. Увеличение содержание пигментов (антоцианитов). Пигменты улавливают УФ, препятствуют проникновению этих лучей вглубь тканей. Кроме того, красные пигменты отражают длинноволновую радиацию, предохраняя ткани от перегрева. Так, например, было установлено, что в жаркий солнечный день температура мякоти плодов яблок под красными пятнами была на 22<sup>0</sup> ниже, чем под зелеными пятнами.
3. Гелиофиты часто имеют белесоватую окраску, что защищает их от световых и тепловых повреждений. Эпидермис световых растений пропускает  $\leq 15\%$  света, а теневых – 98%. В частности, отражательная способность листа зависит от характера его поверхности. У дорзовентральных листьев отражение света от нижней стороны листа в 3 раза больше, чем от верхней

### **5.5. Морфолого-анатомические особенности световых и теневых листьев**

Разностороннее действия света чётко отражается в строении так называемых световых и теневых листьев, сформировавшихся на одной особи растения. Растения и их части, развивающиеся на полном свету, морфологически отличаются от теневых. В связи с этим выделяют черты гелиоморфоза – формообразования под действием света. Эти черты обусловлены ксероморфными признаками, что связано с недостатком водоснабжения в сильно освещаемых местах. У теневых листьев обычно проявляются мезоморфные или гигроморфные признаки.

Световые и теневые листья отличаются интенсивностью фотосинтеза, транспирации, величинами осмотического давления клеточного сока. Различия в морфологии и анатомии листьев, стеблей и корней проявляется в их размерах, окраске, форме, толщине листовой пластинки, строении эпидермиса, развитии механических тканей (рис. 41). К одним из характерных приспособлений растений, произрастающих в условиях недостатка солнечного освещения, относится листовая мозаика. Она типична для теневых листьев.

Мозаику листьев необходимо отличать от положения листьев по отношению к свету (Визнер, 1907). Различают афотометрические и фотометрические листья. Наиболее общая адаптация растений к максимальному использованию ФАР – пространственная ориентация листьев. При вертикальном расположении листьев, как, например, у многих злаков и осок, солнечный свет полнее поглощается в утренние и вечерние часы – при более низком стоянии солнца. При горизонтальной ориентации листьев полнее используются лучи полуденного солнца. При диффузном расположении листьев в разных

плоскостях солнечная радиация в течение дня утилизируется наиболее полно. Обычно при этом листья нижнего яруса на побеге отклонены горизонтально, среднего направлены косо вверх, а верхнего располагаются почти вертикально.

Корневые системы световых растений обычно имеет интенсивный характер. Кроме того, гелиофиты имеют мелкие семена с мелкими семядолями, а сциофиты отличаются крупными семенами с хорошо развитым корешком.

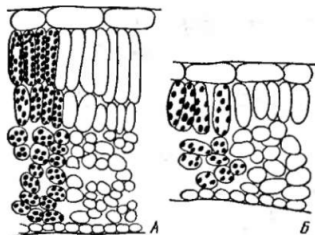


Рис. 41. Поперечные срезы светового (А) и теневого (Б) листьев ильма *Ulmus glabra* (по Т.К. Горышиной, 1979)

Побеги гелиофитов обычно более толстые, с хорошо развитой ксилемой и механической тканью. Корни их обычно более длинные, хорошо разветвленные. Прямой яркий свет тормозит рост стеблей в длину. Междоузлия светолюбивых трав нередко укорочены, что приводит к образованию розеточных форм растений. При недостатке освещенности многие растения аномально вытягиваются и приобретают бледную окраску и мелкие листья. Развившиеся в темноте побеги, вытянутые, бледные и не способные поддерживать себя в вертикальном положении называют *этиолированными*. Многие теневыносливые и тенелюбивые растения закрепили некоторую этиолированность в своей жизненной форме. Они часто имеют плагитропные побеги, либо стелющиеся или ползучие, а некоторые имеют полегающие стебли, легко укореняющиеся при достаточной влажности.

В процессе эволюции растения приобрели способность по-разному приспосабливать свой обмен, строение и развитие к тому количеству и качеству света, которое преобладает в месте их произрастания. Разнообразие светового режима на планете огромно, поэтому разнообразны и приспособления растений к тому или иному световому режиму местообитаний. Одной из форм приспособления растений к изменению светового режима является появление определённой экологической группы растений – эфемероидов, проходящих свой жизненный цикл укороченный период времени благоприятными условиями освещения. К числу светолюбивых эфемероидов относятся

ветреница дубравная *Anemone nemorosa*, настоящий подснежник *Galanthus nivalis*, пролеска сибирская *Scilla sibirica*, гусиный лук жёлтый *Gagea lutea*, хохлатка Галлера *Corydalis halleri* (рис. 42).



Рис. 42. Светолюбивые эфемероиды, приспособившиеся к развитию в ранневесенний период, а – настоящий подснежник *Galanthus nivalis*, б – хохлатка Галлера *Corydalis halleri* (фото автора)

### 5.6. Фотопериодизм (актинометризм)

В умеренных широтах цикл развития растений приурочен к сезонам года: подготовка к изменению температурных условий осуществляется на основе сигнала – изменения длины дня, которая в определенное время года в данном месте всегда одинакова. В результате этого сигнала включаются физиологические процессы, приводящие к росту, цветению растений весной, плодоношения летом и сбрасывания листьев осенью. Изменение длины дня растения воспринимают с помощью специальных пигментов, расположенных в листьях. Раздражения воспринимаются с помощью рецепторов, вследствие чего происходит ряд биохимических реакций (активация ферментов или выделение гормонов), а затем проявляются физиологические реакции.

Переход растений от развития и роста вегетативных органов к цветению и плодоношению во многом определяется световым режимом местообитания. Реакции

организмов на смену дня и ночи, проявляющиеся в колебаниях интенсивности физиологических процессов, получили название фотопериодизм или актинометризма.

Фотопериодизм у растений был открыт в 1920 г. американскими учеными У.У. Гарнер и Г.А. Аллардом. Одним из проявлений фотопериодизма является фотопериодическая реакция цветения. У.У. Гарнер и Г.А. Аллард изучали влияние длины светового дня на табак сорта '*Maryland Mammoth*'. Этот сорт отличался более крупными размерами и поздним цветением - для сбора семян приходилось доращивать растения в теплице. Гарнер и Аллард выяснили, что растения цветут только при коротком дне: экспериментальное укорочение длины дня вызывало цветение этого сорта. Они пробовали прерывать светлое время суток периодом темноты, а ночное время - вспышками света. Но прерывание дня не дало никакого результата, а прерывание ночи не давало цвести этим короткодневным растениям. Чем ближе к середине ночи проводили освещение, тем эффективнее была обработка. Для предотвращения цветения было достаточно всего нескольких минут ночного освещения.

Изученный Гарнером и Аллардом феномен получил название **эффекта прерывания ночи**. В результате исследований был сделан вывод, что для оценки длительности дня важно не светлое (дневное) время, а продолжительность ночи.

В зависимости от реакции на длину дня все растения делятся на 3 группы:

**длиннодневные** - цветение у этих растений не наступает или задерживается, если продолжительность дня менее 12 часов; в эту группу входят овес, лен, морковь, редис.

**короткодневные** - цветение не наступает или задерживается, если продолжительность дня более 12 часов. К растениям этой группы относятся георгины, капуста, хризантема, лук, амарант.

**нейтральные** – растения, не обладающие фотопериодической чувствительностью; к ним относятся виноград, бархатцы, флоксы, сирень, гречиха.

У *короткодневных растений* более длинный день, чем определенный критический период, вызывает увеличение вегетативной массы (гигантизм) и подавление цветения. Для растений этой группы характерно: чем короче критический период, тем короче и жизненный цикл. Например, короткодневная соя при 12-ти часовом фотопериодизме зацветает на 100 день, а при 5-ти часовом - на 37 день.

У *длиннодневных растений*, выращиваемых в условиях более короткого дня, чем критический период, укорачиваются междоузлия, может возникать розеточная форма, подавляются цветение и плодоношение. Самые крупные корнеплоды короткодневные свекла и лук образуют в условиях длинного светового дня.

**Влияние температуры на фотопериодизм.** На критическую длину дня влияет *понижение температуры*. При низких температурах длиннодневным растениям необходим более короткий день, чтобы зацвести. Длиннодневные растения, перенесенные в субтропики и тропики, не зацветают из-за короткого дня. Но на той же географической широте при снижении температуры в горных районах они могут зацвести. У длиннодневных растений провокации повторного цветения предупреждаются укорачиванием дня и снижением температуры в конце вегетации. Но в случае теплой осени часто наблюдается повторное цветение летнецветущих растений, вызванное повышением температуры. *Повышение температуры* до 27-29° в течение 5-10 дней при замачивании семян короткодневного проса снимает потребность в коротком дне.

У некоторых древесных и кустарниковых пород длина дня определяет сбрасывание листьев и начало периода покоя. Фотопериодизм определяет также географическое распространение растений. Индифферентные виды (сосна обыкновенная, ежа сборная) являются космополитами. В то время как, коротко- и длиннодневные растения не могут выходить за пределы географической зоны, определяющей их способность к цветению при соответствующей длине дня.



## Глава 6. ТЕПЛО КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

### 6.1. Общая характеристика тепла

Температура является важным экологическим фактором, определяющим процессы, протекающие в растениях. Для характеристики температурного режима местообитаний необходим учет тепла, поступающего к биологическому объекту из окружающей среды. При этом учитываются такие параметры как тепло, радиационный режим, теплообмен, конвекционные потоки, альбедо, температура тела и др.

*Тепло* - форма кинетической энергии, которая может превращаться в другие виды энергии и передаваться от более нагретого тела к более холодному. Существует 3 способа передачи тепла: радиация, теплообмен, конвекция.

*Радиацией* называется излучение волн разной длины Солнцем (инсоляция) или телом, нагретым Солнцем. Атмосфера задерживает часть (33%) инсоляции, оставшаяся часть доходит до поверхности Земли и идет на нагрев почвы. Вибрационная активность молекул поверхности почвы, нагретой Солнцем, передается припочвенным слоям воздуха, и вследствие такой теплопроводности происходит *теплообмен*. Плотность нижних слоев атмосферы снижается, они поднимаются вверх, уступая место более холодным массам воздуха. Кроме того, передача тепловой энергии происходит с потоками воздуха в горизонтальном направлении, из более теплого в более холодное место. Такое перемещение тепловой энергии при помощи токов в газах называется *конвекцией*. Единицей тепловой энергии является джоуль (дж),  $\text{кал}/\text{см}^2$  в 1 мин =  $698 \text{ дж}/\text{м}^2\text{с}$ .

Важными экологическими характеристиками являются:

*Альбедо* - отношение количества отраженной тепловой энергии к количеству падающей на дневную поверхность, выраженное в процентах;

*Температура* - уровень молекулярной активности тела (качественная характеристика).

Тепло, в отличие от температуры, количественный термин, определяющий количество энергии, полученной телом.

На земной поверхности существует региональное распределение тепла; по А. Декандолю выделяется 5 тепловых зон: экваториальная, тропическая, субтропическая, умеренная, полярная. Каждая климатическая зона отличается общеклиматическими показателями теплового режима. Наиболее важными в экологическом отношении являются среднегодовая температура воздуха, абсолютный максимум и абсолютный минимум, средняя температура самого теплого и самого холодного месяца. Кроме этого, необходимо учитывать распределение температур во времени и сумму эффективных температур – сумму ежедневных превышений среднесуточной температуры воздуха над

определенной условной величиной – нижним порогом вегетации ( $\sum t^{\circ} = (t^{\circ} - t_n) n$ ); нижний порог вегетации у холодостойких видов – 5°, большинства культурных растений умеренной зоны – 10°, у теплолюбивых – 15°). Известно, что скорость сезонного развития пропорциональна накопленной сумме температур. Так, например, сумма эффективных температур, необходимая для нормального роста, развития и плодоношения ячменя составляет 1600-1900°, хлопчатника – 2000-3000°, риса – 3500-4000°.

**Экваториальная зона.** Для неё характерен жаркий и влажный экваториальный климат с обильными в течение всего года осадками (1500—3000 мм, местами до 10 000 мм) и равномерным ходом температур в пределах 24°— 30°C. Среднемесячные температуры изменяются в пределах 24-28°. Климатические сезоны не выражены или выражены слабо. Континентальный и океанский типы экваториального климата различаются очень мало. В высокогорном экваториальном климате температура несколько ниже, количество осадков меньше. На высоте 4500 м лежит граница пояса вечных снегов.

**Тропическая зона** отличается жарким безморозным климатом. Тропики составляют 40% земной поверхности и содержат 36% земной суши. Характерной их особенностью является преобладание пассатной циркуляции, которая способствует формированию сухого и жаркого климата. В целом для тропической зоны характерно возрастание амплитуды сезонных и суточных температур. В жаркое время года этот показатель иногда может достигать 45-50° С. Зимой температура воздуха резко понижается, иногда до отрицательных показателей. Природные зоны тропического пояса представлены тропическими влажными лесами, саваннами, пустынями и полупустынями.

**Субтропическая зона** характеризуется значительными амплитудами температур. В этих регионах, как правило, наблюдаются тропическое лето и нетропическая зима. Средняя месячная температура летом выше 20 °С. Здесь находятся «полюсы жары» - Долина смерти (56,6°) и Триполи (57,7°). Зимой температура составляет от 4 °С и выше, при вторжениях полярного воздуха возможны заморозки и небольшие, иногда до –10 °С, морозы. В пределах субтропической суши количество осадков составляет от 250 до 600 мм в год. Их режим испытывают большие изменения от приокеанических районов к внутриматериковым, что вместе с повышением в том же направлении континентальности климата приводит к значительным различиям в формировании природных зон. В субтропиках выделяются аридные, влажные и полувлажные природные зоны. В горах субтропического пояса во влажных районах наблюдается лесолуговой, в сухих — лесостепной спектр высотной поясности.

**Умеренная зона** отличается ясно выраженным холодным периодом, продолжительность которого увеличивается к северу.

**Полярная зона** характеризуется отрицательными температурами большую часть года. Температура самого теплого месяца составляет  $<10^0$  С.

Наряду с общими зональными характеристиками большое значение имеет учет микроклиматических особенностей, от которых зависит функционирование биоты в различных местообитаниях.

Тепло и температурный режим местообитания определяют основные процессы жизнедеятельности растений. При этом должны учитываться такие показатели, как температурные границы жизни, температурный диапазон для достаточного баланса веществ, оптимум и температурные границы для диссимиляции и ассимиляции и потребность в тепле для репродуктивных процессов. Способность растений переносить низкие и высокие температуры в течение определенного срока определяют соответственно их *холодостойкость* и *жаростойкость*. В отличие от холодостойкости выделяют еще *зимостойкость* – выносливость растений по отношению ко всему комплексу неблагоприятных факторов, связанных с зимним периодом.

При оценке воздействия температурного режима на растения необходимо учитывать, что они относятся к *пойкилотермным*, не имеющим собственной стабильной температуры. Основным терморегулятором является транспирация растений. Так, на испарение 1 г воды идет 2438 дж (582 кал). При этом температура различных частей и органов растений может существенно меняться. Примером могут служить различия в температуре окружающей среды и температурных профилей новозиверсин, произрастающей в тундре Таймыра, и пролески сибирской из Леса на Ворскле (рис. 43).

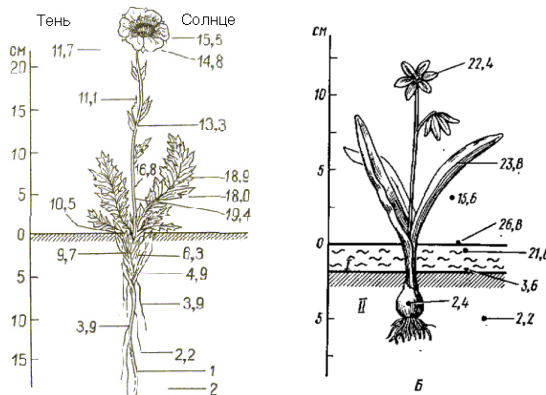


Рис. 43. Примеры температурных профилей растений

А – *Novosiversia glacialis* (тундра, Таймыр, по Тихомирову Б., 1963), Б – *Scilla sibirica* (дубрава «Лес на Ворскле», По Т.К. Горышиной, 1961). I – подстилка, II – почва

О. Ланге выделил три группы растений:

1. Супратемпературные – температура растений выше температуры окружающей среды. Нагреву цветка способствует темная окраска или оптическая форма, способствующая фокусировке отраженных лучей в центре - на пестике. Под снегом темно окрашенные органы растений нагреваются солнцем. Это приводит к протаиванию снега, и образованию парничков вокруг растений. В Антарктиде на глубине снега 30 см была зарегистрирована  $t^0$  лишайников выше  $0^0$ . Иглы хвойных зимой ( $t^0 -5-6^0$ ) могут нагреваться до  $17-19^0$ .
2. Субтемпературные – температура растений ниже температуры окружающей среды. Субтемпературные растения распространены в аридных областях. При низкой ИТ  $t^0$  до  $55-60^0$  при  $t^0$  воздуха  $40-45^0$ .
3. Растения с близкой или равной температурой.

В общих чертах можно отметить следующие закономерности изменения температуры растений. В жарких местообитаниях температура растений ниже, а в холодных – выше температуры окружающей среды. Совпадение температуры растений и окружающей среды встречается редко (под пологом тенистых лесов, в пасмурную погоду). Исследования температурного режима растений позволяют говорить о «собственном микроклимате растений». В целом уравнение теплового режима растений складывается из нескольких переменных и представлено следующими факторами:

$$Q_s + Q_m + Q_p + Q_b + Q_k + Q_v = 0, \text{ где}$$

$Q_s$  - баланс радиации.  $Q_s = S_k + S_l$ . При инсоляции баланс положительный, в фазе излучения - отрицательный.

$Q_m$  - энергообмен в процессах метаболизма. На свету энергия связывается в процессе фотосинтеза. В темноте и бесхлорофильных тканях энергия высвобождается при дыхании. Доля  $Q_m$  составляет 1-2%.

$Q_p$  - накопление тепла фитомассой. Повышение температуры растений в соответствие с теплоемкостью их массы.

$Q_b$  - поток тепловой энергии в почве. Почва играет роль буфера, накапливая энергию днем и отдавая ночью.

$Q_k, Q_v$  - теплообмен с окружающей средой.  $Q_k$  - выравнивание температуры благодаря теплопроводности.  $Q_v$  - выравнивание температуры благодаря испарению или конденсации водяного пара.

$Q_k$  - отрицателен при положительном балансе (конвекционный поток направлен от поверхности листьев), положителен при поступлении тепла к листьям.

$Q_v$  - отрицателен при транспирации, положителен при конденсации влаги на листьях.

$Q_k : Q_v$  – представляет собой отношение Боуэна.

## 6.2. Влияние температуры на жизнедеятельность растений

Все растения могут существовать только в определённых температурных условиях.  $-5^{\circ}$ - $55^{\circ}$  С ( $60^{\circ}$ ). В каждой зоне произрастают растения, приспособленные к колебаниям температуры в определённых границах (рис. 44). Поэтому для каждого вида существуют определённые границы распространения.

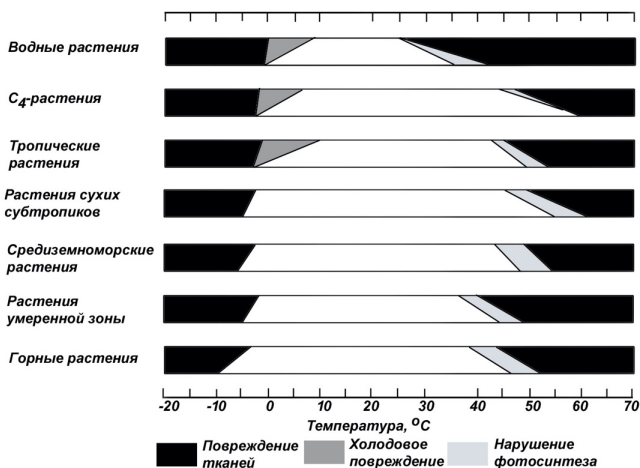


Рис. 44. Температурные границы жизни растений различных экологических групп (по Т.К. Горышиной, 1979)

Температурный диапазон для достаточного баланса веществ и оптимум для диссимиляции и ассимиляции составляет  $5-40^{\circ}$ . Температурные границы и потребность в тепле для репродуктивных процессов существенно уже и лежит в пределах  $15-30^{\circ}$ .

У большинства растений умеренных широт хорошо выражены сезонные и суточные адаптации к смене холодного и теплого периодов. Они выражаются в *термопериодизме* (сезонном и суточном) – изменении сезонной и суточной активности жизнедеятельности. У многих растений умеренных и холодных широт – это чередование вегетационного периода с периодом покоя, сопровождающегося частичным или полным отмиранием надземной фитомассы.

В природе четко выражена приуроченность растений к определенным температурным условиям. Выделяются: 1. *термофильные*, мегатермные или теплолюбивые виды; 2. *криофильные*, микротермные или холодолюбивые виды; 3. *мезотермные* виды. К типичным теплолюбивым растениям относятся рис *Oryza sativa*, огурец *Cucumis sativus*, хлопчатник *Gossypium hirsutum*, *Senpolia* sp. Холодолюбивыми видами растений являются тундровые кустарнички *Diapensia lapponica*, курпаточья трава

триада *Drias puncta*, *Phyllodoce coerulea*, различные виды камнеломок и др. К мезотермным видам относятся луговые травы клевер луговой *Trifolium pratense*, тимофеевка *Phleum pratense*, ежа сборная *Dactylis glomerata*, большинство лесных растений ландыш *Convallaria majalis*, земляника *Fragaria vesca* и др.

Каждая из этих групп характеризуется набором специфических параметров, позволяющих растениям существовать в соответствующих температурных условиях и переносить, в определенном диапазоне, экстремальные температуры. В защитных приспособлениях растений используются разные пути адаптации. Так, например, существует система анатомо-морфологических признаков и особенностей хода физиологических процессов, ослабляющая приход радиации к тканям надземных частей и предотвращающая их перегрев. К числу таковых относятся блестящая поверхность и густое опушение, придающие листьям светлую окраску и усиливающие их способность к отражению; уменьшение поверхности, поглощающей радиацию – вертикальное или меридиональное расположение листьев – или общая редукция листовой поверхности; свертывание листьев и др. Одним из основных механизмов терморегуляции и снижения температуры надземной биомассы служит транспирация. На испарение 1 г воды идет 2438 дж (582 кал). В адаптации растений к высоким температурам принимают участие механизмы на клеточном и субклеточном уровнях, такие как сдвиги температурного оптимума активности важнейших ферментов, изменение структуры белковых молекул и т.д.

Своеобразным физиологическим приспособлением к экстремальной температуре, лежащей за пределами адаптационных возможностей, является переход в состояние анабиоза, формирование временных синузид (весенние или осенние эфемеры и эфемероиды) и других явлений, связанных с изменением активности организма.

В.Я. Александров (1975) различает *первичную и общую теплоустойчивость*. Первичная теплоустойчивость определяется по различным нарушениям работы клетки при пятиминутном нагреве. Общая теплоустойчивость определяется при длительных воздействиях, когда успевают включиться адаптационные и репараторные механизмы. Теплоустойчивость растений – свойство динамичное, меняющееся при изменении температуры окружающей среды. Она зависит от географической широты: у северных форм теплоустойчивость ниже, чем у южных форм. У эфемеров и эфемероидов теплоустойчивость ниже, чем у видов с летней вегетацией. Кроме того, отмечается изменение теплоустойчивости в пределах одной особи. Так, например, предел теплоустойчивости листа хлопчатника составляет 46<sup>0</sup>, а коробочки хлопчатника - 50<sup>0</sup>.

Установлены два способа модификационного изменения теплоустойчивости:

*тепловая настройка* – выражена у водорослей и отличается изменением теплоустойчивости соответственно температуре среды. В течение нескольких часов у водоросли *Fucus vesiculosus* изменяется во время прилива и отлива.

*тепловая закалка* – встречается у мохообразных и цветковых. Стабильная теплоустойчивость сохраняется в пределах оптимума и близких к нему условиях. Теплоустойчивость повышается при кратковременных воздействиях супероптимальных высоких температур.

Динамика первичной теплоустойчивости хорошо согласуется с ходом температур как в течение вегетационного периода, так и в течение дня.

Одним из приспособлений и способом ухода от невыносимой жары является переход на укороченный период вегетации, приуроченный к наиболее благоприятным температурным условиям. К числу таких адаптационных форм растений относятся экологические группы эфемеров и эфемероидов, которые переносят неблагоприятный жаркий период в форме семян или многолетних подземных органов - луковиц и корневищ. Жаростойкость семян составляет 100-120<sup>0</sup>.

### 6.3. Влияние холода на растения

Негативное влияние холода зависит от диапазона понижения температур и продолжительности их воздействия. Абсолютный минимум на Земле составляет 90<sup>0</sup>, в Оймяконе, где в естественных условиях произрастает лишайничные сообщества, морозы достигают -68<sup>0</sup>. При этом следует различать собственно холодостойкость и зимостойкость растений. Холодостойкость (морозостойкость) – это способность растений переносить низкие температуры в течение определенного срока (сутки). Зимостойкость – устойчивость растений по всему комплексу неблагоприятных факторов, связанных с продолжительным холодным периодом.

Низкие температуры неблагоприятно сказываются на растениях, поскольку тормозят основные физиологические процессы (фотосинтез, транспирацию, водообмен и т.д.), снижают энергетическую эффективность дыхания, изменяют функциональную активность мембран, приводят к преобладанию в обмене веществ гидролитических реакций. Внешне повреждение холодом сопровождается потерей листьями тургора и изменением их окраски из-за разрушения хлорофилла. Резко замедляются рост и развитие. Так, листья огурца *Cucumis sativus* теряют тургор при 3<sup>0</sup>C на 3-й день, растение завядает и гибнет из-за нарушения доставки воды. Но и в насыщенной водяными парами среде пониженные температуры неблагоприятно влияют на обмен веществ растений. У ряда видов усиливается распад белков и накапливаются растворимые формы азота.

Основная причина повреждающего действия низкой положительной температуры на теплолюбивые растения — нарушение функциональной активности мембран из-за перехода насыщенных жирных кислот из жидкокристаллического состояния в гель. В результате, с одной стороны, повышается проницаемость мембран для ионов, а с другой — увеличивается энергия активации ферментов, связанных с мембраной. Скорость реакций, катализируемых мембранными ферментами, снижается после фазового перехода быстрее, чем скорость реакций, связанных с растворимыми энзимами. Все это приводит к неблагоприятным сдвигам в обмене веществ, резкому возрастанию количества эндогенных токсикантов, а при длительном действии низкой температуры — к гибели растения (Полевой, 1989). Так, при снижении температуры до нескольких градусов выше 0 °С гибнут многие растения тропического и субтропического происхождения.

Выделено множество факторов, губительно действующих на растения при отрицательных температурах: потеря тепла, разрыв сосудов, обезвоживание, льдообразование, повышенные кислотность и концентрация клеточного сока и т.п.

Мороз, низкие температуры окружающей среды оказывают на живые организмы как прямое, так и косвенное влияние. Для растений, например, прямое воздействие низких температур проявляется, прежде всего, в замерзании воды в межклетниках и клетках, приводящем к обезвоживанию и механическому повреждению оболочек клеток, коагуляции белков и разрушению протоплазмы. Кроме того, возможно образование морозобойных трещин и различного рода механических повреждений.

Гибель клеток от мороза обычно связывают с дезорганизацией обмена белков и нуклеиновых кислот, а также с не менее важным нарушением проницаемости мембран и прекращением тока ассимилятов. В результате процессы распада начинают преобладать над процессами синтеза, накапливаются яды, нарушается структура цитоплазмы.

Многие растения, не повреждаясь при температурах выше 0 °С, гибнут от образования льда в тканях. В обводненных незакаленных органах лед может образовываться в протопластах, межклетниках и клеточных стенках. Г. А. Самыгин (1974) выделил три типа вымерзания клеток, зависящие от физиологического состояния организма и его готовности к перезимовке. В первом случае клетки гибнут после быстрого образования льда сначала в цитоплазме, а потом в вакуоле. Второй тип вымерзания связан с обезвоживанием и деформацией клетки при образовании межклеточного льда. Третий тип гибели клеток наблюдается при сочетании межклеточного и внутриклеточного льдообразования.

При замерзании, как и в результате засухи, протопласты отдают воду, сжимаются и содержание растворенных в них солей и органических кислот возрастает до токсичных



концентраций. Это вызывает инактивацию ферментных систем, участвующих в фосфорилировании и синтезе АТФ. Перемещение воды и замерзание продолжаются до тех пор, пока не установится равновесие сосущих сил между льдом и водой протопласта. А оно зависит от температуры: при температуре  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  равновесие наступает при 60 бар, а при  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  уже при 120 бар (В.Лархер, 1978).

При длительном действии мороза кристаллы льда вырастают до значительных размеров и могут сжимать клетки и повреждать плазмалемму.

Косвенное воздействие низких температур выражается в разрыве и повреждениях корней при замерзании почвы (рис. 45). Ледяная корка, образующаяся на поверхности почв, ухудшает аэрацию и воздухообмен. Под снегом при  $0^{\circ}$  может наблюдаться *зимнее выпревание* растений (рис. 46), а при избыточном увлажнении – *зимнее вымокание* (рис. 47). На влажных грунтах порой наблюдается морозное выпирание растений (рис. 47).



Рис. 45. Замерзание почвы и солефлюкция, приводящие к разрыву и повреждениям корней (Шпицберген, фото автора)



Рис. 46. Зимнее выпревание и вымокание растений при избыточном увлажнении (фото автора)

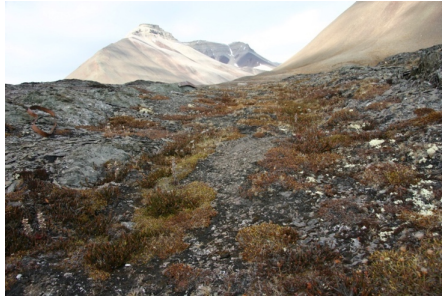


Рис. 47. Морозное выпирание растений на Шпицбергене, общий вид в районе урочища Пирамида (фото автора)

У растений существует комплекс признаков, снижающих негативное воздействие низких температур. К анатомо-морфологическим признакам, увеличивающим холодостойкость и зимостойкость растений, относится карликовость, образование характерных розеточных форм роста (рис. 48), стланцев, форм растений-подушек (рис. 49). В суровых условиях на границе распространения древесной растительности ели часто образуют юбкообразные кроны, в которых основная масса ветвей в зимний период располагается под снегом (рис. 50). Переносить неблагоприятные условия помогают хорошо развитые покровные ткани, опушение почечных чешуй и листьев, засмоление почек у хвойных, пробковый слой, толстая кутикула и др. У некоторых растений отмечается углубление зимующих частей в почву (рис. 51). Из физиологических способов защиты от холода наиболее распространено снижение температуры замерзания клеточного сока и впадение в анабиоз.

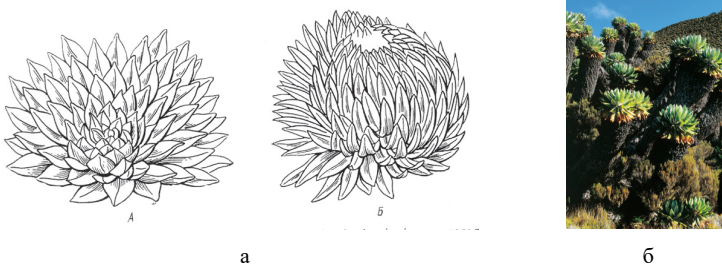


Рис. 48. Розетка листьев древовидного растения *Lobelia keniensis* (а): А – днем, Б – ночью. (высокогорье Кении, 4500 м, восточная Африка) (по Hedberg O., 1964) и общий вид склона с *Senecio kilimanjari* (б) <https://www.gettyimages.com/photos/senecio-mandaliscae?phrase=senecio%20mandraliscae&sort=mostpopular>



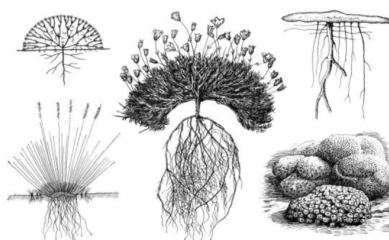
а



б



в

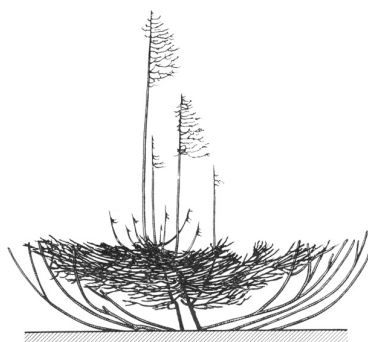


г



д

Рис. 49. Стланиковые формы (а) *Drias punctata* и форма растений-подушек: (б) *Diapensia lapponica*, (в) *Juniperus hemispherica*, (фото автора) (г): *Festuca pelgeri* (Высокогорья Африки), *Minuartia arctica* (Арктика), *Acantholimon diapensioides* (высокогорье Памира), растения-овцы (горы Австралии) (по Горышиной Т.К., 1979) и (д) дрок *Genista cupanii* (Сицилия, фото автора)



а



б



в

Рис. 50. Ветвление побегов ели (а) (Высокие Татры, Чехословакия по Plesnik P., 1971) и юбкообразная форма кроны ели финской (б) и переход к стланиковой форме в местообитаниях с сильными ветрами, суровым климатом и загрязнением атмосферного воздуха на верхней границе леса в Хибинах и вблизи комбината «Североникель» (в) (Кольский полуостров, фото автора)

На ряду с этим существуют также физиологические способы защиты растений от холода. К их числу относится *снижение температуры замерзания клеточного сока*. Так, например, концентрированный раствор поваренной соли в воде замерзает при температуре  $-21^{\circ}\text{C}$ , а раствор хлористого кальция при  $-55^{\circ}\text{C}$ . Поэтому увеличение концентрации клеточного сока в клетках растений способствует снижению вероятности возможных повреждений при его замерзании. Кроме того, некоторые низшие растения, а также эфемероиды могут впадать в анабиоз, прекращая на время процессы жизнедеятельности при замерзании и восстанавливая их в благоприятных температурных условиях.

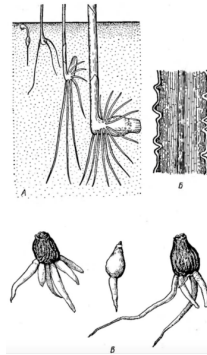


Рис. 51. Контрактильные корни: А – *Arum maculatum* (Углубление в почву от прорастания семени до взрослого растения); Б – участок корня *Lilium martagon* с поперечными морщинами (по Strasberg E., et al., 1962); В – луковички *Scilla sibirica* (по Т.К. Горышиной, 1979)

В результате наличия комплекса приспособлений к неблагоприятным воздействиям низких температур холодостойкость растений различных экологических групп значительно меняется (табл. 9).

Таблица 9. Холодостойкость растений различных экологических групп (Библь, 1965, с использованием данных разных авторов)

Группа растений	Уровень холодостойкости, °С
Водоросли тропических морей	5 – 14
Низшие термофильные грибы	5 – 6 (в течение 2 – 4 суток), 15 – 17 (в течение 15 – 20 суток)
Оранжерейные декоративные культуры (выходцы из тропических лесов)	2 – 4
Водные цветковые	От 0 до 7
Средиземноморские вечнозеленые деревья и кустарники	От -9 до -15
Лесные травы, зимующие подземные органы	-5,5 – -13,5
Лесные травы, зимнезелёные листья	-11,5 – -20
Лиственные деревья, зимующей почки	-19 – -40
Лиственные деревья, распускающиеся листья	-2,5 – -5,5
Карликовые кустарнички альпийской зоны	-28 – -36
Хвойные деревья, верхняя граница леса	-34 – -47

У растений хорошо выражены сезонные адаптации к холоду. Они проявляются, прежде всего, в сезонном изменении активной жизнедеятельности и чередовании вегетационного периода с периодом покоя (рис. 52). У травянистых видов они проявляются также в отмирании надземной фитомассы, а у деревьев – в листопаде.



Рис. 52. Берёзы, интродуцированные на острове Мадейра и находящиеся в фазе глубокого покоя в зимний период при температуре +15 – +20 °С (фото автора)

Исходя из комплекса приспособлений к холоду выделяют следующие экологические группы растений: *криофиты* – растения холодных и сухих местообитаний; *психрофиты* – растения влажных и холодных местообитаний. К типичным криофитам относятся *Phyllodoce coerulea*, *Silene acaulis*, *Saxifraga sp.* Психрофитами являются карликовая берёзка *Betula nana*, багульник болотный *Ledum palustre*, мирт болотный *Chamaedaphne calyculata*, подбел *Andromeda polifolia* и др. (рис. 53).

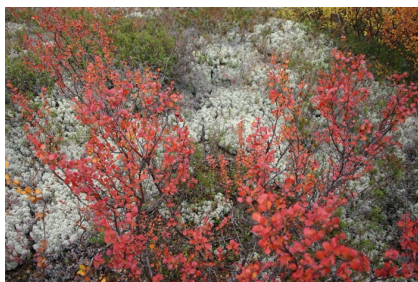


Рис. 53. Психрофиты карликовая берёзка *Betula nana* и багульник болотный *Ledum palustre* (фото автора)

Говоря о фазе зимнего покоя, необходимо иметь ввиду, что в целом, этот период физиологически неоднороден. Разделяют фазу глубокого покоя и вынужденного покоя. Фаза глубокого покоя необходима растению в связи с подготовкой к периоду вегетации, цветения и плодоношения. Фаза вынужденного покоя существует лишь в связи с неблагоприятным продолжительным зимним периодом.

## Глава 7. ВОЗДУХ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

### 7.1. Общая характеристика атмосферного воздуха

Воздух – материальная среда, которая окружает большинство растений и определяет их существование. С одной стороны, воздух является источником их воздушного питания биоты, из воздуха растения получают кислород, необходимый для процессов жизнедеятельности. В то же время, необходимо учитывать изменение условий местообитания, и прежде всего, температурного и водного режимов, обусловленное передвижением воздуха. Поэтому воздух является важнейшим как прямо-, так и косвенно-действующим экологическим фактором.

*Движение воздуха* влияет на особенности анатомо-морфологического строения и хода физиологических процессов в растениях. В обобщенном виде воздействие его на растения можно представить следующим образом:

1. *Механическое воздействие*: ветровалы, деформация роста (эксцентричный прирост, наклон стволов, флагообразная крона), снежная коррозия.

Наиболее страдают от ветровалов деревья с поверхностной корневой системой. К числу деревьев с экстенсивной корневой системой относятся ели *Picea abies*, *P. obovata*, березы *Betula pendula*, *B. pubescens*, бук *Fagus sylvatica*. На болотистых почвах сосна *Pinus sylvestris* образуют поверхностную корневую систему и часто подвержена ветровалам.

Под действием сильных постоянно дующих в одном направлении ветров у древесных пород отмечается деформация роста, проявляющейся в эксцентричном приросте, наклоне стволов и флагообразной кроне (рис. 54).



Рис. 54. Флагообразная крона ели, сформировавшиеся под действием постоянно дующих северных ветров (Кольский полуостров, фото автора)

Механическое воздействие сильных ветров, переносящих частицы снега и кристаллы льда, сопровождается снежной коррозией, иссечением и гибелью побегов растений, находящихся над снежным покровом. От снежной коррозии меньше страдают карликовые и стелющиеся формы, такие, как полярная ива *Salix polaris* и ива деревцевидная *S. arbuscula*.

2. Влияние на ход физиологических процессов. Усиление ксероморфизации признаков.

Постоянные сильные ветра увеличивает интенсивность транспирации и приводят к возрастанию осмотического давления клеточного сока. Напряженный водный режим снижает биологическую продуктивность растений. Поэтому в условиях повышенной циклонической деятельности растения имеют ряд приспособлений для снижения водоотдачи и, в целом, характеризуются ксероморфизацией признаков.

3. Многие растения приспособились к перекрёстному опылению с помощью ветра. Ветроопыление или *анемофилия* (anemos - ветер) характерно для всех видов семейства злаков и осок. Многие деревья также опыляются с помощью ветра. Ветроопыляемые растения имеют ряд приспособлений, облегчающих перенос пыльцы ветром. К их числу относится раннее цветение, как, например, у деревьев, чтобы листья кроны не препятствовали распространению пыльцы. Анемофильные виды имеют особое устройство цветков и соцветий. Цветки у анемофильных растений обычно мелкие, невзрачные, с простым чашечковидным околоцветником. У крапивы, например, тычиночные нити, закрученные в бутоны, при раскрытии цветка с силой раскручиваются и разбрасывают пыльцу из лопнувших пыльников; у злаков, конопли и др. пыльники сидят на длинных, высовывающихся из цветка легко раскачиваемых тычиночных нитях; у берёзы, орешника, осыны и другие мужские соцветия — повислые, легко раскачиваемые серёжки.

Растут анемофильные растения, как правило, большими зарослями, цветут ранней весной, до или одновременно с распусканием листьев, что облегчает улавливание пыльцы рыльцами. Пыльца сухая, мелкая, образующаяся в огромных количествах. Например, у кукурузы, в мужской метёлке находится около 50 млн. пылинок. Пыльца может переноситься ветром на большие расстояния; до 60 км, а возможно и далее. У сосны обыкновенной пыльца снабжена двумя воздухоносными мешками, облегчающими перенос пыльцы ветром.

4. С деятельностью ветра связано ещё одно важное явление у растений – *анемохория* – распространение семян с помощью ветра. Анемохории способствуют малые размеры и небольшой вес семян (семейства орхидные *Orchidaceae*, заразиховые *Orobanchaceae*, вересковых *Ericaceae*), а также волоски на семенах и плодах (ивы, тополя), крылатые выросты (вязы, ясени, клёны), ости (ковыли) и другие приспособления, увеличивающие



парусность. Лёгкие семена с крылатками распространяются на расстояния от 20-30 метров (липа, ясень, клён, пихта), до нескольких десятков (сосна, ель, ольха, лиственница), сотен метров (берёза, осина, ива) и даже километров.

**Газовый состав воздуха** служит источником воздушного питания растений. Состав атмосферного воздуха относительно постояен. Он состоит из азота  $N_2$  – 78,10%, кислорода  $O_2$  – 20,90%, инертных газов Ar, Kr, Ne, He, Xe – 0,94%, углекислого газа  $CO_2$  – 0,03%, водорода  $H_2$  – 0,01%. Помимо этого, он содержит следы окиси углерода CO, озона  $O_3$ , метана  $CH_4$  и других газов.

Концентрация  $CO_2$  один из основных факторов, определяющих интенсивность процесса фотосинтеза. При слишком низкой концентрации диоксида углерода его фиксация в ходе фотосинтеза уравнивается процессами фотодыхания и дыхания. Точка, в которой оба процесса находятся в равновесии, называется точкой компенсации  $CO_2$  или *углекислотный компенсационный пункт* (УКП). При достаточном освещении с ростом концентрация  $CO_2$  в окружающей среде наблюдается увеличение скорости фотосинтеза. Этот процесс ограничен — скорость фотосинтеза достигает насыщения, а при достаточно высоких концентрациях даже может снижаться. Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации  $CO_2$  в воздухе называется углекислотной кривой фотосинтеза (рис. 55).

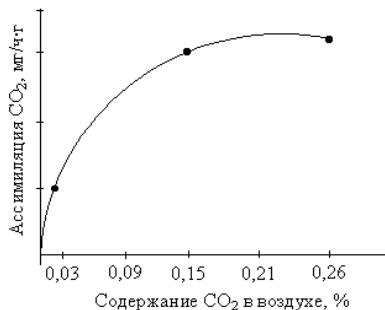


Рис 55. Углекислотная кривая фотосинтеза (<http://biofile.ru/bio/8559.html>)

Концентрации, при которых фотосинтез выходит на «плато», называются насыщающими концентрациями фотосинтеза. Насыщающая концентрация  $CO_2$  определяется генотипом растений и внешними условиями. Она может колебаться от 0,06 до 0,4%. максимальная скорость фотосинтеза достигается при концентрации углекислого газа на порядок выше (около 0,3 - 0,5 %). Таким образом, в природных условиях концентрация  $CO_2$  является одним из лимитирующих факторов фотосинтеза.

Увеличение температуры и концентрации  $\text{CO}_2$  способствует значительному увеличению интенсивности фотосинтеза (рис. 56).

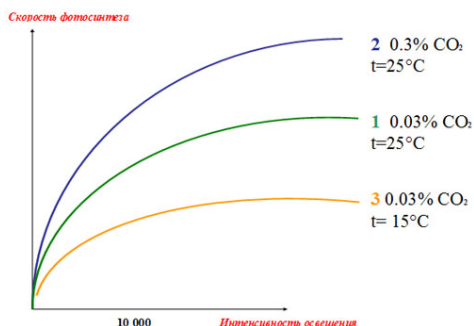


Рис. 56. Изменение скорости фотосинтеза с увеличением температуры и концентрации углекислого газа (<http://biofile.ru/bio/8559.html>)

Установлено ингибирующее действие высоких концентраций кислорода на скорость фотодыхания (на карбоксилазную функцию фермента РубФ-карбоксилазу и активирующее действие на его оксигеназную функцию). В зависимости от концентрации углекислого газа в среде ингибирующее действие высоких концентраций кислорода на фотосинтез может проявиться в большей или меньшей степени.

В 1920 г. Варбург впервые обнаружил ингибирующее действие высоких концентраций кислорода на фотосинтез водоросли *Chlorella*. Это явление в дальнейшем получило название «эффект Варбурга». Вместе с тем, у ряда растений аридных пустынь обнаружен «антиэффект Варбурга» - подавление фотосинтеза низкими концентрациями кислорода (1 %  $\text{O}_2$ ) (А. Т. Мокроносов, 1981, 1983). Положительное или отрицательное влияние кислорода на фотосинтез зависит от соотношения в листе фототрофных и гетеротрофных тканей. Если фототрофные ткани составляют большую часть объема листа, то при низком содержании кислорода проявляется усиление фотосинтеза. Если большую долю составляют гетеротрофные ткани, в этих условиях проявляется «антиэффект Варбурга» (подавление фотосинтеза в бескислородной среде).

Поступление в атмосферу двуокиси серы, окиси углерода, фтористого водорода, сероводорода, окислов азота, хлористого водорода и других газов при вулканической и флюидной активности Земли, а также с выбросами различных предприятий, при сжигании мусора и с выбросами автотранспорта приводит к локальному изменению состава

атмосферного воздуха. Несмотря на то, что антропогенное загрязнение атмосферы составляет лишь 0,5% от общего загрязнения природными явлениями (пыльные бури, извержение вулканов, природные эманации и т. д.) на локальном уровне оно может привести к существенным негативным явлениям.

Экологические последствия загрязнения атмосферного воздуха обусловлены воздействием газообразных соединений, проникающих в организм, и выпадением кислотных осадков при соединении поллютантов с атмосферной влагой.

## 7.2. Газоустойчивость и газочувствительность растений

Действие газовых поллютантов на растения зависит от вида вредных веществ, концентрации загрязняющих веществ, длительности воздействия, относительной восприимчивости видов растений к действию газов и стадии физиологического развития, в которой находится растение в момент воздействия вредных веществ.

Газообразные соединения проникают в мезофилл листа, главным образом, через устьица. Попадая в подустьичную полость и диффундируя через межклеточные пространства, они растворяются в межфбриллярной воде клеточной стенки, образуя соединения, разрушающие наружную клеточную мембрану. Повреждения мембран проявляются в их повышенной проницаемости, в изменении рН и редокс-потенциала. Изменение свойств биомембран может приводить к трансформации ферментативного обмена, сдвигам в содержании неорганических ионов и низкомолекулярных веществ.

Первые нарушения в анатомическом строении прослеживаются в строении хлоропластов. На ранних стадиях повреждений наблюдается округление хлоропластов, редукция гранов, разрушение оболочки хлоропластов, раздувание тилакоидной системы. В дальнейшем отмечается разрушение цитоплазмы и сжимание клетки. Кроме того, в хлоропластах возможно появление липидоподобных капель, изменения очертаний клеточных органелл, растяжение оболочек хлоропластов, раздувание и закручивание тилакоидов. Сойккели (1981) выделяет 3 стадии повреждений хвои ели и сосны: повреждаются только хлоропласты, повреждаются и другие органеллы, органеллы исчезают или превращаются в бесструктурную массу.

Интенсивность воздействия кислотных осадков зависит от смачиваемости поверхности растений. Смачиваемость, в свою очередь, определяется рельефом кутикулы, наличием кроющих волосков, тургором листа, характером поверхности и морфологии эпикуттикулярного воска. Степень повреждения фитомассы изменяется в зависимости от видовой принадлежности. Так, кутикула листьев тополя *Populus sp.* и сосны *Pinus sylvestris* не разрушается от воздействия SO<sub>2</sub> (Крэнг, 1982; Данилова, 1987). К. Перси и Е.

Бейкер (1987) отмечали наибольшую повреждаемость у видов с кристаллическим воском. Некоторые виды увеличивают восковой налет при загрязнении воздуха: плевел *Lolium perenne*, горох *Pisum sativum*, рапс *Brassica rapus* характеризуются увеличением числа мелких пластинок и трубочек воска на единицу поверхности (Koziol, Cowlina, 1981). У фасоли *Phaseolus vulgaris*, наоборот, происходит уменьшение количества эпикутикулярного воска. При воздействии кислотных осадков наблюдается разрушение воскового налета у сосны обыкновенной. В нормальных условиях естественное разрушение воскового покрова хвон наступает на 4-5 год, при воздействии кислотных осадков этот процесс проходит в 2-5 раз быстрее, поэтому вокруг устьиц восковой налет отсутствует даже на хвое 1-2-х летнего возраста. Поскольку процесс разрушения воскового покрова необратим, это приводит к резкому снижению жизнеспособности хвон.

Способность растений сохранять свойственные организму процессы жизнедеятельности и семенного воспроизводства в условиях загрязнения газами и парами атмосферного воздуха называется **газоустойчивостью**.

Уровень газоустойчивости вида или особи оценивается по предельным концентрациям токсичного вещества, которые не вызывают функциональных и структурных нарушений в организме в период наивысшей физиологической активности и чувствительности к действующим атмосферным примесям.

Под **газочувствительностью** понимается реакция организма на воздействие загрязняющего вещества в конкретный период его развития. Ю.З. Кулагин (1974) выделяет формы газоустойчивости:

1. *Анатомическая*. К приспособлениям, снижающим воздействие токсичных газов, относятся ксероморфные признаки – утолщение эпидермиса, развитие кутикулы, воскового налета, опушения, плотное сложение тканей, наличие пробкового слоя при слабом развитии аэренхимы.
2. *Физиологическая*. Включает изменения в фотосинтезе, дыхании, работе устьиц и изменение интенсивности транспирации, снижение интенсивности газообмена
3. *Биохимическая*. Объединяет те особенности метаболизма, которые затрудняют или исключают повреждаемость ферментных систем, белкового и других обменов. Буферность цитоплазмы по отношению к подкисляющему действию сернистого газа, бесхлорофильность тканей.
4. *Габитуальная*. Включает особенности строения кроны, ветвления и высоты надземных частей, уменьшающих контакт листьев и цветков с токсичными газами. Образование стланниковых и подушкообразных форм, пирамидальных крон деревьев.

5. *Феноритмическая*. Смещение и изменения в ходе фенологических фаз, преждевременное пожелтение и опадение листьев.
6. *Анабиотическая*. Представляет крайний случай физиологической газоустойчивости. К числу признаков этой формы относятся резкое сокращение газообмена и значительные анатомические изменения у зимующих видов деревьев и кустарников
7. *Регенерационная*. Способность повторного облиствления и отрастания надземной фитомассы.
8. *Популяционная*. Включает изменения возрастного состава, модификации особей, полиморфизм.
9. *Фитоценотическая*. Объединяет признаки растительных сообществ, снижающие токсичное воздействие газов: структура ярусов, густота насаждений, особенности горизонтального и вертикального строения фитоценозов.

Сила реакции организмов на действие поллютантов зависит от особенностей внешней среды, биологических и систематических особенностей самих организмов, их фенологического состояния, возраста и т.д. (табл. 10).

Таблица 10. Чувствительность древесных пород к длительному загрязнению воздуха (Dässler, 1981) - нечувствительная или почти нечувствительная, + малочувствительная, ++ чувствительная, +++ очень чувствительная, · реакция недостаточно известна

	SO <sub>2</sub>	HF	NH <sub>3</sub>	HCl Cl <sub>2</sub>		SO <sub>2</sub>	HF	NH <sub>3</sub>	HCl Cl <sub>2</sub>
<i>Abies alba</i>	+++	+++	++	+++	<i>Picea sitchensis</i>	++	.	.	.
<i>Acer campestre</i>	-	-	-	.	<i>Pinus contorta</i>	+	++	.	.
<i>Acer negundo</i>	-	+	+	.	<i>Pinus mugo</i>	+	++	+	.
<i>Acer platanoides</i>	-	-	+	++	<i>Pinus nigra</i>	+	++	+	+
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+	+	++	.	<i>Pinus strobus</i>	++	++	.	++
<i>Aesculus hippocastanum</i>	.	+	.	.	<i>Pinus sylvestris</i>	+++	+++	++	+++
<i>Alnus glutinosa</i>	.	+	.	+++	<i>Platanus acerifolia</i>	-	+	+	.
<i>Betula pendula</i>	++	+	+++	.	<i>Populus alba</i>	++	.	.	.
<i>Betula pubescens</i>	++	++	.	.	<i>Populus tremula</i>	+	.	.	+
<i>Buxus sempervirens</i>	-	+	.	.	<i>Prunus armeniaca</i>	.	++	.	.
<i>Carpinus betulus</i>	++	++	+++	+++	<i>Prunus avium</i>	.	++	.	.
<i>Catalpa bignonioides</i>	-	+	.	.	<i>Prunus domestica</i>	.	+++	.	.
<i>Chenomeles japonica</i>	++	+	.	.	<i>Prunus persica</i>	.	+++	.	.
<i>Cornus alba</i>	-	+	.	.	<i>Prunus serotina</i>	-	+	.	.
<i>Corylus avellana</i>	.	++	.	.	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	++	.	.	.
<i>Crataegus monogyna</i>	+	+	.	.					
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	-	-	.	.	<i>Ptelea trifoliata</i>	-	+	-	.

<i>Elaeagnus commutata</i>	-	-	-	.	<i>Pyracantha coccinea</i>	-	-	-	.
<i>Erica carnea</i>	-	-	-	.	<i>Quercus petraea</i>	-	+	-	++
<i>Euonimus europaea</i>	-	.	-	.	<i>Quercus robur</i>	-	-	-	++
<i>Fagus sylvatica</i>	+	+	++	++	<i>Quercus rubra</i>	-	+	-	++
<i>Forsythia intermedia</i>	-	-	-	.	<i>Robinia pseudacacia</i>	-	+	+	+
<i>Hedera helix</i>	-	.	-	.	<i>Rosa canina</i>	+	+	.	.
<i>Juglans regia</i>	.	+++	.	.	<i>Rosa rugosa</i>	-	-	.	.
<i>Juniperus sabina</i>	-	.	.	.	<i>Sambucus nigra</i>	-	-	-	.
<i>Juniperus squamata</i>	-	.	.	+	<i>Sambucus racemosa</i>	-	-	-	.
<i>Larix decidua</i>	++	++	++	++	<i>Sorbus aucuparia</i>	++	.	.	.
<i>Larix leptolepis</i>	++	++	++	++	<i>Syringa vulgaris</i>	+	+	.	.
<i>Licium halimifolium</i>	-	-	-	.	<i>Tamarix tetrandra</i>	-	-	-	.
<i>Ligustrum vulgare</i>	-	-	.	.	<i>Taxus baccata</i>	++	++	.	.
<i>Malus domestica</i>	.	++	.	.	<i>Thuja plicata</i>	-	.	.	+
<i>Metasequoia gliptostroboides</i>	+	.	.	.	<i>Tilia argentea</i>	++	.	+++	.
					<i>Tilia cordata</i>	++	++	+++	.
<i>Picea abies</i>	+++	+++	++	+++	<i>Tilia platyphyllos</i>	++	.	+++	.
<i>Picea engelmannii</i>	-	.	.	+	<i>Tsuga canadensis</i>	+++	.	.	.
<i>Picea omorica</i>	+++	.	.	++	<i>Ulmus glabra</i>	+	.	.	.
<i>Picea pungens</i>	+	+	.	.	<i>Weigela florida</i>	-	.	+	.

Освещенность, температура, влажность и минеральное питание оказывают существенное влияние на чувствительность растений к загрязняющим газам. Решающим образом влияют на газочувствительность влажность воздуха и освещенность. При высокой влажности воздуха и почвы растения становятся более чувствительными к токсическому воздействию. В условиях затенения и в ночные часы повреждаемость листьев резко снижается, что связано, прежде всего, с интенсивностью освещения и температурой воздуха. Установлено (Haut и Stratmann, 1970), что устойчивость растений к воздействию SO<sub>2</sub> может возрастать в ночные часы в 4 раза. Дневное похолодание может вызвать значительное снижение токсичности газов. Затенение также способно полностью снимать губительное воздействие газообразных токсикантов. Летом и весной растения менее устойчивы, чем осенью и зимой. Однако, зимняя оттепель способна резко снижать устойчивость древесных пород. Массовое отмирание сосновых и еловых насаждений наблюдалось в северорейнской Вестфалии при неблагоприятных зимних условиях и влиянии промышленных дымовых отходов (Wentzel, 1956). Сильные морозы в Чехословакии усугубили действие SO<sub>2</sub>, обусловив отмирание 1,5 тыс. га хвойных лесов (Tesar, 1962).

Косвенное воздействие загрязнения воздуха промышленной пылью связано с увеличением количества туманных дней, возникновением ожеледи и механическим

повреждением лесных насаждений. Имеются данные, что симптомы повреждения газообразными поллютантами ослабляются в результате применения удобрений.

*Биологические особенности, снижающие газочувствительность.* Поглощение токсичных газов по Х. Егер и Х. Кляйн (1980) является функцией градиента концентраций, направленных от поверхности внутрь листа, и сопротивления к токсикантам. Оно складывается из 4 видов сопротивления:

1. Аэродинамического – особенностей структуры кроны, расположения ветвей и листьев, наличие опушения надземной массы и др.
2. Кутикулярного – развитие мощных покровных тканей, препятствующих проникновению поллютантов.
3. Устьичного – подвядание листьев, снижающее повреждаемость тканей.
4. Внутреннего – плотная структура тканей, биохимическая устойчивость к загрязняющему веществу.

Снижению газочувствительности способствует ксероморфная структура – плотное сложение тканей, образование мощных покровных тканей, развитие кутикулы, воскового налета и т.д. Световые листья менее чувствительны к воздействию воздушных токсикантов, чем теневые.

Исходя из чувствительности растений к воздействию загрязненного атмосферного воздуха, Г.М. Илькун (1978) рекомендуют использовать следующие виды растений для озеленения в промышленной зоне:

1- зона сильного поражения <500 м. Тополь бальзамический *Populus balsamifera*, тополь канадский *P. canadensis*, липа *Tilia cordata*, бузина *Sambucus racemosa*, жимолость *Lonicera tatarica*.

2 - зона умеренного поражения 500–2000 м. Береза пушистая *Betula pubescens*, вяз *Ulmus glabra*, клен *Acer platanoides*, ива козья *Salix caprea*, черемуха *Padus avium*, рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia*, бересклет *Euonymus verrucosa*.

3 - зона слабого поражения 2000–4000 м. Дуб *Quercus robur*, лиственница *Larix sibirica*, ель *Picea abies*, сосна *Pinus sylvestris*.

## **Глава 8. ПОЧВЕННЫЕ (ЭДАФИЧЕСКИЕ) ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ**

### **8.1. Общая характеристика почвенных факторов**

Почва – это единственный компонент ландшафтов суши, который возникает в результате взаимодействия всех других его компонентов: горных пород, климата, природных вод, растительности, микроорганизмов и животных. Почва составляет единую систему с населяющими ее популяциями разных организмов. Почвы и растения образуют единую систему тесно связанных между собой компонентов. Прежде всего, из почвы растения получают необходимые для жизнедеятельности питательные вещества. В процессе обеспечения растений пищевыми веществами (нутриентами) принимают участие все четыре фазы почвы: газообразная, жидкая, твердая и живые организмы. Так, почвенный воздух необходим для дыхания корней. Из жидкой фазы почвы растения получают необходимые для них питательные вещества, поступающие из твердой фазы почвы. Педобиота осуществляет биологические круговороты углерода, азота, калия, фосфора и других биофильных элементов [20].

Многочисленными исследованиями показано, что растения могут получать структурные фрагменты макромолекул (например, лигнина, белков и других органических соединений) непосредственно из почвенного органического вещества. Кроме того, гуминовые вещества способствуют появлению морфофизиологических различий, связанных с переходом растений на гетеротрофное питание – увеличению массы гетеротрофных (корней) и уменьшению массы фотоассимиляционных (листьев) органов растений, и оказывают действие на изменение биохимического состава и величины теплоты сгорания органического вещества растений.

Разнообразные свойства почв определяют водный, воздушный, тепловой и солевой режимы растений. Наиболее значимые для растений свойства почв:

- Механический (гранулометрический) состав
- Органическое вещество
- Формы почвенной воды
- Почвенный воздух
- Коллоиды почв
- Химизм почвенного раствора

#### **8.1.1. Гранулометрический (механический) состав**

Гранулометрический (механический) состав почв определяется соотношением *физического песка* (частицы >0,01 мм) и *физической глины* (частицы <0,01 мм). Механический состав почв, во многом, определяет тепловой, воздушный, водный



режимы, особенности минерального питания растений. Песчаные почвы являются, по сравнению с суглинистыми и глинистыми, более холодными, менее водообеспеченными, отличаются бедным минеральным составом.

В природе существует естественная дифференциация видов, приспособленных к обитанию на различных по механическому составу субстратах. Хорошо изучено изменение плотности почв под влиянием растений. В природе возникает естественная динамика луговых сообществ во времени, обусловленная уплотнением почв по мере становления фитоценозов. Согласно Р. Вильямсу выделяется три стадии зарастания пустоши.

На первом этапе формирования луга залежь заселяется *длиннокорневищными* растениями, требующими хорошо аэрированных субстратов – пыреем ползучим *Elytrigia repens*, костром безостым *Bromopsis inermis* и др. Разрастаясь, они способствуют уплотнению почв и снижению содержания в них воздуха, ухудшая, таким образом, условия жизнедеятельности. Роль длиннокорневищных видов в сообществе постепенно снижается, и они уступают место рыхлодернинным растениям менее требовательным к аэрированности грунтов.

Наступает вторая стадия формирования луга – стадия *рыхлодернинных* растений тимофеевки луговой *Phleum pratense*, ежи сборной *Dactylis glomerata*, клевера лугового *Trifolium pratense* и др. Однако со временем формирование сплошной дернины приводит к угнетению роста этих видов в связи с дальнейшим уплотнением почв и снижением обеспеченности корневых систем кислородом. Постепенно рыхлодернинные виды сменяются плотнодернинными. Формируется следующая третья стадия лугового фитоценоза – стадия *плотнодернинных* видов, сопровождающаяся на увлажненных субстратах вторичным заболачиванием территории. Основными ценозообразователями во влажных местообитаниях являются щучка дернистая *Deschampsia caespitosa*, а в сухих – овсяница овечья *Festuca ovina* и белоус торчащий *Nardus stricta*

Выделяют группы растений, приуроченных к различным по механическому составу почвам – псаммофиты и петрофиты.

**Псаммофиты** – растения, произрастающие на песчаных субстратах. К ним относятся осока вздутая *Carex physodes*, аристида *Aristida pennata* и др. Для этих растений характерны особые анатомо-морфологические приспособления к произрастанию на песчаных субстратах. Напряженный водный режим способствует ксероморфизации. В условиях подвижности субстрата и высокого риска оголения корневых систем у растений выработались механизмы, препятствующие пересыханию подземных органов при

попадании их на дневной поверхности. К их числу, например, относится образование корневых чехликов.

**Петрофиты (литофиты)** - растения, произрастающие на каменных субстратах. Представителями этой группы являются василек Маршалла *Centaurea marschalliana*, иванчай широколистный *Chamaenerion latifolium*, ива *Salix reticulata*, лишайник *Parmelia centrifuga* и др. В контрастных условиях водного и температурного режимов, световых условий и минерального питания растения отличаются К ксероморфным обликом и имеет ряд отличительных признаков. Некоторые растения, такие как гариманелла *Harrimanella hypnoides*, камнеломка *saxifraga nivalis*, луазелеурия лежачая *Loiseleuria procumbens*, диапензия *Diapensia lapponica*, образуют формы стлаников и подушек. Другие, такие как иванчай широколистный *Chamaenerion latifolium*, запасают воду, образуя суккулентные формы.

### 8.1.2. Органическое вещество почв

Органическое вещество почв относится к одному из важнейших экологических факторов. В природе существует хорошо выраженная приуроченность растений к плодородию почв. Выделяют три основные группы растений по их потребности к богатству почвы:

**Олиготрофы** – растения, приуроченные к бедным почвам. К их числу относятся осока *Carex pauciflora*, багульник болотный *Ledum palustre*, вереск обыкновенный *Calluna vulgaris*, белоус *Nardus stricta*, голубика *Vaccinium uliginosum*, мирт болотный *Chamaedaphne calyculata*.

**Мезотрофы** – растения, произрастающие на средних по плодородию почвам. В эту группу входят кровохлебка *Sanquisorba officinalis*, тмин *Carum carvi*, костяника *Rubus saxatilis*, вероника дубравная *Veronica chamaedris*, ландыш майский *Convallaria majalis*, майник двулистный *Majanthemum bifolium*, вейник *Calamagrostis lanceolata*, бор развесистый *Millium effusum*, ежа сборная *Dactylis glomerata*, купырь лесной *Anthriscus sylvestris*, борщевик сибирский *Heracleum sibiricum*, двуклосточник *Digraphis arundinaceae*.

**Мегатрофы** – растения, требующие высоко плодородных почв. Примерами могут быть проломник *Mercuriales perennis*, осока лисья *Carex vulpina*, повой *Calestegia sepium*, хмель *Humulus lupulus*.

Мхи и лишайники также отличаются по потребности к почвенному плодородию:

- На крайне бедных почвах произрастают лишайники *Cladina rangiferina*, *C. alpestris*, *C. sylvatica*, *Peltigera aphthosa* и мху *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Sphagnum compactum*, *S. Dusenii*.

- На относительно бедных почвах в условиях среднего увлажнения субстрата развиваются зеленые мхи *Pleurozium schreberii*, *Dicranum undula*. При увеличении влажности субстрата они сменяются политриховыми мхами *Polytrichum commune* и *P. strictum*.
- На относительно богатых субстратах при достаточном увлажнении доминируют зеленые мхи *Hylocomium proliferum*, *Rhythidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*. При заболачивании является сфагнум *Sphagnum russowii*.
- Богатые почвы индизируются зелеными мхами *Mnium cuspidatum* и *Rodobrium roseum*.

Л.Г. Раменским (1956) выделено 16 ступеней почвенного богатства по присутствию и обилию индикаторных видов (табл. 11).

Таблица 11. Взаимосвязь растений с кислотностью и богатством почв (Раменский, 1956)

Ступени богатства почв	pH	Характеристика и распространение почв	Растения-индикаторы
1-3	4,0-4,5	Особо бедные почвы (сильно выщелоченные песчаные и супесчаные); олиготрофный торф верховых болот	Подбел <i>Andromeda polyfolia</i> , вереск обыкновенный <i>Calluna vulgaris</i> , осока <i>Carex pauciflora</i> , мирт болотный <i>Chamaedaphne calyculata</i> , <i>Cetraria uslandica</i> , вороника <i>Empetrum nigrum</i> , пушица <i>Eriophorum vaginatum</i>
4-6	5,0-5,5	Бедные почвы (выщелоченные песчаные и супесчаные). Бедные суходольные луга лесной зоны, сосновые боры и субори. Торф верховых и переходных болот	Полевица <i>Agrostis canina</i> , манжетка <i>Alchemilla vulgaris</i> , осока <i>Carex lasiocarpa</i> , овсяника овечья <i>Festuca ovina</i> , ястребинка <i>Hieracium pilosella</i> , линнея <i>Linnaea borealis</i> , молиния голубая <i>Molinia coerulea</i> , белоус <i>Nardus stricta</i> , папоротник-орляк <i>Pteridium aquilinum</i> , сивец <i>Succisa pratensis</i>
7-9	5,5-6,5	Небогатые почвы (подзолистые, торфяные и др.). Суходольные луга лесной зоны, еловые и смешанные леса, бедные низинные луга, болота	Трясунка средняя <i>Briza media</i> , осока <i>Carex aquatilis</i> , хвощ <i>Equisetum palustre</i> , земляника лесная <i>Fragaria vesca</i> , нивяник <i>Leucanthemum vulgare</i> , марьяник дубравный <i>Melampyrum nemorosum</i> , кислица <i>Oxalis acetosella</i> , горец <i>Polygonum bistorta</i>
10-13	6,0-7,5	Довольно богатые почвы (луговые, суглинки, выщелоченные черноземы). Пойменные, низинные луга и болота, степи, дубравы	Тысячелистник <i>Achillea millefolium</i> , ольха черная <i>Alnus glutinosa</i> , осока <i>Carex visicaria</i> , василек луговой <i>Centaurea jacea</i> , ежа <i>Dactylis glomerata</i> , хмель <i>Humulus lupulus</i> , чина луговая <i>Lathyrus pratensis</i>
14-16	7,0-7,5	Богатые почвы (черноземы, каштановые и др.). Степи, пустыни, некоторые полупустыни	Лисохвост <i>Alopecurus ventricosus</i> , осока <i>Carex hirta</i> , цикорий <i>Cichorium intybus</i> , келерия <i>Koeleria gracilis</i> , лядвенец <i>Lotus corniculatus</i> , люцерна <i>Medicago lupulina</i> , лапчатка гусиная <i>Potentilla anserina</i> , чабрец <i>Thymus marschallianus</i>

### 8.1.3. Коллоиды почв

Почвенными **коллоидами** называют частицы диаметром от 0,2 до 0,001 мкм. Почвенные коллоиды образуются в процессе выветривания и почвообразования, в результате дробления крупных частиц, или путем соединения молекулярно раздробленных веществ и подчиняются законам, установленным для таких систем в физической и коллоидной химии. Они образуются при диспергировании (раздроблении) крупных частиц или при конденсации вследствие физического или химического соединения молекул. В почвах коллоиды образуют двухфазную систему, состоящую из дисперсной фазы (твердые коллоидные частицы) и дисперсионной среды (почвенный раствор).

Коллоиды в почвах представлены сложной системой минеральных, органических и органоминеральных соединений. В большинстве почв преобладают минеральные коллоиды, на долю которых приходится 85-90% их общей массы.

К *минеральным* относятся глинистые минералы (каолинит, монтмориллонит, галлуазит, гидрослюда, иллит, вермикулит и др.); гидроксиды железа, алюминия, марганца, кремния и их комплексные соли.

К *органическим* относятся гумусовые вещества, их соли, (гуматы, фульваты), некоторые полисахариды.

*Органо-минеральные коллоиды* широко распространены в верхних горизонтах всех почв. Они представляют собой сложные образования высокодисперсных минералов и гумусовых веществ. Формируются эти коллоиды в почве в процессе склеивания (адгезии) гумусовых кислот и их производных с поверхностью минеральной частицы, вследствие чего вещества минеральной природы в них преобладают.

Коллоиды и тончайшие частицы ила, содержащиеся в почвах, определяют ёмкость почвенно-поглощающего комплекса – ППК. Ёмкость ППК существенно меняется в зависимости от гранулометрического состава почв, содержания в ней органического вещества, макро- и микроэлементов.

Поглотительная способность почвы – одно из ее важнейших свойств, в значительной степени определяющее плодородие почвы и характер процессов почвообразования. Она обеспечивает регулирует питательный режим почвы, способствует накоплению многих элементов минерального питания растений, регулирующих реакцию почвы, ее водно- физические свойства. Однако высокое содержание глинистых и коллоидных частиц в почвах при пересыхании приводит к растрескиванию почв, что способствует механическому повреждению корневых систем растений.

#### 8.1.4. Кислотно–щелочные свойства почв

Кислотно-щелочные свойства почв определяются их анионно–катионным составом. Кислотные условия обусловлены содержанием ионов  $H^+$  и  $Al^{3+}$  в почвенных растворах. Для оценки кислотно-щелочных условий используется показатель pH – отрицательный логарифм концентрации ионов  $H^+$  в почвенном растворе. Теоретически в лабораторных условиях pH может изменяться от 0 до 14. В природе диапазон его варьирования составляет от 2,5 до 12,5. Величина pH почвенных растворов определяется комплексом факторов. К их числу относятся свойства материнских пород и грунтовых вод, климатические условия, а также влияние растений (растительности).

Сильнокислой реакцией обладают олиготрофные сфагновые торфяники и сильнооподзоленные почвы, латеритные коры выветривания – желтоземы и красноземы. Щелочная реакция почвенных растворов характерна для солодей, содержащих в почвенно-поглощающем комплексе Na.

В процессе развития растения приспособились к обитанию в определенных кислотно-щелочных условиях. В экологии растений существует следующая классификация видов по отношению к pH окружающей среды:

*ацидофилы* – растения, произрастающие на кислых почвах;

*базифилы* – растения, произрастающие на щелочных почвах;

*нейтрофилы* - растения почв с нейтральной реакцией.

Типичными ацидофилами являются подбел *Andromeda polyfolia*, вереск обыкновенный *Calluna vulgaris*, осока *Carex pauciflora*, мирт болотный *Chamaedaphne calyculata*, *Cetraria uslandica*, вороника *Empetrum nigrum*, пушица *Eriophorum vaginatum*, овсяника овечья *Festuca ovina*, ястребинка *Hieracium pilosella*, линнея *Linnaea borealis*, молиния голубая *Molinia coerulea*, белоус *Nardus stricta* и др. (табл. 11). К базифилам относятся лисохвост *Alopecurus ventricosus*, осока *Carex hirta*, цикорий *Cichorium intybus*, келерия *Koeleria gracilis*, лядвенец *Lotus corniculatus*, люцерна *Medicago lupulina*, чабрец *Thymus marschallianus* и др. Нейтрофилами является большинство луговых и лугово-степных растений тысячелистник *Achillea millefolium*, василек луговой *Centaurea jacea*, ежа *Dactylis glomerata*, хмель *Humulus lupulus*, чина луговая *Lathyrus pratensis*.

#### 8.2. Растения сфагновых болот

Сфагновые болота представляет собой особый природно-территориальный комплекс, формирующийся в условиях застойного избыточного увлажнения. Воды в сфагновых болотах кислые, бедные питательными веществами и с пониженным содержанием кислорода, что создаёт условия, которые несовместимы с нормальными

условиями жизни большинства живых существ, в том числе и бактерий распада. Такие условия препятствуют разложению органических веществ, которые могут оставаться под поверхностью болота на протяжении многих лет. Верховые сфагновые болота имеют выпуклую форму, что связано с постоянным нарастанием мощности торфяной залежи в центре болота, где слабее минерализация воды и отсутствует микробиологическое разложение веществ.

Образование верховых сфагновых болот связано с образованием сплавины на поверхности озера. Основными сплавинообразователями служат сабельник болотный *Comarum palustre* и вахта трехлистная *Menyanthes trifoliata*.

Флора верховых сфагновых болот формируется в специфических условиях. К числу наиболее значимых факторов следует отнести:

1. Особенности торфа как субстрата для растений. Его отличает высокое содержание полуразложившихся растительных остатков, высокая влагоемкость и низкая аэрированность.
2. Эдификаторная роль сфагнума. На территории Российской Федерации произрастает более сорока видов сфагновых мхов. К числу наиболее распространённых относятся *Sphagnum balticum*, *S. subsecundum*, *S. girgensohnii*, *S. Squarrosom* и др. Эдификаторная роль сфагновых мхов обусловлена их особым строением (рис. 57).
3. Особый водный режим, характеризующиеся обилием влаги.
4. Большая водоудерживающая способность сфагнового мха и торфяной залежи

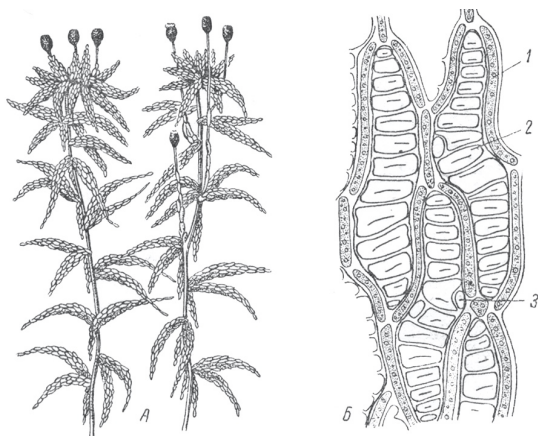


Рис. 57. Торфяной мох сфагнум (по Т.К. Горышиной, 1979).

А – общий вид, Б – водоносные клетки в листе; 1 – хлорофиллоносные клетки, 2 – утолщение стенки водоносной клетки, 3 – пора

5. Анаэробные условия, формирующиеся в условиях избыточного застойного увлажнения
6. Накопление продуктов неполного разложения, приводящие к постоянному нарастанию торфяной толщи (рис. 58)
7. Особый тепловой режим, обусловленный низкой теплопроводностью торфа

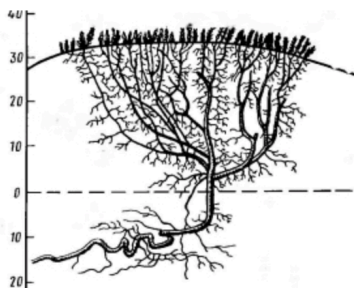


Рис. 58. Куст багульника *Ledum palustre*, погребенный во мху (по А.А. Ниценко, 1967)

Поверхность мохового болота: 1 – современная, 2 – прежняя (уровень корневой шейки куста). Видны придаточные корни от ствола и ветвей

В результате комплексного воздействия всех перечисленных факторов на верховых болотах формируются *условия физиологической сухости*, характеризующиеся низкими температурами, повышенной влажностью, анаэробными условиями и кислыми почвами с большим количеством коллоидов. По сути, при избытке влаги на верховых сфагновых болотах растения не могут поглотить необходимое им количество воды и вынуждены приспосабливаться к её недостаткам для процессов жизнедеятельности.

Поэтому болотная флора небогата в видовом отношении и постоянна в различных географических зонах. На болотах обитает 15 – 20 видов цветковых растений, относящихся к следующим группам:

1. Вечнозеленые кустарнички эрикоидного типа. К ним относятся водяника *Empetrum nigrum*, вереск обыкновенный *Calluna vulgaris*, багульник *Ledum palustre*, подбел *Andromeda polyfolia*.
2. Вечнозеленые кустарнички брусничного типа. Представителями этой группы являются брусника *Vaccinium vitis-idaea*, клюква *Oxycoccus palustris*, мирт болотный *Chamaedaphne calyculata*.
3. Летнезеленые листопадные кустарнички и кустарники. В эту группу входят голубика *Vaccinium uliginosum*, карликовая берёзка *Betula nana*, ива сизая *Salix glauca*, ива филиколистная *Salix phylicifolia* и др.

4. Деревья. На сфагновых болотах обычны сосна *Pinus sylvestris*, ели *Picea abies*, *P. obovata*, береза *Betula pubescens*.
5. Насекомоядные растения. Недостаток элементов минерального питания многие растения компенсируют за счет перехода на хищнический образ жизни. К таким растениям, в частности, относятся росянка круглолистная, или обыкновенная *Drosera rotundifolia* и росянка английская, или длиннолистная *Drosera anglica*.
6. Травянистые растения. Наиболее распространёнными травянистыми растениями на болотах являются морощка *Rubus chamaemorus*, осоки *Carex limosa*, *C. tenuiflora*, пушица *Eriophorum vaginatum*.

### 8.3. Влияние химических элементов на рост и развитие растений

Для нормального роста и развития растениям необходимы различные минеральные вещества. Химический состав растений, зависит, прежде всего, от содержания химических элементов в окружающей среде, степени их доступности растениям, а также от избирательного их поглощения в зависимости от систематической принадлежности видов.

Одним из показателей биологической роли химических элементов в растениях служит биофильность элементов. Для оценки биофильности химических элементов используют такие показатели как среднее содержание химических элементов в растениях, а также кларки горных пород, почв, растений и т.д.

Наибольшей биофильностью обладает углерод С, менее биофильны О, Cl, S, P, В, Вг. Наименьшей биофильностью характеризуются Fe, Al. В целом можно сказать, что химический состав растений коррелирует с составом гидросферы и атмосферы (с водными и воздушными мигрантами).

Все химические элементы разделяют на несколько групп по их биофильности: *Макроэлементы*, содержание которых в живом веществе составляет  $n \cdot 10^n - n \cdot 10^{-3}\%$ . Среди них выделяются воздушные мигранты (О, Н, N) и водные мигранты (Ca, K, Si, Mg, P, S, Na, Cl, Fe)

*Микроэлементы*, концентрация которых в живых организмах изменяется в пределах  $n \cdot 10^{-3} - n \cdot 10^{-5}\%$ . К ним относятся Cr, Mn, Co, Ni, Cu, Zn, Ga, Ge, Mo, Cd, Sn, Sb, Te, W, Hg, Tl, Pb, Bi и др.

*Ультрамикроэлементы*, содержание их в живом веществе не превышает  $n \cdot 10^{-5}\%$ .

Большинство химических элементов содержится в растениях, но некоторые к настоящему времени не обнаружены – рутений, гафний, рений, осмий, иридий, полоний, актиний, палладий. Кроме того, технеций, астат и франций не обнаружены в земной коре. Для оценки интенсивности вовлечения химических элементов в биологических



круговорот А.И. Перельман предложил использовать коэффициент биологического поглощения Кб (КБП) - отношение содержания элемента в растениях к содержанию в подстилающей горной породе (Кб<sub>1</sub>) или в почве (Кб<sub>2</sub>).

А.И. Перельман (1975) выделил группы химических элементов по интенсивности биологического накопления (табл. 12):

- элементы *энергичного биологического поглощения*: P, S, Br, Cl, I.

- элементы *сильного биологического поглощения*: Ca, Na, K, Mg, Sr, Zn, B, Se.

А также группу биологического захвата:

- элементы *среднего биологического поглощения*: Mn, F, Ba, Ni, Cu, Ga, Co, Pb, Sn, As, Mo, Hg, Ag, Ra.

- элементы *слабого и очень слабого биологического поглощения*: Si, Al, Fe, Ti, Zr, Rb, V, Cr, Li, Y, Nb, Be, Cd, U, Ta, W, Sb, Cs

Таблица 12. Коэффициенты биологического поглощения (Перельман, 1989)

Элемент	Ax	Ряды биологического поглощения
P, S, Cl, I, Br	$n \cdot 10 - n \cdot 100$	Группа энергичного накопления
K, Ca, Na, Zn, Ag	$n - n \cdot 10$	Группа сильного накопления
Mn, Ba, Cu, Ni, Co, Mo, As, Cd, Hg, Se	$n \cdot 10^{-1} - n$	Группа среднего захвата
Fe, Si, F, V, Ti, Cr, Pb, Al	$n \cdot 10^{-3} - n \cdot 10^{-1}$	Слабого и очень слабого захвата

### 8.3.1. Экологическое значение содержания в почве кальция

*Кальций* широко распространен в природе. Он относится к главным породообразующим общетоксичным металлам (кларк 3,81%) и является наиболее типичным щелочноземельным биогенным элементом. Для Ca известно 643 минерала всех классов и типов, кроме самородных и им подобных соединений, а также оксихлоридов, йодидов и бромидов. В силикатах Ca наиболее часто сочетается с Na, Mg, Fe, Ti, Al иногда с K, в фосфатах и гидрофосфатах – с Al, Na, Fe, Mn, Mg, в карбонатах и гидрокарбонатах – с U, TR, Na, Ba, Mg, в гидроксидах – с U, Mn, в гидросульфатах – с Cu.

Генеральные средние содержания Ca в породах подсчитаны А. А. Беусом (1976) в результате статистической обработки аналитического материала по всем изученным регионам земного шара (%): ультрабазиты – 3,4, базиты – 7,3, средние породы – 4,6, гранодиориты – 2,4, граниты – 1,12. Низкие количества Ca характерны для терригенных пород (1,1-2,40%), причем его содержание зависит от величины примеси карбонатной составляющей. В глубоководных глинистых океанических осадках содержание CaCO<sub>3</sub> достигает 10%.

В атмосферном воздухе среднее содержание Са над Южным полюсом не превышает 0,5 нг/м<sup>3</sup>, в крупных городах зарубежья оно составляет ~600 нг/м<sup>3</sup>, Сибири – 400 нг/м<sup>3</sup>. В дождевой воде его содержание равно 0,4-3,8 мг/л. Средний модуль выпадения кальция с атмосферными осадками для СССР 1,37 т/км<sup>2</sup> в год.

В гидросфере Са является легкоподвижным элементом со средним содержанием в океанической воде 4,13-10,2%, в речной 1,5-10,3%. Содержание Са в водах регулируется в основном ее соленостью, температурой и концентрацией CO<sub>2</sub> – при уменьшении последней оно снижается за счет образования СаСО<sub>3</sub>. Поверхностные воды при равновесии с атмосферным CO<sub>2</sub> могут иметь содержание Са 20-30 мг/л, увеличивающееся до 40-50 мг/л при более высокой концентрации CO<sub>2</sub>. Содержание иона Са<sup>2+</sup> (%) в морской воде увеличивается по мере увеличения солености (‰): 0,118% – 10‰; 0,236 – 20; 0,354 – 30; 0,472 – 40.

Кальций является ведущим компонентом во всех гидрохимических типах природных вод гидрокарбонатных, сульфатных и хлоридных, среди которых выделяется кальциевая группа. В реках содержание Са колеблется в широких пределах – 6,2-186 мг/л в гидрокарбонатных водах и 3-402 мг/л в сульфатных и гидрокарбонатно-сульфатных водах. Озерные воды также постоянно содержат Са: пресные – от 2,0 до 54 мг/л, соленые – от следов до 2823 мг/л.

Кларк Са в почвах 1,37%, а средние содержания в разных типах почв и районах колеблются в широких пределах и зависят от химического и гранулометрического состава почв и почвообразующих пород. Самыми богатыми Са являются почвы на карбонатных породах и могут содержать >3% Са. Например, в карбонатных сероземах и светло-каштановых почвах содержание СаО может достигать 11,5%, в карбонатных черноземах – 9,38-11,68%. Содержание Са увеличивается в горизонтах В и С (от 1-1,8 до 9-11%) по сравнению с А (от 0,9 до 5-8%).

Кальций обеспечивает физические и химические свойства почв: определяет величину рН, нейтрализуя почвы, снижает токсичность ионов Н<sup>+</sup> и Al<sup>3+</sup>, способствует созданию прочной структуры, улучшающей водно-воздушный и тепловой режимы. Почвы богаты кальцием, как правило, сухие и теплые.

Большое количество Са (от 7 до 515 кг/га) теряются при эрозии почв, что значительно снижает урожайность. В агрохимии широко применяется искусственное известкование кислых почв и рекультивация почв. Значительное количество Са вносится в почвы с некоторыми фосфоритовыми удобрениями, сапропелями, золами углей и горючих сланцев. Характерно взаимодействие Са со многими минеральными компонентами почв – Zn, Cu, Sr, Ba, TR, F и др.

Растения усваивают кальций гипса, известковых пород, обменный кальций коллоидов. Среднее содержание Са в наземных растениях, по В. Шоу (1960) и И. Бове (1966), в 2 раза выше, чем в морских и на порядок ниже, чем в бактериях (табл. 13). Кларк Са в золе растений – 3%. Между потребностью растений в Са и их распространением на почвах с различным его содержанием нет прямой связи. Многие виды поглощают Са больше, чем нуждаются в нем. Излишки при этом переводятся в нерастворимые соли – особенно оксалаты Са (рис. 59). Следует отметить, что избышек Са намного вреднее его недостатка.

Таблица 13. Среднее содержание азота, фосфора, калия и кальция в живых организмах, % на сухое вещество (Базилевич, 1971; Кабата-Пендиас, 1990; Добровольский, 1998)

Элемент	Растения		Бактерии	Планктон			Животные	
	Наземные	Морские		Тотальный	Фито-	Зоо-	Наземные	Морские
N	1,5	3,0	9,6	8,7	4,5	9,2	7,5	10,0
P	0,12	0,35	0,6-3,0	0,8	0,9	1,0	1,7-4,4	0,4-1,8
K	0,014	0,05	-	1,0	1,2	1,0	0,0074	0,3
Ca	0,18	0,10	0,51	1,9	0,45	2,0	0,02-8,5	0,15-2,0

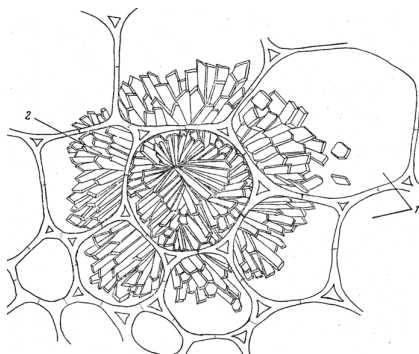


Рис. 59. Друзы оксалатов кальция в клетках растений (по Н.С. Петруниной, 1974)

В живых организмах Са может оказывать как синергический, так и антагонистический эффект. Са относится к основным элементам, проявляющим антагонизм поглощения и метаболизма многих микроэлементов. В то же время, и для антагонистических пар элементов иногда наблюдаются синергическое действие. Так, например, А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас отмечают неоднозначность взаимодействия в растениях Са с Cu, Mn, Zn, что связано, по их мнению, со специфическими реакциями у отдельных генотипов и видов растений (табл. 14).

Таблица 14. Взаимодействие между макро- и микроэлементами в растениях (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989)

Макроэлемент	Антагонизм	Синергизм
Ca	Al B Ba Be Cd Co Cr Cs Cu F Fe Li	Cu Mn Zn
Mg	Al Be Ba Cr Mn F Zn Ni* Co* Fe*	Al Zn
P	Al As B Be Cd Cr Cu F Fe Hg Mo Mn Ni Pb Rb Se Sr Zn	Al B Cu Fe Mo Mn Zn
K	Al B Hg Cd Cr F Mo Mn Rb	
S	As Ba Fe Mo Pb Se	F** Fe
N	B F Cu	B Cu Fe Mo
Cl	B I	

\* – микроорганизмы, \*\* – совместное действие вызывает существенное повреждение.

Приуроченность растений к почвам различной степени известковости хорошо изучена в природе. Выделяются следующие экологические группы растений по отношению к кальцию.

1. *Кальций-постоянные* виды – виды растений карбонатных почв, произрастающие на почвах с содержанием карбонатов более 3% (рис. 60). К этой группе относятся венерин башмачок *Cypripedium calceolus*, тас-биюргун *Nanophyton erinaceum*, ежовник меловой *Anabasis cretacea*, сеслерия голубая *Sesleria coerulea*, язвенник обыкновенный *Anthyllis polyphylla*, мордовник обыкновенный *Echinops ritro* и другие.



Рис. 60. Общий вид известнякового массива на о. Сицилия. На переднем плане – кальцефил астраканта *Astracantha nebrodensis* (фото автора)

2. *Кальцефилы* – известколюбы, предпочитающие почвы богатые кальцием. К ним относятся ветреница лесная *Anemone sylvestris*, желтушник левкойный *Erysimum cheiranthoides*, горичник олений *Peucedanum cervaria*, бук *Fagus sylvatica*, ясень *Fraxinus excelsior* и другие.

3. *Кальцефобы* - виды, избегающие известь. Избыток кальция для них вреден и приводит к нарушению нормальных процессов жизнедеятельности. К числу таких видов относятся

щавелек малый *Rumex acetosella*, белоус *Nardus stricta*, вереск обыкновенный *Calluna vulgaris*, черника *Vaccinium myrtillus*, а также сфагновые мхи р. *Sphagnum* - *S. fimbriatum*, *S. subsecundum*, *S. girgensohnii*, *S. squarrosum*, кукушкин лен *Polytrichum commune*

4. *Безразличные* к содержанию Са. Пулавка красильная (почвы без кальция - до 32% Са) Отличительными чертами кальцефитов служат высокая потребность в Са, толерантность к избытку Са и бикарбонатов, низкая потребность в Fe и повышенная чувствительность к токсичности Al.

Согласно закону предвращения В.В. Алехина известняки являются проводниками южной флоры на север. Так, например, неморальные виды сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria*, копытень европейский *Asarum europaea*, медуница неясная *Pulmonaria obscura* и др. в средней и южной тайге встречаются только на богатых почвах карбонатных массивов, в то время как в зоне широколиственных лесов они имеют повсеместное распространение, не связанное с известняками.

*Кальцефобы* толеранты к воздействию Fe, Mn, Al. При пересадке кальцефоба на известковую почву появляются признаки голодания по Fe – хлороз, наиболее часто встречающаяся реакция растений на нарушение минерального питания. Он обусловлен нарушением фотосинтетической деятельности при недостатке Fe. Часто в этих условиях у растений возникает известковый хлороз – нарушение соотношения в организме Fe и Са. Недосток Са у растений вызывает задержку роста листьев, появление жёлто-зелёных пятен, после чего наблюдается их побурение и отмирание.

Отличительными чертами *кальцефитов* является их высокая потребность в Са, а также толерантность (устойчивость) к избытку Са и бикарбонатов. Для этих растений характерна низкая потребность в Fe и повышенная чувствительность к токсичности Al.

В природе существует тесная взаимосвязь между приуроченностью растений к определённым кислотнo-щелочным условиям почв, величиной pH и содержанием Са в почвах. В целом можно сказать, что кальцефилы являются ацидофобами, а кальцефобы – ацидофилами. Вместе с тем, на серпентинитах, горных породах с низким содержанием Са и высоким значением pH, распространены базифильные виды, не являющиеся кальцефилами.

Точно разграничить кальцефилов и ацидофобов можно в условиях контролируемого эксперимента при внесении Са без изменения кислотности. Так, например, внесение гипса  $\text{CaSO}_4$  (без изменения кислотности) усиливает рост корней полевицы *Agrostis canina*. *Sphagnum* отмирает при внесении  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{BaCO}_3$ ,  $\text{MgCO}_3$ , но никак не реагирует на внесение гипса  $\text{CaSO}_4$ .

### 8.3.2. Азот

Азот, фосфор и калий относятся к типичным органогенам и играют важную роль в химических и биохимических процессах живых организмов. Они необходимы для формирования белков, играют важную роль в энергетических процессах.

*Азот* – важнейший элемент питания, необходимый для нормального развития живых организмов. Он входит в состав белков (до 16—18% их массы), нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, хлорофилла, гемоглобина, фосфатидов, алкалоидов. Соединения азота играют большую роль в процессах фотосинтеза, обмена веществ, образования новых клеток. В формировании почвенного покрова и плодородия экосистем, в повышении продуктивности земледелия и улучшении белкового питания человека азот столь же незаменим, как углерод.

Азот является одним из широко распространенных химических элементов. В природе поставщиками азота являются земная кора, магма, вулканическая деятельность. Основным бассейном, где содержится азот в молекулярной форме, служит атмосфера. Содержание в ней  $N_2$  по объему составляет 78,08%, а по массе – 75,50%. Он относится к «инертной» части атмосферы, постоянно поступая с вулканическими газами и при биологическом круговороте. Содержание  $N_2$ , например, в газах гавайских вулканов составляет 5,7%, а в азотных фумаролах Везувия – 98%. Считается, что в целом в атмосфере находится  $(6-4) \cdot 10^{15}$  т азота. В осадочных породах земной коры, сформировавшихся при участии биологических факторов, накопилось около  $6 \cdot 10^{10}$  т азота, а в Мировом океане – до  $2 \cdot 10^{13}$  т. Биомасса суши содержит  $1 \cdot 10^{10}$  т азота, тогда как его запасы в биомассе океана достигают  $2 \cdot 10^{11}$  т.

В биосфере азот присутствует в газообразной форме ( $N_2$ ,  $NH_3$ ,  $NO$ ,  $NO_2$ ), в виде соединений азотной и азотистой кислот (нитраты и нитриты), солей аммония, а также входит в состав разнообразных органических соединений. В атмосфере оксиды азота активно участвуют в фотохимических реакциях, продуцируя озон и азотную кислоту. Одной из основных форм круговорота азота в биосфере и источником питания во всех звеньях трофической цепи являются белки. На долю растений приходится до 80% общего биосинтеза белков. Животные белки составляют 15%, рыб – 5%. Являясь одним из основных биогенных компонентов, азот определяет развитие растений на всех этапах. В биоценозах на долю минеральных соединений азота приходится не более 1-10%.

Молекулярный азот не доступен растениям, поглощение идет в форме  $NH_4^+$ ,  $NO_2^-$ ,  $NO_3^-$ . Главным источником азота в почве является гумус. Планетарные запасы азота в почвенном гумусе составляют  $6 \cdot 10^{10}$  т, однако, он находится в недоступной для растений форме и непосредственно для их питания не используется. Азот гумуса переходит в

растворимые и доступные формы лишь постепенно, в результате ряда сложных и длительных микробиологических превращений – несимбиотической и симбиотической фиксации. *Несимбиотическая фиксация* – усвоение газообразных соединений азота свободноживущими микроорганизмами. *Симбиотическая фиксация* – фиксация газообразных соединений азота микроорганизмами, поселяющимися на корнях растений, и находящихся в симбиозе.

Азот поступает в почву с атмосферными осадками в виде  $\text{NH}_3$  и  $\text{NO}_3^-$ . Другим естественным источником азота является его фиксация свободноживущими микроорганизмами и клубеньковыми бактериями, а также появление соединений азота при разложении растительных и животных остатков. Фиксация азота происходит, главным образом, биогенным путем: 30-40 млн. т составляет несимбиотическая и симбиотическая фиксация микроорганизмами суши и 30-40 млн. т – морская. Около 10 млн. т приходится на образование соединений азота в атмосфере.

Органические остатки гумифицируются и аммонифицируются. Ион  $\text{nh}_4$  усваивается растениями, вовлекается в процессы гумификации, частично вымывается или фиксируется, а также подвергается нитрификации. Нитрат-ион частично вымывается, поглощается растениями, подвергается денитрификации, замыкая биогеохимический цикл азота.

Важнейшими процессами, обуславливающими баланс азота в биоценозе, являются аммонификация, нитрификация и денитрификация.

**Аммонификация** — процесс разложения органических веществ, протекающий с участием специфических аммонифицирующих микроорганизмов и ведущий к образованию  $\text{NH}_3$  или  $\text{NH}_4^+$ . Ион аммония может быть выщелочен или поглощен в почвенном комплексе или необменно фиксирован трехслойными глинистыми минералами с расширяющейся решеткой. Содержание фиксированного аммония в почвах меняется от 1-2 до 10-12 мэкв/100 г почвы. Аммонификация – первая стадия минерализации азотсодержащих органических соединений.

Следующей стадией является **нитрификация**: окисление аммиака (аммония) до нитритов и нитратов. Этот процесс протекает в два этапа:

- 1) окисление  $\text{NH}_3 \rightarrow \text{HNO}_2$  через гидросиламин  $\text{NH}_2\text{OH}$  и гипонитриты (соли азотноватистой кислоты  $\text{HO}-\text{N}=\text{N}-\text{OH}$ ) при участии бактерий *nitrosomonas*.
- 2) окисление  $\text{N}^{3+}$  до  $\text{N}^{5+}$  при участии бактерий *Nitrobacter*.

Нитрификация протекает в почвах в окислительных условиях при величине окислительно-восстановительного потенциала  $E_h$  около 0,4-0,5 в.

**Денитрификация** осуществляется биологическим путем с помощью бактерий – денитрификаторов *Pseudomonas*, *Micrococcus*. В процессе денитрификации осуществляются следующие реакции:  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2 \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ .

Денитрификация наиболее интенсивно проходит в плохо дренированных почвах. Этот процесс, протекающий в корнеобитаемом слое, снижает обеспеченность растений азотом. Газообразные потери азота отмечаются не только в форме  $\text{N}_2$ , но и в виде ряда оксидов азота. Ежедневная эмиссия  $\text{N}_2\text{O}$  из почвы в атмосферу может составлять величину от следовых количеств до 2-5 мг/м<sup>2</sup>, причем эмиссия увеличивается во влажные, дождевые периоды при теплой погоде. Общие потери азота за счет денитрификации только в пахотных почвах насчитывают 1,5 млн. т.

Живое вещество в среднем, по А.И. Перельману, содержит ~ 0,3% азота (1-3% в расчете на сухое вещество растений). По Н.И. Базилевич в 1971 г. для СССР содержание в фитомассе было следующим (%): гумидные полярные области – 0,7; бореальные, суббореальные и субтропические – 0,4; суббореальные семиаридные – 1, аридные – 1,1, субтропические семиаридные – 0,7. В растениях содержание N в 3-5 раз меньше, чем в животных и бактериях (табл. 13). В природных условиях по отношению к азоту выделяют две основные группы растений: *нитрофилы* и *нитрофобы*.

Нитрофилы (от греч. nitro - селитра и phyton - любить) - организмы, предпочитающие существовать в почве или воде с повышенным содержанием нитратов

Нитрофобы – растения, избегающие почв с повышенным содержанием азота Нитрофилами являются многие сельскохозяйственные культуры – огурец *Cucumis sativa*, пшеница *Triticum vulgare*, табак *Nicotiana tabacum*, малина *Rubus idaeus* и др. В сухой биомассе содержание  $\text{NO}_3$  в них может достигать 16%.

Облигатные нитрофилы произрастают только на почвах, обогащенных азотом и содержащих более 0,01%  $\text{NO}_2$ . К ним относятся крапива двудомная *Urtica dioica*, хмель *Humulus lupulus*, бузина черная *Sambucus nigra*, адокса мускусная *Adoxa moschatellina*, смородина черная *Ribes nigra* и другие. В сухой биомассе содержание  $\text{NO}_3$  в них может достигать 16%. Наибольшее количество азота свойственно злакам сухих жарких областей. Л.Е. Родин с соавторами установили, что для тундры, тайги, субтропических лесов, некоторых пустынь N в живом веществе преобладает над Ca, Si, K, Cl.

При недостатке N растения-нитрофилы испытывают азотное голодание, которое проявляется в обесцвечивании и уменьшении размеров листьев, угнетении роста, снижении общей продуктивности, задержке развития репродуктивных органов и т.д. К числу растений, требующих высокое содержание азота в почвах, относятся иван-чай *Chamaenerion angustifolium* и малина *Rubus idaeus*. Нитрофилами являются также чистотел



большой *Chelidonium majus*, попой *Calystegia sepium*, черемуха *Padus avium* и другие. К нитрофобам относятся белоус *Nardus stricta*, луговик извилистый *Lerchenfeldia flexuosa*, шавелек малый *Rumex acetosella* и т.д.

Дефицит азота (белковых соединений, 16-18% N) характерен для живых организмов большинства ландшафтов. Распределение азота в пищевых растениях неоднородно; в картофеле, огурцах и кабачках азотом обогащен верхний слой, в капусте – кочерыжка и верхние листья, в моркови – сердцевина (табл. 15).

Таблица 15. Содержание нитратов (NO<sub>3</sub>) в различных органах некоторых растений, мг/кг сырого вещества (Соколов, Бубнова, 1989)

Растение	Орган	Содержание	Растение	Орган	Содержание
Свекла столовая	Лист	1300-2000	Укроп	Лист	40-400
	Корнеплод	220-3000		Черешок	800-1600
Морковь	Лист	600-1500		Картофель	Стебель
	Корнеплод	10-1200	Корень		1300-1600
	Черешок	1700-3000	Лист		20-400
Петрушка	Лист	1300-1900	Стебель		40-1100
	Черешок	1700-2600	Клубень	40-1000	
	Корнеплод	1700-5700			

В шкалах Элленберга (для западноевропейских луговых видов) «азотным числом» N1 обозначены виды, обычно встречающиеся на бедных азотом почвах (клевер ползучий *Trifolium repens*, смолевка вздутая *Silène inflata*), N5 — ярко выраженные азотолюбы (виды рода марь—*Chenopodium*, крапива жгучая — *Urtica urens*). Ступени N2—N4 включают переходы между этими крайностями, N0 означает виды, безразличные к содержанию азота (например, овсяг — *Avena fatua*).

При недостатке N растения-нитрофилы испытывают азотное голодание, которое проявляется в обесцвечивании и уменьшении размеров листьев, угнетении роста, снижении общей продуктивности, задержке развития репродуктивных органов и т.д. Недостаток азота вызывает морфологические изменения, сходные с ксероморфозом – *пейноморфоз*. В общем виде можно сказать, что недостаток азота вызывает суккулентность, снижает зимостойкость. Одной из форм приспособления растений к недостатку азота является переход к плотоядному образу жизни. Примером могут служить растения-хищники, такие как непентес или кувшинчик *Nepenthes*. Избыток азота увеличивает надземную фитомассу, снижает плодovitость.

В связи с загрязнением окружающей среды азотными соединениями при избыточном внесении азотных удобрений, азотсодержащими стоками и выбросами серьезно встал вопрос об их токсичном воздействии на живые организмы. Наибольший

интерес в этом отношении представляют закономерности миграции нитратов, нитритов и аммонийных солей в природных средах. Максимальное поглощение нитратов происходит при pH = 4,6-6,0. Повышенное накопление их в растениях связано также с недостатком влаги, высокой температурой, низкой освещенностью, обработкой растений гербицидами, несбалансированностью минерального питания (N, K, S, Ca, Mg и др.).

С другой стороны, высокий уровень нитратов в растениях в засушливые периоды можно снизить поливами. Снижение концентрации нитратов связано также с увеличением освещенности. При длительном вымачивании и отваривании количество нитратов снижается – от 20 до 80%.

Таблица 16. Предельно-допустимые уровни содержания нитратов в овощной продукции (Санитарные правила и нормы СанПиН 2.3.2.560-96)

Растение	Содержание NO <sub>3</sub> <sup>-1</sup> , мг/кг сырой массы	Растение	Содержание NO <sub>3</sub> <sup>-1</sup> , мг/кг сырой массы	
Картофель	250	Листовые овощи (салаты, шпинат, шавель, капуста салатных сортов, поставляемые по госзакупкам до 1 июня, петрушка, сельдерей, кинза, укроп и т.д.)	2000	
Капуста белокочанная: - ранняя (до 1 сентября) - поздняя	900		Перец сладкий	200
	500			
Морковь: - ранняя (до 1 сентября) - поздняя	400		- защищенный грунт	400
	250			
Томаты - защищенный грунт	150 300	Кабачки	400	
Огурцы - защищенный грунт	150 400	Арбузы	60	
		Дыни	90	
Свекла столовая	1400	Лук-перо	600	
Лук репчатый	80	- защищенный грунт	800	

Превращение естественного биологического цикла азота в агрогеохимический в идеале должно проводить к улучшению азотного режима сельскохозяйственных угодий и увеличению их продуктивности. Однако негативным моментом в этом процессе является повышение концентраций аммонийного и нитратного азота до токсичных уровней, что приводит к специфическим заболеваниям типа мет-гемоглобинемии людей и животных, либо к массовым отравлениям. При взаимодействии нитритов и аминов в живых организмах образуются нитрозамины, являющиеся канцерогенами и способные вызывать нарушения хромосомного аппарата и наследственные уродства. По рекомендации ФАО, ПДК нитратов для человека не должны превышать 500 мг N – NO<sub>3</sub><sup>-1</sup> в день. ВОЗ допускает содержание нитратов в продуктах до 300 мг/кг сырого вещества. В ФРГ принятые ПДК для нитратов составляют 250 мг/кг сырого вещества. Некоторые растительные виды способны накапливать значительное количество нитратов, например семейства

амарантовые *Amarantaceae*, маревые *Chenopodiaceae*, крестоцветные *Brassicaceae*, сложноцветные *Asteraceae*, злаковые *Poaceae*, пасленовые *Solanaceae* (табл. 16).

Как правило, максимальное содержание нитратов обнаруживают в продукции, выращенной на приусадебных участках и арендуемых полях и огородах, где внесение удобрений осуществляется без соблюдения рекомендуемых норм. Массовый контроль растениеводческой продукции во многих случаях обнаруживает, что содержание нитратов в товарной части урожая существенно превышает установленные ПДУ (табл. 16).

### 8.3.3. Фосфор

*Фосфор* является широко распространенным химическим элементом, образующим 239 различных минералов. Он входит в состав выплавленного вещества земной коры, суммарная масса элемента в гранитном слое литосферы равна  $6,33 \cdot 10^{15}$  т. Среднее содержание фосфора в земной коре достигает 0,09 %, причем его водная и воздушная миграция относительно невысоки. Кларк биосферы – 0,05%. Несмотря на значительное разнообразие минеральных и органических соединений фосфора, в природе в виде минералов встречаются, практически, только производные ортофосфорной кислоты - ортофосфаты, и до 95% всех природных фосфатов составляют фосфаты кальция. Большая часть соединений представлена разновидностями апатита, преимущественно фторапатитом  $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{F}_2$ .

По данным А.П. Виноградова (1957) среднее содержание фосфора в почвах составляет 0,08%. Количество его сильно варьируется в зависимости от типа почв, их механического состава, характера почвообразующей породы и т.д. Самое высокое оно в красноземе под густым рододендровым сообществом – 0,3%.

В почвах различают следующие группы соединений фосфора: 1) гидроксилapatит и фторапатит, малорастворимые в слабощелочной и нейтральной среде, но подвижные в кислой; 2) фосфаты полуторных оксидов, малорастворимые при низких значениях pH; 3) фосфаты щелочей, моно- и дикальциевые (магниевые) фосфаты, растворимые, подвижные и доступные растениям; 4) полифосфаты, активизирующие деятельность микроорганизмов, способствующие повышению растворимости органических веществ и соединений ряда элементов в почвах (Ca, Mn, Zn, Al, Fe).

В составе органической части почвы соединения фосфора представлены фосфолипидами – около 1% органического P, инозитолфосфатами и нуклеиновыми кислотами – 2-3% органического P, фосфопротеинами, сахарофосфатами, фосфорилированными карбоновыми кислотами. До 60% органического фосфора представлено инозитолфосфатами. Реагируя с фосфатами, он дает различной степени

замещения соединения вплоть до гексазамещенных. Значительную роль в составе органического вещества почв играет фосфор гумусовых веществ – гуминовых кислот, фульвокислот. В составе гуминовых кислот содержится от 2-3 до 50-80% всего органического фосфора почвы. Ортофосфаты могут быть связаны с органическими веществами через катионные мостики – Fe, Al, Ca. На долю органических соединений фосфора в почвах приходится от 10-20 до 70-80% всех запасов фосфора (табл. 17), поэтому органические соединения являются значительным резервом обеспечения растений фосфором.

К природным источникам фосфора относятся изверженные магматические породы (габбро, андезиты, сиениты), при выветривании которых фосфор поступает в биосферу, а также осадочные породы типа апатитов, фосфоритов желваковых и конкреционных, вивианита, вевелита. Кроме того, фосфор поступает в биосферу с космической пылью и метеоритами.

Фосфор является одним из главных биофильных и биогенных элементов. В биосфере он играет важную роль, участвуя в синтезе белков. А.Е. Ферсман назвал его «элементом жизни и мысли». Экзотермическая реакция аденозинтрифосфата с фотосинтезированными углеводами обеспечивает энергией последующие биохимические реакции. Фосфор представляет собой один из основных компонентов нуклеиновых кислот, клеточных мембран, систем переноса энергии, костной ткани и дентина. Он входит в состав нуклеопротеидов, сахаро-фосфатов, фосфатидов, фитина и других соединений. Фосфор активно участвует в процессах обмена веществ и синтеза белка, определяет энергетiku клетки, активно влияет на рост растений, концентрируясь в семенах и точках роста. Средние содержания его в живых организмах изменяются от 0,12% до 4,4%.

Таблица 17. Содержание фосфора и калия в гумусовых горизонтах почв (Гинзбург, 1956; Кудрин, 1990).

Почвы	Содержание К, %	Содержание P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , мг/100 г почвы		
		валового	органического	% органического от валового
Дерново-подзолистые супесчаные и легкосуглинистые	0,33-1,81	105	27	25,7
Дерново-подзолистые суглинистые	2,04	117	32	27,4
Серые лесные	1,6	148	66	44,6
Черноземы выщелоченные	1,38	198	142	71,7
Черноземы типичные	1,32	172	79	45,9
Каштановые	1,58	149	34	22,8
Сероземы	1,8	146	20	13,7
Субтропические почвы	0,23	113	42	37,2

Растения поглощают фосфор из почвы или воды в виде фосфат-иона ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). На доступность фосфора растениям оказывают влияние многие факторы среды. При обилии растворенного кислорода он легко образует нерастворимые соединения, которые осаждаются, тем самым изымая фосфор из фонда доступных биогенных элементов. Отсюда фосфор возвращается в биологический круговорот очень медленно – либо в результате эрозии, либо при искусственном удобрении почвы или в составе бытовых сточных вод. Большое влияние на подвижность фосфора оказывает кислотность раствора. В щелочной среде фосфат-ионы легко соединяются с натрием или кальцием, образуя нерастворимые соединения, но в кислой среде фосфат превращается в хорошо растворимую фосфорную кислоту.

Считается, что недостаток фосфора ограничивает продуктивность растений во многих водных местообитаниях и что поступление его в реки и озера со сточными водами (особенно в виде фосфорсодержащих детергентов) и с поверхностным стоком с удобряемых полей стимулирует повышение продуктивности водных местообитаний до нежелательного уровня. Недостаток фосфора замедляет рост, ингибирует переход к цветению. Условиях недостаточного питания фосфором растения подвержены грибковым заболеваниям. Листья становятся серо-зелёными, тёмно-зелёными, со временем на них появляются фиолетовые или бурые пятна. На старых листьях появляются симптомы недостатка азота (без фосфора растение не может использовать азот для синтеза органических веществ). Симптомы избытка фосфора на практике не наблюдались, потому что растение неспособно усваивать его в большем количестве, чем это необходимо

#### ***8.3.4. Магний***

Магний (Mg) выполняет важную роль в процессе фотосинтеза. Является важной составной частью хлорофилла. Так, в хлорофилле содержится 15-20% всего магния растения. При дефиците Mg замедляется рост и цветение растения. На листьях появляются пятна, которые со временем охватывают весь лист, листья становятся бледными, желтоватыми, появляется межжилковый хлороз, некроз.

В первую очередь признаки дефицита проявляются на старых листках. Избыток Mg проявляется в отмирании корней. При этом растения перестают усваивать кальций, что влечёт за собой появление признаков нехватки кальция.

#### ***8.3.5. Калий***

Калий является широко распространенным в земной коре и биосфере щелочным металлом. Кларк его в земной коре – 2,13%, в биосфере – 1,6%. Он относится к

биологически важным, жизненно необходимым, общетоксичным элементам. В настоящее время известно 222 минерала, из которых наиболее распространенными являются полевые шпаты (ортоклаз и др.), глауконит, слюды, гидрослюды, лейцит, полигалит, к-селитра, карналлит и др. Хлориды, нитраты и сульфаты служат промышленными источниками металла, а некоторые силикаты – нерудного агро- и полевощпатового сырья. Среди минералов к наиболее растворимы карналлит, каинит, сильвин. Минеральные ресурсы калия весьма значительны, по мнению В.В. Иванова (1994), они превышают 150 000 млн. Т, хотя во многих солеродных бассейнах отношение запасов калия к Na- и Mg-солям оценивается как 0,0п : 1. Один из главных элементов питания, калий не входит в состав органических веществ.

Калий поглощается растениями в виде иона  $K^+$ . Он является одним из важнейших биогенных элементов, стимулирующим рост и развитие живых тканей. К участвует в белковом и углеводном обмене в растениях. Высокое содержание калия в клеточном соке увеличивает тургор, защищает от увядания. Калий увеличивает стойкость растений к грибковым и вирусным заболеваниям.

#### 1. Активация деятельности ферментов:

В растении функционирование более 60 ферментов нуждается в участии калия.

Калий повышает активность амилазы (диастазы), сахаразы (инвертазы) и протеолитических ферментов. Вследствие этого повышается его роль в синтезе сахарозы, крахмала и белков, что приводит к получению высоких урожаев основных сельскохозяйственных культур и повышению их качества.

#### 2. Участие в процессе фотосинтеза:

Калий регулирует деятельность ферментов, контролирующих процесс фотосинтеза.

Зеленые листья, в которых содержится достаточное количество калия, способны ассимилировать  $CO_2$  в два раза больше, чем листья с низким содержанием калия. Калий способствует лучшему использованию железа при синтезе хлорофилла. Это особенно заметно при недостатке усвояемого железа в почве или в питательной среде.

#### 3. Регуляция транспорта веществ в тканях растения:

Калий регулирует процесс транспорта веществ из места синтеза в запасающие органы.

Транспорт тем эффективней, чем лучше растение снабжено калием.

#### 4. Участие в углеводном и белковом обмене.

Калий не только увеличивает содержание углеводов, но и изменяет соотношение между разными группами, способствуя переходу моносахаридов в сахарозу. При достаточном содержании калия в клетках растений улучшается процесс ассимиляции азота

#### 5. Влияние на окислительно-восстановительные процессы.

Эта роль калия зависит от формы азота, которым питаются растения. При увеличении концентрации калия на фоне нитратов содержание органических кислот уменьшается, а на фоне аммиачного азота имеется тенденция к их увеличению.

#### 6. Регуляция водного баланса растений.

Растения, в которых содержится достаточное количество калия, способны эффективнее использовать почвенную влагу по сравнению с растениями с дефицитом калия.

При нормальном содержании калия в растении для получения хорошего урожая требуется меньшее количество влаги.

#### 7. Повышение стрессоустойчивости растений по отношению к холоду, засухам, пестицидам и болезням.

Калий увеличивает холодостойкость озимых культур и многолетних трав. Питание растений калием оказывает влияние на качество продукции при ее хранении. Известно, что загнивание корней многих растений при зимнем хранении увеличивается при недостаточном питании растений калием. При голодании калием сахарная свекла загнивает даже на корню (в поле).

При недостатке калия цветки не образуются или они мельче, чем могли бы быть. Появляется сине-зелёная окраска листьев, или же они желтеют после чего бурют и опадают. Пожелтение начинается с кончика листа. Иногда на листе появляется светлая кайма. Рост растения замедляется.

При избытке калия в почве наблюдается кальциевое и магниевое голодание растений.

### ***8.3.6. Сера***

Сера входит в состав почти всех белков, поскольку ряд аминокислот содержит серу. Недостаток серы в растениях замедляет синтез белков. Растения отстают в росте. Признаки недостатка серы похожи на признаки азотного голодания, но сера малоподвижна, и признаки ее недостатка проявляются на молодых листьях. Листья желтеют, но почти не опадают. Вследствие накопления антоцианов листья приобретают красную, бордовую или фиолетовую окраску.

При избытке серы листья желтеют, их края скручиваются вовнутрь.

#### 8.4. Особенности растений засоленных почв

Почти четвертая часть почв земного шара засолена в той или иной степени. Незасоленные почвы содержат менее 0,25% солей; слабосоленчаковатая – содержит более 0,25% в нижних горизонтах (80-150 см); солончаковатая – на глубине 30-80 см; солончаковая – на глубине 5-30 см. По составу солей различают: сульфатно-содовое, хлоридно-сульфатное, сульфатно-хлоридное, хлоридное засоления.

Засоленные почвы характеризуются особенными физико-химическими свойствами и являются токсичными для большинства живых организмов. В процессе развития выделились группы организмов, способные переносить избыточное содержание легкорастворимых солей в подстилающем субстрате. На засоленных землях формируются характерные экосистемы с развитием солеустойчивых видов. В биоиндикации широко развит раздел галоиндикации, изучающий возможности оценки интенсивности, качественного солевого состава, характера и других особенностей засоленных почв.

П.А. Генкель (1954) выделил следующие экологические группы растений по отношению к засолению:

*Галофиты* (галофилы) – растения засоленных местообитаний, легко приспособляющиеся в процессе своего индивидуального развития к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию ряда анатомо-морфологических особенностей. Среди них выделяются эугалофиты и криногалофиты. *Эугалофиты* – типичные солянки, соленакапливающие растения. К ним относятся виды родов *Salicornia*, *Suaeda*, *Petrossimonia*, *Salsola*. Они могут содержать до 10% и более солей, что вызывает увеличение осмотического давления клеточного сока.

*Криногалофиты* - солевыделяющие растения: виды родов *Tamarix*, *Frankenia*, *Limonium*. Среди них выделяют растения *кумуляционного* типа – возможно накопление солей при нарушении солевыделения и *регуляторного* типа – увеличение концентрации солей в тканях существенно не возрастает даже при отсутствии их выделения (связывание солей происходит органическими веществами протопласта).

*Гликогалофиты* (*гликофиты*) – соленепроницаемые растения, произрастающие на засоленных почвах, но не накапливающие легкорастворимых солей в тканях. К ним относятся виды родов *Artemisia*, *Elaeagnus*.

*Галофобы* (гликофиты) - виды растений, избегающие засоленных почв.

Группа галофитов неоднородна по устойчивости к составу и концентрации легкорастворимых солей в почвах. По степени солеустойчивости выделяются:

*олигогалофиты* - растущие при малых содержаниях солей в почве,

*мезогалофиты* - довольствуются средним содержанием солей,



эугалофиты - настоящие галофиты.

Кроме того, выделяют факультативные и облигатные галофиты, эвригалинные и стеногалинные виды, способные произрастать в условиях широкой или узкой амплитуды концентрации солей и переносить различное по составу засоление или приуроченные к конкретному виду засоления.

Большинство галофитов принадлежит к очень ограниченному перечню семейств. Все они практически относятся к маревым *Chenopodiaceae*, свинчатковым *Plumboginaceae*, франкенневым *Frankeniaceae*, тамариковым *Tamarixaceae*. Анатомо-морфологические и физиологические приспособления, выработанные для снижения токсичного воздействия легкорастворимых солей, привели к образованию особого облика этих растений. Он получил название галоморфное строение. *Галоморфное строение* включает (рис. 61):

1. Суккулентность, отличную от ксерофитов.
2. Увеличение размера клеток.
3. Высокое осмотическое давление клеточного сока.
4. Связывание солей в составе органических соединений безвредных организму.
5. Быстрый рост, способствующий увеличению солеемкости.

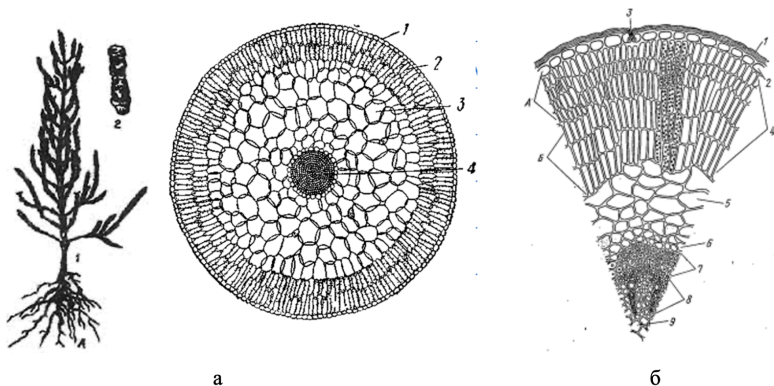


Рис. 61. Анатомо-морфологическое строение галофитов:

(а) – солерос *Salicornia europaea* (по А. П. Шенникову, 1950): А – целое растение; 2 – веточка в увеличенном виде; Б – анатомическая строение ветки солероса: 1 – тонкий голый эпидермис, 2 – палисадная ткань, 3 – крупноклеточная паренхима, 4 – проводящий пучок.

(б) – стебель поташника каспийского *Kalidium caspicum*, сросшийся вплотную с листом (стебель–лист): 1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – устьице, 4 – многослойная хлоренхима (А мелкоклеточная, возможно листового происхождения, Б – крупноклеточная, вероятно стеблевого происхождения), 5 – коровая паренхима, 6 – перецикл, 7 – механические волокна, 8 – проводящие элементы, 9 – сердцевинная паренхима

Для многих галофитов повышенная концентрация солей в почве — необходимый и благоприятный фактор. Опыты культуры солероса и морского подорожника *Plantago salsa* на разных почвенных растворах показали, что для их роста оптимальна концентрация поваренной соли 2—3%, в то время как при выращивании этих растений в пресной воде наблюдалось угнетение. Такой же «положительный солевой эффект» отмечен для сарсазана, лебеды и др. Он проявляется как у взрослых растений, так и у прорастающих семян.

В природных условиях существует приуроченность видов растений к почвам с определенным качественным составом засоления.

**Хлоридное засоление** – соотношение ионов  $Cl^{-1}:SO_4^{-2} = 2$ . На таких почвах произрастают солерос *Salicornia europaea* и сарсазан *Halocnemum strobilaceum*.

**Сульфатно-хлоридное** – соотношение ионов  $Cl^{-1}:SO_4^{-2} = 1-2$ . Здесь произрастают прибрежница *Aeluropus litoralis*, солянокососник каспийский *Halostachys capsica*.

**Хлоридно-сульфатное** – соотношение ионов  $Cl^{-1}:SO_4^{-2} = 0,2-1$ . На почвах с таким засолением поселяется полынь черная *Artemisia pauciflora*.

**Сульфатное** – соотношение ионов  $Cl^{-1}:SO_4^{-2} = 0,2-1$ . Для таких почв характерны грудница татарская *Galatella tatarica*, зрудница мохнатая *G. villosa*.

### 8.5. Влияние микроэлементов на рост и развитие растений

Под микроэлементами понимаются такие химические элементы, обязательные для растительных и живых организмов (по В.И. Вернадскому), содержание которых измеряется величинами порядка  $n \cdot 10^{-2} - 10^{-5}\%$ . Также их называют «следовые», «малые», «редкие», «рассеянные» (В.И. Вернадский, А.Е. Ферсман, В.М. Гольдшмидт, Ф.У. Кларк). Большинство микроэлементов выполняет в живых организмах функции инициаторов и активаторов биохимических процессов. В число микроэлементов входят и многие неметаллы. К микроэлементам относятся также тяжелые металлы, включающие более 40 химических (Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Ga, Ge, Mo, Cd, Sn, Sb, Te, W, Hg, Tl, Pb, Bi и т. д.) элементов периодической системы с атомными весами свыше 50 а.е.м.

Источник ТМ в почвах – горные породы, на продуктах выветривания которых, сформировался почвенный покров. ТМ относятся к рассеянным химическим элементам, содержащимся в горных породах в небольшом количестве. Однако и в этом случае уровень концентрации многих из них оказывается существенно неодинаковым. Об этом можно судить по данным А.П. Виноградова (1957) о среднем содержании их в земной коре (%): Cu – 0,01; Zn – 0,02; Ni – 0,01; Mn – 0,1; Pb – 0,0016; Co – 0,004; Fe – 5,1.

Химический состав горных пород разного происхождения существенно различается (табл. 18).

Таблица 18. Содержание некоторых ТМ в главных типах горных пород, мг/кг (Виноградов, 1957)

Типы горных пород	Cu	Zn	Ni	Mn	Pb	Co	Fe
<b>Магматические породы</b>							
Ультраосновные (дуниты, перидотиты, пироксениты)	10-40	40-60	1400-2000	850-1500	0,1-1,0	100-200	9,4-10,0
Основные (базальты, габбро)	60-120	80-120	130-160	1200-2000	3-8	35 - 50	5,6-8,7
Средние (диориты, сиениты)	15-80	40-100	5-55	500-1200	12-15	1-10	3,7-5,9
Кислые (граниты, гнейсы)	10-30	40-60	5-15	350-600	15-24	1-7	1,4-2,7
Кислые вулканические (риолиты, трахиты, дациты)	5-20	40-100	20	600-1200	10-20	15	2,6
<b>Осадочные породы</b>							
Глинистые осадки	40-60	80-120	40 - 90	400-800	20-40	14-20	3,3-4,7
Сланцы	40	80-120	50 - 70	500-850	18-25	11-20	4,3-4,8
Песчаники	5-30	15-30	5 - 20	100-500	5-10	0,1-10,0	0,1-3,0
Известняки, доломиты	2-10	10-25	7 - 20	200-1000	3-10	0,1-3,0	0,1-1,0

При выветривании коренных горных пород ТМ в значительной части сохраняются в рыхлых образованиях. Главными носителями ТМ становятся вторичные минералы, гидрооксиды и оксиды полуторных элементов, а формами присутствия: водорастворимая, обменная, окклюдированная  $R_2O_2$ , в кристаллической решетке вторичных минералов (изоморфное замещение) и в их межплоскостном пространстве, в первичных минералах.

Количество доступных растениям форм микроэлементов в почве зависит от многих факторов, среди которых: валовые запасы элементов, характер материнской породы, химический состав почвы и ее физико-химические свойства, в частности, содержание гумуса, емкость поглощения, реакция среды, карбонатность, механический состав и др.

Большинство ТМ подвижны в кислой среде. При нейтрализации растворов они образуют нерастворимые соединения, а в щелочных условиях растворимость их опять возрастает. Механический состав представляет собой один из важнейших факторов, от которого зависит обеспеченность почв подвижными формами ТМ. С увеличением процентного содержания фракции физической глины возрастает количество подвижных форм ТМ, что подтверждается многочисленными исследованиями. Необходимо иметь в

виду, что содержание в почве подвижных форм ТМ динамично в течение вегетации, связанной с возрастными изменениями растений в интенсивности поглощения химических элементов.

Химический состав растений зависит от состава почв, на которых они произрастают, но не повторяют его, т. к. растения избирательно поглощают необходимые им элементы в соответствии с физиологическими и биохимическими потребностями. Большинство ТМ необходимо живым организмам, в то же время, при высоких дозах они вызывают токсический эффект. Остановимся более подробно на наиболее биологически значимых ТМ.

**Железо** относится к мощным регуляторам геохимического поведения большинства металлов. Оно оказывает существенное влияние на распределение и, таким образом, косвенно влияет на возникновение различных эндемических и других заболеваний. В составе органических и неорганических соединений железо необходимо для осуществления окислительно-восстановительных реакций в растительном организме, которые проходят преимущественно при фотосинтезе и дыхании.

Пределы содержания Fe в растениях ограничены. Среднее его количество в золе наземных растений по Д.П. Малюге (1963), А.И. Перельману (1975) и Х. Кеннону (1960) меньше  $(2-6,7) \cdot 10^{-1}\%$ . Кларк по В.В. Добровольскому (1998) составляет 140 мг/кг сух.в-ва. Дефицит железа растения испытывают очень часто на нейтральных, щелочных и насыщенных кальцием почвах. При недостатке Fe на листьях появляется хлороз, при остром голодании листья обесцвечиваются (белеют). Чаще всего хлороз характерен для молодых листьев. При остром недостатке железа наступает гибель растения.

Нормативов для содержания Fe в пищевых продуктах нет. Концентрация его в растениях сильно зависит от климатических условий, в первую очередь от количества осадков, обычно обратно пропорционально их количеству (Беус и др., 1976). Чрезмерное содержание растворимого Fe может привести к токсичному воздействию на растения.

Для растений характерно различное содержание Fe в различных частях; по А.С. Долобовской (1975), например, в разных частях сосны его содержится (в мг/кг сухой массы): корни – 7171, ветви – 650, хвоя – 150-300, древесина – 5. При взаимодействии с большими количествами Mn, Co, Ni и Zn происходит значительное снижение передвижения и поглощения Fe растениями. Потребность домашних животных обычно удовлетворяется при содержании его в растениях от 50 до 100 мг/кг сухой массы. В съедобных частях различных овощей концентрации Fe довольно близки и составляют от 6 до 14 мг/кг сыр. в-ва (табл. 19).

**Бор** необходим для построения клеточных стенок на всех этапах развития растения, важен для нормального функционирования точек роста, следовательно, и роста самого растения. При недостатке бора на всех растениях наблюдается замедление роста стебля и корня, наблюдается хлороз молодых листочков, хлороз точки роста. При остром голодании точка роста отмирает.

**Марганец (Mn).** О биологическом значении Mn свидетельствуют повышенные его кларки в биосфере ( $4,4 \cdot 10^{-2}$ ) и биоте ( $n \cdot 10^{-3}$ ), тяготение к N-донорам в биологических системах, способность образовывать органоминеральные комплексы и относительно повышенные скорости лигандного обмена – выше, чем у многих высокотоксичных металлов. Считается, что Mn важен для дыхания и фотосинтеза. Он способствует утилизации CO<sub>2</sub> растениями, участвует при восстановлении нитратов, ассимиляции азота растениями и в других биохимических процессах. При недостатке марганца на растении мало листьев. На листьях можно увидеть хлоротическую пятнистость, переходящую в некроз, которая начинается с края листа. При избытке марганца в растении на жилках отчётливо виден межжилковый хлороз, со временем листья деформируются (сморщиваются) и опадают.

Распределение Mn в различных растениях, растущих на одних и тех же почвах, крайне неравномерно. Так, например, оно может изменяться от 30 мг/кг в люцерне *Medicago trunculata* до 500 мг/кг в люпине *Lupinus albus* или от 17 до 334 в злаках и от 25 до 119 мг/кг в клевере (Кабата-Пендиас, 1989). Критический уровень недостаточности Mn также различен для разных культур и в целом находится в пределах от 5 до 60 мг/кг сухой массы; токсичная концентрация составляет от 400 мг/кг сухой массы. Однако выделяются более устойчивые виды и генотипы. К концентраторам Mn, например, относятся багульник *Ledum decumbens* и карликовая березка *Betula nana*. По В.В. Поликарпочкину и Р.Т. Поликарпочкиной (1964), имеет значение количество осадков, с их увеличением – возрастает количество Mn (как и Fe). В.В. Ковальский (1974) отмечает недостаточное содержание Mn в 28% проб в лесостепной черноземной зоне.

В литературе приводятся различные показатели среднего содержания Mn в растениях. По данным, систематизированным А. Кабата-Пендиас и др. (1989), кларковые содержания в различных растительных культурах в мг/кг сухой массы: травы – 112, клевер – 67, пшеница – 395, овес – 74, рожь – 31. В.В. Добровольским (1983) подсчитаны кларковые содержания Mn в фитомассе континентов: 240 мг/кг сух. в-ва. По В. Шоу (1960), содержание Mn в континентальных растениях достигает 630 мг/кг сухой массы. Весьма существенно варьируются показатели концентрации Mn в пищевых продуктах.

Самое высокое – в листьях чая, несколько меньше в овощах (0,2-12,7 мг/кг, см. табл. 19) (Артошкин, 1984).

**Медь** - биологически незаменимый жизненно важный элемент, необходимый для растений. Являясь одним из наиболее биологически активных микроэлементов, она входит в ряд окисляющих ферментов и занимает второе место после железа в качестве катализатора окислительно-восстановительных процессов. Она оказывает положительное воздействие на фотосинтез растений, синтез белков, образование хлорофилла. Принимает участие в синтезе углеводов и белков, тем самым участвует в процессах дыхания и фотосинтеза. Входя в состав гормонов, она влияет на рост, развитие, воспроизводство, обмен, гемоглобирование и на активность лейкоцитов. В местах с недостаточным содержанием меди в почвах наблюдается заболевание сельскохозяйственных животных – анемия.

Важным свойством меди является то, что она повышает устойчивость растений к грибковым заболеваниям. По данным Х.Д. Чапмена (1981), культурные растения нормально развиваются при содержании Cu 1,1-41 мг/кг сух. в-ва. Нижний предел при явных проявлениях недостаточности составляет 0,7-10 и верхний 41-336 мг/кг при разных значениях для различных растений (Добровольский, 1983). Кларк меди по В.В. Добровольскому (1998) составляет 8 мг/кг сух. в-ва. Содержание меди в отечественных овощах не превышает 1,4-8 мг/кг.

При недостатке Cu листья вянут, скручиваются, белеют молодые листья бледно-зелёные. Наблюдается общее угнетение роста растения (рис. 62). Появляются некротические пятна, проявляются симптомы на нижних листьях.



Рис. 62. Влияние недостатка содержания микроэлементов:

а – устранение «болезни обработки» на болотных почвах у пшеницы яровой путём внесения меди (по Лазареву, 1939); б – изменение листьев у томатов, вызванное медной недостаточностью (по Stiles, 1961), внизу лист нормального растения, наверху листья растений, не получивших медь

**Цинк** в растениях участвует в окислительно-восстановительных процессах, стабилизирует воздушный обмен, помогает превращению соединений, содержащих сульфгидрильные группы, играет важную роль в фосфатном и углеводном обмене, способствует синтезу нуклеиновых кислот и белка, регулирует синтез крахмала, оказывает положительное влияние на процесс фотосинтеза, плодоношение и рост семян растений.

Входит в состав более 30 ферментов, в т.ч. фосфатазы, карбоногидразы, алкогольдегидразы, РНК- полимеразы и др. Фермент карбоногидраза, катализируя высвобождение CO<sub>2</sub> из гидрата окиси углерода, способствует его использованию в процессе фотосинтеза.

Цинк влияет на белковый синтез, на активность РНК-азы, повышает жаростойкость и засухоустойчивость, увеличивает иммунитет к болезням. Недостаток цинка в почвах и как следствие в растениях, сказывается на темпах роста и ведет к снижению урожая.

Сопоставление данных различных исследователей показало, что потребление Zn растениями контролируется их метаболизмом, в котором участвуют и неметаболический процесс. Формы поглощения Zn различны – Zn<sup>2+</sup> и его гидротированные формы, хелаты. Корневые системы чаще обогащены Zn по сравнению с надземными органами в случае, если растение выросло на обогащенной им почве.

Таблица 19. Содержание ТМ в пищевых продуктах, мг/кг сыр. в-ва (по данным разных авторов)

Название продукта	Cu	Zn	Fe	Mn	Pb	Ni	Cd	Co	Hg
Морковь	0,22	0,5-4	0,8-7,0	0,15-1,0	0,012	0,02-0,03	0,05-0,15	0,02	-
Капуста	0,33-0,3	0,6-4	2,4-6,2	2,6-26,6	0,016	0,02-0,05	0,05	0,06	0,01
Лук репчатый	0,69	8	3,3	0,6-1,6	-	0,06	0,01-0,08	0,03	0,07
Лук зеленый	0,07-0,8	3	2,8-20,3	1,1-5,8	0,02-0,3	0,006-0,1	0,01-0,03	0,1	-
Свекла	0,006-4	4	14,0	0,8-13,5	0,14-0,6	0,02-0,05	0,002-0,7	0,02	0,03
Картофель, клубни	0,38-1,3	0,3-3,4	2,8-3,9	0,3-0,7	-	0,04-0,06	0,02-0,08	0,02-0,07	0,01-0,03
Огурец, плоды	-	-	1,0-2,6		0,024	0,01-0,05	-	0,01-0,03	0,01

Многочисленные исследования фитотоксичности Zn, систематизированные Ф. Бингам и др. (1993), показывают, что при избытке его наиболее типичным заболеванием является хлороз, интенсивность проявления которого, однако, меняется в зависимости от культуры, возраста растения, почвенных и климатических условий. Отмечена

ограниченность поглощения Zn некоторыми сельскохозяйственными растениями, прежде всего, зерновыми. Повышенной аккумуляцией его характеризуются представители сем. крестоцветных – *Brassicaceae*. Кларк Zn по В.В. Добровольскому (1998) составляет 35 мг/кг сух. в-ва.

Сопоставление данных В.Н. Второвой (1989) по ботаническим заповедникам и А. Кабата-Пендиас и др. исследователей по урбанизированным территориям показало, что в хвое растений рода *Picea* и в хвое *P. schrenkiana* содержится Zn соответственно 10-127 и 27-150 мг/кг сух. в-ва.

Содержание Zn при его дефиците в растениях чаще оценивается в 10-20 мг/кг сух. в-ва, а растения из загрязненных районов могут накапливать его до 0,1 %, что представляет реальную опасность для населения (Кабата-Пендиас, 1989). Содержание Zn в растениях при фоновом его количестве в почвах довольно непостоянно – от 1,2 мг/кг сух. в-ва в яблоках до 73 мг/кг в салате латук. Повышены они в овсе, фасоли, горохе, понижены в капусте, моркови, свекле. Среднее содержание Zn в агросырье и продуктах питания для бывшего СССР изменяется от 1,5 до 8 мг/кг сыр. в-ва (табл. 19). В условиях естественных геохимических аномалий оно может существенно возрастать. Так, например, на Южном Урале в пределах медноколчеданных рудопроявлений концентрация Zn в сельскохозяйственных продуктах может достигать 62,9 мг/кг сырого вещества, что более чем в 6 раз превышает ПДК (табл. 19).

**Кадмий.** Биологическое полезное действие Cd на растения не отмечалось, хотя установлена его связь с протеиновой фракцией растений. Обнаружена прямая зависимость между его содержанием в растениях и средой их обитания, что свидетельствует о высоком биологическом поглощении кадмия. В растительности континентов его содержание составляет 0,005 мг/кг сух. в-ва. Кадмий попадает в растения из почвы и из воздуха. Степень поглощения Cd растениями связывается с величиной pH, видом растений и типом почв. В тоже время в щелочных средах, когда Cd становится подвижным за счет хелатов и других комплексов, зависимость от pH может не наблюдаться. В целом, по Ф. Бингам (1993), культурные растения, произрастающие на кислых почвах, поглощают больше Cd, чем на нейтральных и щелочных. Содержание Cd в корнях растений на два порядка превышает таковое в листьях. Считается, что около 70% Cd попадает в растения из почвы и около 30% - из атмосферы. Установлен синергизм Cd и Zn для растений (Эйхлер, 1993). Среднее содержание Cd в пищевых продуктах по бывшему СССР (Иванов, 1996) составляет 0,05-0,2 мг/кг сыр. в-ва.

**Свинец** в растениях присутствует постоянно, но содержания его обычно не велики. Нормальной считается концентрация 5-10 мг/кг сухой массы, избыточной – токсичной 30-



300 мг/кг. По А.И. Обухову, содержания ~10 мг/кг создают опасность, если растения используются в пищевых целях.

Установлено стимулирующее действие на рост растений  $Pb(NO_3)_2$  при низких концентрациях. В то же время ингибирование дыхания и фотосинтеза у кукурузы и подсолнечника, по Р. Цимдал (1975) и Г. Рольф (1975), наступало уже при содержании 1 мг/кг.

Наиболее токсичными признаны различные органические соединения Рb (тетраэтилсвинец и др.). По данным В. Уилсона (1970), растения извлекают из почв лишь незначительное количество Рb – примерно 0,003-0,005% его валового содержания, что подтверждает вывод А.И. Перельмана о незначительной биологической активности свинца (элемент слабого захвата). Важен вывод Ю.Е. Саета (1987) о том, что степень биологического поглощения свинца обратно пропорциональна его содержанию в окружающей среде. Растения поглощают Рb не только корнями из почв, но и листьями из атмосферы, иногда до половины содержащегося в них элемента.

Важно отметить, что в последние десятилетия воздействие Рb на растительность сильно возросло. В рудных и техногенных районах, обогащенных Рb, его концентрации в растениях могут достигать 40-500 мг/кг сух. в-ва.

**Никель.** В обычных концентрациях Ni оказывает благотворное действие на рост растений. Концентрация его, при которой в листьях обнаруживается отравление, колеблется от 0,25 до 3000 мг/кг в зависимости от вида, возраста и типа ткани (Эйхенбергер, 1993).

При недостатке Fe в растениях Ni вызывает хлороз, с его избытком также связываются снижение фиксации азота, подавление процессов фотосинтеза и транспирации. Избыток Ni замедляет поступление Fe от корней к надземной части.

Количество Ni в растениях существенно изменяется даже на незагрязненных почвах, однако у одних и тех же видов оно оказалось близким для одних и тех же районов. Считается, что доступность Ni для растений снижается при повышении pH почвы, а пределы колебаний содержания очень велики – от 0,05 до 5 мг/кг (Бингам и др., 1993). По данным М. Берроу (1979) при увеличении pH среды с 4,5 до 6,5 содержание Ni падает в 8 раз. В отечественных овощах содержание Ni составляет 0,03-0,15 мг/кг.

**Кобальт** играет важную роль в жизни растений. Он определяет метилирование и фиксацию азота, влияет на рост организмов, однако в особо высоких количествах (>30 мг/кг) вызывает омертвление тканей, уродливость и бесплодность. Кларк кобальта в наземных растениях 0,5 мг/кг сух. в-ва (Савенко, 1988). По В.В. Добровольскому содержание кобальта в сухой фитомассе континентальной растительности 1,0 мг/кг.

Среднее содержание Со в травах по данным разных авторов составляет 0,08-0,1 мг/кг сух. в-ва, в сельскохозяйственных культурах – 0,02-0,1 мг/кг сыр. в-ва.

**Ртуть (Hg)** различными путями попав в экосистемы, нарушает развитие популяций живых организмов. Особой токсичностью отличаются метилртутные и некоторые другие ртутьорганические соединения. Концентрация соединений Hg, проходя по пищевым цепям, может увеличиваться в десятки раз. В связи с длительностью периода полураспада они очень медленно выводятся из организма и даже в малых концентрациях вызывают острые отравления. Ртутьорганические соединения растворимы в жирах и поэтому хорошо всасываются, легко проникают через гематоэнцефалический барьер и приводят к нейротоксическим эффектам у животных и человека.

**Молибден (Mo)** важен для азотного обмена в растении. Недостаток проявляется в виде хлоротичной пятнистости, межжилковой хлорозе. Края листьев закручиваются, со временем засыхают. Генеративные органы деформируются. Симптомы могут изменяться в зависимости от каждого конкретного растения и степени недостатка/избытка элементов питания. Причиной хлороза, пятнистостей и других симптомов могут быть инфекционные болезни.

В природных условиях часто возникают ситуации с недостатком не одного, а нескольких элементов, в этом случае симптомы могут перекрывать друг друга. Поэтому диагностировать недостаток элементов питания с полной уверенностью невозможно.

Вместе с тем, многие микроэлементы (в том числе, тяжелые металлы) являются протоплазматическими ядами, токсичность которых возрастает с увеличением атомной массы. Многие металлы (Cu, Hg) при токсичных уровнях концентраций ингибируют деятельность ферментов. Некоторые ТМ (Fe) образуют хелатоподобные соединения с обычными метаболитами, нарушая нормальный обмен веществ. Такие металлы, как Cd, Cu, Fe(II), взаимодействуют с клеточным соком мембран, изменяя их проницаемость и другие свойства. Некоторые ТМ конкурируют с необходимыми растениям элементами, нарушая их функциональные роли. Например, Cd замещает Zn, что приводит к цинковой недостаточности, вызывает угнетение и гибель растений.

По степени аккумуляции химических элементов все растения можно разделить на неадаптированные и адаптированные виды. *Неадаптированные виды* не переносят повышенных концентраций ТМ в окружающей среде и быстро погибают при нарастании техногенной нагрузки. *Адаптированные виды* приспособлены к избыточному содержанию ТМ и могут, до определенных пределов, переносить повышенные содержания ТМ в среде обитания. Адаптированные виды подразделяются на две подгруппы: среди них выделяются *виды-концентраторы*, характеризующиеся накоплением химического

элемента при возрастании его содержания в среде и *индифферентные виды*, химический состав которых практически постоянен и не меняется при увеличении содержания ТМ в среде. Виды-концентраторы, в свою очередь, делятся на привычные и непривычные концентраторы. *Привычные концентраторы* – при любых уровнях содержания элемента в окружающей среде отличаются повышенным его содержанием в биомассе. У *непривычных концентраторов* содержание химического элемента пропорционально меняется в зависимости от содержания его в среде обитания.

Интенсивность накопления элементов растениями определяется с помощью коэффициента биологического поглощения К<sub>б</sub> (КБП) или отношения содержания элемента в организме к содержанию этого элемента в почве или породе (табл. 20).

Таблица 20. Коэффициенты биологического поглощения (Перельман, 1975).

Элемент	Ах	Ряды биологического поглощения
P, S, Cl, I	$n \cdot 10 - n \cdot 10^2$	Энергично накапливаемые элементы
K, Ca, Na, Zn, Ag	$n \cdot 10^0 - n \cdot 10^1$	Сильно накапливаемые
Mn, Ba, Cu, Ni, Co, Mo, As, Cd, Be, Hg, Se	$n \cdot 10^{-1} - n \cdot 10^0$	Группы слабого накопления и среднего захвата
Fe, Si, F, V	$n \cdot 10^{-1}$	Слабого захвата
Ti, Cr, Pb, Al	$n \cdot 10^{-1} - n \cdot 10^{-2}$	Слабого и очень слабого захвата

На усвоение и поглощение химических элементов растениями влияют природные и антропогенные факторы. К природным факторам относятся: уровень инсоляции, колебания температуры, количество выпадающих осадков. Например, Fe некоторые растения аккумулируют в засушливые годы; Mn, Cu, Zn, Mo накапливаются в растениях во влажные годы.

На поступление ТМ в растения оказывают влияние химический состав почв, кислотно-основные и окислительно-восстановительные условия, физические свойства, уровень микробиологической активности. Степень влияния общего химического состава почвы обуславливается совместным влиянием элементов. Так, под влиянием алюминия понижается поступление в растения Cl, Ca, Fe; азот тормозит усвоение растениями Mn; калийные удобрения снижают поступление в растения Fe и Co.

Растения аккумулируют микроэлементы избирательно. Так, Cu накапливают растения семейства гвоздичных, Co – перцы. Высокий коэффициент биологического поглощения Zn характерен для березы карликовой *Betula nana* и лишайников, Ni и Cu для *Veronica sp.* и лишайников.

Кроме того, характерно неравномерное распределение химических элементов по органам растений. Аккумуляция ТМ отдельными органами обусловлена свойствами металла, биологическим сродством, физиологическими функциями и жизненным

состоянием отдельного органа. Анализ золы различных растений показывает, что наибольшее количество ТМ содержится в корнях, затем в стеблях и листьях, наконец, в семенах, клубнях, корнеплодах, то есть растение обладает определенной защитной системой по отношению к токсикантам.

В результате воздействия антропогенных факторов происходят существенные изменения в растениях. При химическом загрязнении биосферы нарушаются естественно сложившиеся фитоценозы, нормальные процессы органогенеза, появляются тератологические изменения (рис. 63-64), ухудшается качество сельскохозяйственной продукции. Существенную опасность представляет отсутствие каких-либо визуальных признаков поражения растений при опасных для человека и животных содержания токсикантов.

Одним из важных неспецифических показателей особенностей ландшафтно-геохимических условий местности, концентрации ТМ в почвах и природных водах является общее содержание минеральной части в растениях (*зольность*). Так, например, тундровые виды характеризуются низкой зольностью. Наиболее высокие средние значения ее отмечаются в листьях карликовой березки *Betula nana* и достигают 3,2%. Зольность ветвей карликовой березки в 2 раза ниже и составляет 1,5%. Средние ее величины в багульнике и лишайнике *Cladonia alpestris* близки между собой и равны соответственно 2,38 и 1,98%. В целом по уменьшению зольности растений можно составить следующий ряд: карликовая березка (листья > надземная часть) > багульник > лишайник > лиственница сибирская (корка) > карликовая березка (ветви).

Зольность растений зависит от ландшафтно-геохимических условий местообитаний. Так, например, *Cladonia alpestris* на Кольском п-ове содержит 0,85%, на Карельском перешейке – 1,00% золы. По данным М.Л. Раменской в районе Мончегорска минеральная составляющая в *Cladonia alpestris* несколько выше и достигает 1,54%; на сланцах и ультраосновных породах Полярного Урала она поднимается соответственно до 1,6 и 2,7%. В багульнике Уренгойской тундры зольность, наоборот, ниже, чем в Воркутинской тундре (3,3%), на Полярном Урале (2,8-3,2%) и Кольском п-ове (2,6-3,1%). Карликовая березка в Хибинах накапливает золы до 2,5-3,3%, в районе Воркуты – 3,4%, на Полярном Урале – 2,3-2,8% минеральной части, что в целом близко к содержанию ее в Уренгойских пробах.

Растения естественных геохимических аномалий отличаются повышенным содержанием ТМ, индикаторных для данного типа оруденения. Так, например, овощи, выращенные на приусадебных участках поселков, расположенных в пределах медноколчеданной рудоносной зоны Южного Урала накапливают Zn и Pb, концентрации

которых в капусте, свекле и некоторых других растениях достигают уровня 2-6 ПДК. Максимальные превышения ПДК по Cu, Zn, Cd и Pb отмечены в грибах (см. табл. 19).

Проблема специфичности первичных механизмов токсического действия поллютантов на высшие растения, также как и проблема специфичности устойчивости к ним мало исследована, хотя они важны для разработки эффективных методов оценки промышленного загрязнения. Коллективом сотрудников Ботанического института РАН под руководством Н.В. Алексеевой-Поповой (2001) показано, что методы определения уровня пигментов, митотической и физиологической активности корней являются чувствительными показателями токсичности ТМ и могут успешно использоваться на тест-объектах в лабораторных условиях. Метод корневого теста является экспресс-методом сравнительной оценки устойчивости разных видов и сортов к определенному поллютанту. Показана перспективность применения спектрофотометрического метода анализа отражательных свойств листьев растений и необходимость подбора индикаторных видов при антропогенном загрязнении окружающей среды.

Под влиянием высоких концентраций ТМ наблюдаются различные дисфункции развития растений, проявляющиеся, главным образом, в развитии хлороза и некроза, образовании тератов (рис. 63-65). Морфологическая изменчивость растений под влиянием высоких концентраций ТМ изучена в различных природно-климатических зонах. Она может возникать, как в условиях природных геохимических аномалий, так и при техногенном загрязнении окружающей среды. Необходимо отметить, что дисфункции хода физиологических процессов, в результате которых развиваются тератологические формы, могут отмечаться как при высоком уровне содержания ТМ в биомассе, так и при нарушении соотношения между содержанием ТМ в организме. Многочисленными исследованиями показано, что в растениях, например, существуют индикаторные пары химических элементов, соотношение между которыми должно сохраняться для нормального развития организма. Отклонение их от нормального показателя указывает на изменение состояния окружающей среды. Так, например, наиболее часто применяются следующие индикаторные пары ТМ при естественном соотношении в растениях: Mn:Fe – 1:(4-6); Co:Ni– 1:(8-10); Cu:Zn – 1:(4-6); Cu:Pb – (4-5):1 и др.

Яркие биогеохимические эндемии обнаружены у полыней *Artemisia austriaca* L., *A. marschalliana*, вероники *Veronica incana* L., подморенника *Galium verum* L., лапчатки *Potentilla humifusa* в Баймакских медно-цинковой и медно-порфировой биогеохимических провинциях на Южном Урале. Они затрагивают генеративную сферу и проявляются в различных аномалиях строения цветков, израстаниях соцветий, изменениях окраски венчика околоцветника.

В пределах полиметаллического рудного поля Сибай-Гайской рудоносной зоны (Южный Урал) обнаружен экземпляр *Veronica incana*, у которого вместо нормальной синей окраски цветков отмечалась розовая (рис. 63). Наряду с этим обильны были растения с видоизмененными соцветиями: ось соцветия, особенно в верхней части утолщалась и раздваивалась, образуя дихотомически ветвящийся побег. Часто встречались экземпляры с уплощенной верхушкой соцветий или расширенной в виде гребня. В этих же условиях обнаружены массовые израстания и стерильность соцветий у *Artemisia austriaca*. Опущение таких побегов сильно увеличивалось, и в пазухе листьев вместо компактного бокового соцветия развивался беловойлочный шар.

Изменение окраски *Salvia stepposa* с сине-фиолетовой на голубую и почти белую наблюдалось на пастбищном угодье вблизи пос. Калининское (в окрестностях г. Сибай, Башкортостан) (рис. 63). Здесь же обнаружены карликовые (до 10-15 см высотой) формы *Galium verum* с редуцированными стерильными цветками и израстания соцветий у *Artemisia austriaca*. Были найдены экземпляры с 2 сросшимися листовыми пластинками на одном черешке (рис. 64). Отмечены точечные и пятнистые некрозы и хлорозы листьев у *Phlomis tuberosa*, поражающие около 5-8% поверхности листьев.



Рис. 63. Изменение окраски цветков у растений (фото автора):

а – вероника серая *Veronica incana*, б, в – коровяк фиолетовый *Verbascum phoeniceum*, г – шалфей степной *Salvia stepposa*



Рис. 64. Морфологические изменения растений в районах медноколчеданных рудопроявлений Южного Урала: а, к – стерильные шаровидные соцветия *Artemisia austriaca*; б, в, д – изменение формы соцветия *Veronica incana*; е, ж, з, и – тератологические формы соцветий *Veronica spicata*; г – срастание листьев у *Phlomis tuberosa*, л – подушкообразная форма *Potentilla humifusa* (фото автора, 2002)

В окрестностях пос. Старый Сибай (Башкортостан) в нижней части склона увала обнаружена карликовая, подушкообразная форма *Potentilla sp.*, представляющая собой плотный комок (диаметром около 4 см) с укороченными осями соцветий (рис. 64). Содержание Cu и Zn в почве в этих условиях достигают соответственно 103 и 304 мг/кг, что, по-видимому, и является основной причиной образования тератологических форм.

Исследования, проведенные в Баймакской медно-порфировой биогеохимической провинции на Семеновском рудопроявлении и на целинных участках вблизи пос. Исяново

(оз. Талкас, Южный Урал), выявили наличие морфологической изменчивости у *Artemisia austriaca* и *Veronica incana*. Причем формы тератов, обнаруженных в 1979 г. и при повторных исследованиях, проведенных в 1999-2015 гг., аналогичны. На целинных участках вблизи пос. Семеновское в верхней части склона увала при близком залегании горных пород у *Veronica incana* отмечено разветвление соцветия, спиральное закручивание, стерильность цветков верхушечной части соцветия, а также голубоватая окраска цветков. У *Artemisia marschalliana* наблюдается укорачивание оси соцветия и образование шарообразных головчатых форм; у *Artemisia austriaca* – израстание цветков с обильным ватообразным опушением в виде плотных белых комков (рис. 64).



Рис. 65. Уродливые формы растений (фото автора):

*a* – ива лапландская *Salix lapponica*, Кольский полуостров, окрестности г. Мончегорск; *б* – подмаренник настоящий *Galium verum*, Южный Урал, окрестности г. Сибай; *в* – сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, Южный Урал, окрестности г. Учалы; *г* – ива белая *Salix alba*, Южный Урал, окрестности г. Сибай

Под действием высокого содержания Сг в районе геохимической аномалии вблизи оз. Талкас (Южный Урал) у *Veronica incana* и *Veronica spicata* происходит изгибание и закручивание оси соцветия растений (рис. 64). Обнаружены экземпляры *Veronica incana* с булавовидным утолщением верхней части соцветия, у *Artemisia austriaca* отмечено



образование шарообразных войлочных израстаний.

На целинных участках в районе месторождения “Юбилейное” (Хайбуллинский район) обнаружен *Limonium gmelinii* с белой окраской цветков вместо лилово-фиолетовой. У *Artemisia austriaca* отмечено появление крупных лепестковидных листочков обертки соцветия.

Интересные результаты, подтверждающие формирование устойчивых популяций видов получены на примере Южно-Уральских медноколчеданных рудопроявлений с помощью метода корреляционных плеяд (Опекунова, 1987). В дендрите корреляционных связей выделилась группа видов растений, не вошедших ни в одну из одиннадцати плеяд подплеяд. Анализ химического состава этих растений показал, что все они – виды, устойчивые к экстремальным геохимическим условиям и имеющие широкое распространение на территории естественных геохимических аномалий. Часть из них – злаки, индифферентные к избытку ТМ в среде обитания, а другая часть – адаптированные виды-концентраторы ТМ.

В регионах с естественными рудопроявлениями формируются специфическая металлофитная флора и растительность, например медная, серпентинитовая, галмейная, кобальтовая и др. Некоторые виды растений приурочены к природными геохимическим аномалиям, являются концентраторами и гиперконцентраторами химических элементов, и не выходят за пределы таких территорий. К их числу относятся галмейные виды *Viola calaminaria* *Thlaspi calaminare*, встречающиеся на участках цинковых руд в Татрах, а также виды *Crotalaria cobalticola* и *Silene cobalticola*, произрастающее на месторождениях кобальта в Африке. Широко известным гиперконцентратором меди является качим *Gypsophila patrinii*.

## Глава 9. ВЛИЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСТЕНИЯ

### 9.1. Зоогенные, микробогенные и антропогенные факторы

Все растения, находясь на определённой территории в составе биоценоза, тесно связаны между собой и находятся в сложном взаимодействии. Наряду с абиотическими факторами на рост, развитие, особенности питания, обмена веществ и воспроизводство растительной особи влияют все живые организмы, входящие в состав экосистемы. Воздействие живых организмов друг на друга выделяют в особую группу биотических факторов. Биогенные компоненты экологической системы по типу питания делятся на продуцентов, консументов и редуцентов (рис. 66).



Рис. 66. Биогенные компоненты и их взаимосвязь в пищевой цепи (<https://distant-lessons.ru/wp-content/uploads/2013/06/producenty-konsumenty-reducenty.jpg>  
<https://rozli.ru/literatura/pishhevaya-tsep-primery-producentov-i-konsumentov-pervogo-poryadka-troficheskie-svyazi.html> )

Исходя из особенностей видового состава и видового разнообразия природных территориальных комплексов, биотические (биогенные) факторы можно разделить на *фитогенные, зоогенные, микробогенные и антропогенные*.

**Зоогенные факторы.** Влияние животных на растения и растительность чрезвычайно разнообразно. Оно проявляется, в первую очередь, в трофических связях, а также в комплексе взаимодействий между видами в процессе жизнедеятельности. Можно выделить косвенные и прямые виды воздействия животных на рост, развитие и жизненные функции растений. К *косвенным* воздействиям относятся такие, как уплотнение почвы при вытаптывании, прохождении или выпасе травоядных животных, а также разрыхление почвы роющими, норными животными или видами почвенной мезофауны. В результате выделений, отмирания живых организмов происходит обогащение почвы органическими и минеральными веществами.

К *прямым* воздействием относится, прежде всего, потребление растительной массы в пищу фитофагами (от греч. *phyton* - растение, *phagos* - пожиратель - животные, которые питаются растениями), а также различные механические воздействия (обламывание, травмирование растений). К прямым положительным воздействием относятся зоофилия и зоохория, то есть опыление растений животными и распространение семян, спор, вегетативных отростков.

Огромную роль в жизни растений играют **микробогенные факторы**. Микробиоценоз, совокупность популяций всех микроорганизмов: вирусов, бактерий, водорослей и протистов, определяет поступление питательных веществ из почвы в растение. Микроорганизмы способствуют переводу химических элементов, находящихся в почвах, в доступное для растений состояние. Азотфиксирующие организмы, находящиеся в симбиозе с растениями, определяют их азотное питание, рост, развитие и процессы жизнедеятельности. Это относится и к другим биогенным химическим элементам, в том числе и микроэлементам. Вместе с тем, микроорганизмы являются источниками различных заболеваний растений, поражения плесенью, бактериями и вирусами.

**Антропогенные факторы** представляют собой широкий класс процессов и явлений, поэтому классификация их оказывается весьма сложной. Хорошо известна классификация Ю.А. Израэля (1980) по интенсивности антропогенных воздействий. Им выделены устранимые, корректируемые, некорректируемые, угрожающие и катастрофические воздействия.

В.Г. Морачевский и С.Б. Лавров (1989) в исходной деятельности человеческого общества выделяют: *эмиссионные, параметрические и ландшафтно-деструктивные воздействия*.

Каждое из них включает в себя большую группу различного рода воздействий и антропогенных нарушений. Они различаются по характеру, происхождению и механизмам воздействия на живые организмы. Рассмотрим кратко каждую из этих групп.

**Эмиссионные воздействия.** Наиболее широко распространенной группой антропогенных воздействий являются эмиссионные воздействия. Они осуществляются при выбросах и сбросах химических веществ в окружающую среду. Источниками их являются населенные пункты, промышленные предприятия, объекты сельского хозяйства, транспорт и т.д. Согласно данным ООН в настоящее время в мире синтезируется до 100 тыс. химических соединений, из которых порядка 15 тыс. токсичны для живых организмов. Вместе с тем, любое химическое соединение, в зависимости от концентрации в окружающей среде и от его количества, оказывающего действие на живые организмы, можно рассматривать как безразличное, полезное или вредное, т.е. токсичное.

Практически любая деятельность человека приводит к перераспределению (аккумуляции, миграции, транспортировке и т.д.) вещества в пространстве и изменению биогенных циклов химических элементов. Интенсивность их зависит от мощности источника воздействия, а также природно-климатических условий местности. Среди эмиссионных воздействий можно выделить:

*Газообразные:* токсичные, термодинамически-активные, нейтральные, озонметрические

*Аэрозольные:* твердые капиллярно-активные, реакционно-способные, нейтральные, жидкие (конденсационные ядра, углеводородные, растворы с  $\text{pH} < 5,0$ )

*Эмиссии в воду и почву:* пестициды (дефолианты, инсектициды, гербициды и др.), фенолы, фекальные, неорганические кислоты, биогенные элементы, ТМ, СПАВ, нефтепродукты и т.д.

Важной группой экотоксикантов являются ксенобиотики, вещества, которые ранее не встречались в окружающей среде, и, как правило, получены в результате химического синтеза. Они не вступают ни в энергетический, ни в пластический обмен в клетке, тем не менее, могут подвергаться в клетке метаболизму и с той или иной скоростью выводятся из биологических систем. К их числу относятся ХОС, СПАВ, некоторые радионуклиды, ПАУ, ассиметричные изомеры природных молекул и др.

Большое значение имеют свойства и характер поведения загрязняющего вещества в природных средах, время жизни и способность миграции по пищевым цепям. М. А. Глазовская предложила считать незагрязненными такие биокосные системы, в которых

колебания концентрации техногенных веществ не нарушают газовые, концентрационные и окислительно-восстановительные функции живого вещества, не вызывают нарушения биогеохимических пищевых цепей, количества и качества биологической продукции, не снижают ее генетическое разнообразие. Нарушение названных условий означает техногенную трансформацию или разрушение природной системы.

Вещества, загрязняющие воздух, могут находиться в жидком, газообразном или твердом состоянии. В зависимости от размера, формы и свойств они проявляются в виде дыма, тумана или пыли. Летучая зола и другие виды пыли, имеющие диаметр частиц более 10 мкм, быстро осаждаются, участвуя в загрязнении на *локальном* или *региональном* уровне. Частички мелкой пыли, диаметр которых от 5 мкм до 0,01 мкм и менее, как и газообразные вещества, отличаются способностью долго находиться во взвешенном состоянии, и потоками воздуха переноситься на большие расстояния, участвуя в так называемом, трансграничном переносе и создавая *глобальное* загрязнение.

По оценкам специалистов около 80% всех химических соединений, поступающих в окружающую среду, попадает, в конечном счете, в природные воды. Наиболее актуально загрязнение водных объектов нефтяными углеводородами, биогенными элементами, фенолами, соединениями ТМ и т.д. Глобального уровня достигло загрязнение хлорорганическими соединениями (ДДТ и его метаболитами, ГХЦГ и др.), широко используемыми в сельском хозяйстве, а также синтезируемыми или образующимися как побочные продукты в химической промышленности.

Серьезную опасность представляет загрязнение почв, широко распространенное вблизи промышленных предприятий, автомагистралей и в населенных пунктах. В результате глобального загрязнения в почву поступают токсичные вещества, способные образовывать высокомолекулярные соединения с органическим веществом, закрепляться в почвенно-поглощающем комплексе и создавать условия для вторичного загрязнения окружающей среды. Накопление в почвах поллютантов приводит, с одной стороны, к утрате природного плодородия и снижению урожайности сельскохозяйственных культур. С другой стороны, оно способствует вовлечению токсикантов в биологический круговорот и миграции их по цепи питания.

***Параметрические антропогенные воздействия.*** Производственная деятельность человека зачастую приводит к изменению физических параметров окружающей среды. К их числу относятся такие как: тепловые, радиоактивные, ионизационные и шумовые воздействия, изменяющие световой, температурный, водный и электромагнитный режимы местообитания растений.

Изменение световых условий возникает вблизи крупных промышленных центров, нефтепромыслов, при сжигании сопутствующих газов, при загрязнении атмосферного воздуха пылью, при увеличении влажности воздуха над орошаемыми территориями и т.д. В водных объектах режим освещенности нарушается при снижении прозрачности в местах сброса неочищенных промышленных вод, в зонах активной эвтрофикации и т.д.

Световое зарево от больших городов может быть видимым на расстоянии до 100 км и более и ощутимо оказывать влияние на жизнедеятельность растений. Дым, находящийся в воздухе, как показали исследования освещенности в ряде городов (в Санкт-Петербурге, Москве, Лондоне, Нью-Йорке и др.), заметно влияет на дневную освещенность, снижая ее на 40% и более.

Изменение температурного режима или, так называемое, *тепловое загрязнение* возникает в результате выброса тепла в окружающую среду при использовании искусственных источников энергии. Наиболее актуален этот вопрос в пределах крупных городов, промышленных центров, в районах электро- и атомных станций.

Среди основных причин, вызывающих нарушение естественного водного баланса территории, можно назвать следующие:

*Вырубка лесов.* Дефористизация (сокращение площади лесов) сопровождается нарушением стока, испаряемости, заболачиванием территории. На современных вырубках практически полностью отсутствует естественное возобновление леса.

*Пожары.* Наряду с катастрофическими явлениями, такими как смерчи, торнадо, ураганы, обильные осадки – пожары приводят к существенным длительным изменениям гидрометеорологического режима. При этом наблюдается снижение стока, уменьшение влажности воздуха в нижнем 1,5-километровом слое атмосферы, снижение количества осадков, стока и водных ресурсов не только на выгоревшей, но и на прилегающих к ней территориях. Самовозобновление леса в зависимости от типа древостоя может охватывать период от 20 до 150 лет.

В зависимости от физико-географических условий местности последствия воздействия пирогенного фактора проявляются по-разному. Так, например, многолетними исследованиями в Байкальском регионе на стационарах, организованных В.Б. Сочавой показано (Е.Г. Нечаевой и др., 2011), что определяющую роль в послепожарном развитии территории играет мерзлотное состояние почв. Так, на саянских склонах в послепожарных лесных геосистемах с близким (на глубине 20-30 см) залеганием длительной мерзлоты происходит вторичное заболачивание поверхности. На преобладающей территории Прихубсугулья (северная Монголия) с высоким общим гипсометрическим уровнем и сложной орографией послепожарные геосистемы развиваются в направлении остепнения.

А в сравнительно благоприятных биоклиматических условиях Тункинской котловины с более низкими абсолютными отметками в достаточно увлажненных условиях идет активное восстановление лесных фитоценозов с преобладанием лиственницы, сосны и мелколиственных древесных пород.

*Гидромелиорация земель.* Включает осушение и орошение угодий. В зависимости от интенсивности осушительной мелиорации, типа почв, рельефа и т.д. через 10-20 лет уровень грунтовых вод может понизиться вокруг осушенного объекта в радиусе 5-20 км. Процесс стабилизации уровня грунтовых вод в течение этого срока, как правило, не заканчивается.

Орошение угодий в гумидных областях приводит к повышению уровня грунтовых вод, подтоплению и вторичному заболачиванию в местах выклинивания дренажных и грунтовых вод. В аридных районах орошение, с одной стороны, опасно смыканием поверхностных вод с грунтовыми, что приводит к засолению почв, с другой стороны, достаточно большие площади орошаемых земель приводят к развитию мощного приземного инверсионного слоя (100-300 м), способствующего формированию атмосферной засухи. Ниже этого слоя, непосредственно над орошаемой территорией создается высокая влажность и температура воздуха, что приводит к изменению спектрального состава света и уменьшению доли фотосинтетически активной радиации, поступающей к растениям. В результате наблюдается снижение интенсивности фотосинтеза и продуктивности.

*Гидротехнические сооружения.* Наиболее существенное влияние оказывает повышение уровня грунтовых вод при затоплении территории и создании водохранилищ. Масштабы затопления и ухудшения водного режима прилегающих земель особенно велики в условиях равнинного рельефа. Так, по данным И.А. Шикломанова (1985), прямое повышение уровня подземных вод вблизи волжских водохранилищ распространилось до местных водоразделов на расстоянии от 10 до 30 км.

*Использование грунтовых вод в хозяйственных целях.* Откачка грунтовых вод ведет к образованию депрессионных воронок. Так, в районе г. Москвы радиус депрессионной воронки достигает 70 км, а глубина – более 110 м. Понижение уровня поверхности ведет к вторичному заболачиванию территории.

*Подземные выработки.* Добыча минеральных полезных ископаемых, извлечение нефти, газа, угля шахтным способом приводит к образованию депрессионных воронок, понижению уровня земной поверхности. Так, в Чехословакии отмечена скорость опускания до 1,5 мм/сутки, в Верхнесилезском бассейне проседание почвы по мере увеличения угледобычи возросло от 3 мм/год в 1920 г. до 150 мм/год в настоящее время. В

Донбассе на специальном полигоне зафиксирована скорость опускания 2,64 мм/год. Средняя величина прогибания поверхности в Рурской области, Донбассе и Подмосковном угольном бассейне составляет метры, а радиус воронки опускания – сотни километров. Отмечено образование Чеширских болот в Англии на месте древнеримских соляных копей, разработки соли в которых с конца XVII в. производилась уже с глубины 70-110 м.

**Ландшафтно-деструкционные антропогенные воздействия** приводят к нарушению естественного облика природно-территориальных комплексов, сведению естественного покрова и замена его антропогенными системами. В группу ландшафтно-деструктивных воздействий входят:

*урбанизация ландшафтов* – исторический процесс увеличения количества городов и сосредоточение в них политической, экономической и культурной жизни государств, возникновение сверхкрупных городов, увеличение удельного веса городского населения, а также приобретение сельской местностью внешних и социальных черт, характер для городов;

*дефористизация* – уменьшение площади лесов и изменение их бонитета. Возникает в результате вырубki лесов, пожаров, хозяйственного освоения территории и др.;

*замена естественных ландшафтов агроценозами;*

*мелиорация* – (от лат. melioratio - улучшение) система мероприятий по улучшению плодородных свойств земель в целях повышения их урожайности путем осушения, орошения (ирригация), укрепления сыпучих песков и т.п.;

*горные выработки* – шахты, карьеры и другие формы глубоких и значительных по размерам искусственных выемок в земной коре; полости в ней, образовавшиеся в результате проведения горных работ в толще полезного ископаемого или в пустых породах. Они могут быть открытые, проводимые непосредственно на земной поверхности, неглубокие (расчистки, каналы и др.) – до 10-15 м или достигать сотен метров глубиной (шурфы, карьеры, разрезы) и закрытые, проводимые под поверхностью земли (штольни, штолки, скважины, достигающие многих км в глубину, и др.). В зависимости от назначения их разделяют на разведочные и эксплуатационные.

*загрязнение поверхности гляциосферы;*

*опустынивание* – исчезновение или уничтожение сплошного растительного покрова и превращение участка местности (обычно в засушливых районах) в пустыню. Процессы самовосстановления, как правило, затруднены или практически невозможны. Различают *дезертификацию* – расширение ареала пустыни и *дезертизацию* – углубление процесса опустынивания на месте;



*эрозия почв* – процесс разрушения верхних, наиболее плодородных слоев почвы и подстилающих пород талыми и дождевыми водами (водная эрозия) или ветром (ветровая эрозия, дефляция, выдувание). Подсчитано, что ежегодно из-за эрозии выбывает из сельскохозяйственного использования от 50 до 70 тыс. км<sup>2</sup> земель (более 3% эксплуатируемой в год пашни);

*заболачивание* – повышение влажности грунтов и почв вследствие затрудненного стока, поднятия грунтовых вод, близкого их залегания или ухудшения условий испарения. Заболачивание водоемов происходит в результате их зарастания при выносе минеральных и органических веществ с водосбора, отмирании гидробионтов, приводящих к обмелению и эвтрофикации и т.д.

## 9.2. Взаимодействие растений в сообществе

Присутствие любого вида в составе сообщества носит случайно-детерминированный характер. С одной стороны, расселение видов определяется случайными факторами и зависит, например, у растений от пассивного переноса семян с помощью ветра, воды, животных или человека. Однако, попадая в различные местообитания, любой организм испытывает на себе влияние внешних факторов и вступает в конкурентные, так называемые системообразующие отношения, выдержать которые может не каждый. Таким образом, присутствие вида, его обилие, морфологические особенности и процессы жизнедеятельности зависят от того, насколько условия биотопа отвечают тем требованиям, которые он предъявляет к условиям существования. Обладая определенной устойчивостью к негативным воздействиям, виды формируют сообщества, отличающиеся специфическим биоразнообразием. Любой участок суши, занятый растениями, - неслучайное сочетание видов и биотипов, живущих независимо друг от друга. Каждое растительное сообщество возникает и развивается при определенных условиях внешней среды, в результате сложного взаимодействия между растениями сообщества и другими компонентами среды их обитания. Взаимодействия между растениями изучает фитоценология, основы которой сформулированы В.Н. Сукачевым. Основным объектом изучения фитоценологии является **фитоценоз** - конкретное растительное сообщество на определенной территории, характеризующееся своим составом, строением и взаимодействием между растениями, а также между ними и средой. Эти взаимодействия проявляются в различных направлениях.

В фитоценозе происходит конкуренция между разными видами и особями внутри вида за свет, воду, минеральные вещества, пространство. Эта конкуренция приводит к

отмиранию огромного числа особей в период формирования сообщества, к угнетенности значительного числа видов и оказывает формирующее влияние на растения фитоценоза.

В соответствии с жизненной стратегией Л.Г. Раменский (1938) подразделял виды растений на “львов” (виолентов), “верблюдов” (пациентов) и “шакалов” (эксплерентов).

Взаимоотношения растений в сообществе академик В.Н. Сукачев называл коакциями и выделял среди них следующие категории:

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

2. Косвенные трансбиотические коакции – различные влияния одних видов растений на другие через изменение химических и физических свойств местообитания.

3. Косвенные трансбиотические коакции – воздействие одних растений через различные организмы, главным образом бактерии, на другие растения.

К прямым коакциям относятся механические и физиологические взаимодействия между растениями при их совместном произрастании. Это может быть охлестывание крон хвойных пород тонкими и гибкими ветвями соседних лиственных деревьев, что приводит к их повреждению, а также тесные контакты корневых систем разных растений. Еще одна форма механических контактов – использование одним растением другого в качестве субстрата. Это явление называется эпифитизмом. Считают, что около 10% всех видов растений ведет эпифитный образ жизни. Известны эпифитные мхи, лишайники, водоросли, папоротники; многие представители сем. орхидных и бромелиевых относятся к эпифитам. Экологический смысл эпифитизма состоит в своеобразной адаптации к световому режиму в густых тропических лесах: возможность выбраться к свету в верхних ярусах леса без больших затрат веществ на рост. Это, по сути, борьба растений за свет.

Физиологические контакты между растениями включают паразитизм, мутуализм и сапротрофизм. Ярким примером мутуализма является симбиоз мицелия гриба с корнями растений. Гифы гриба увеличивают всасывающую поверхность корня до 10–14 раз, лучше поглощают фосфор, выделяют ростовые вещества, стимулирующие развитие корней. От растений грибы получают углеводы. Среди растений отмечено 518 видов паразитов и полупаразитов. Наиболее известными паразитами среди цветковых растений являются повилика европейская *Cuscuta europaea*, Петров крест *Lathraea squamaria*, заразиха *Orobanche sp.* и др. К этой же группе относится *Hypopitys monotropa* (*Monotropa hypopitys*) с микотрофным паразитизмом/сапротрофизмом.

К числу физиологических воздействий относятся также аллелопатия (от др. -греч. ἀλλήλων (allelon) — взаимно и πάθος (pathos) — страдание) — способность одних организмов (микроорганизмов, грибов, растений, животных) выделять химические

соединения, которые тормозят или подавляют развитие других. К числу таких соединений, в частности относится фитонциды (газообразные вещества) и колины (жидкие вещества, выделяемые корнями).

Косвенные трансбиотические взаимоотношения осуществляются через изменение растениями среды, воздействующей на сообитателей. К этой группе относятся растения эдификаторы, оказывающих средообразующее влияние в биогеоценозе. За счет изменения факторов микроклимата (ослабление интенсивности освещения внутри растительного покрова, обеднение ее ФАР, изменение сезонного ритма освещенности и температуры под пологом леса и т.д.) они определяют условия существования всего видового состава сообщества. В результате для растений живого напочвенного покрова лесных и луговых растительных сообществ (фитоценозов) создаются совсем другие условия не только светового, но и теплового режима, чем на территориях, лишенных растительности.

Косвенные трансбиотические взаимодействия осуществляются через посредство других организмов. Например, при поедании или повреждении животными определенных групп растений изменяются не только численные соотношения видов, но и частично или полностью устраняются конкурентные отношения. Это способствует разрастанию неповреждаемых растений, усилению их влияния на сообитателей.

Другим примером подобных взаимодействий могут служить клубеньковые бактерии, поселяющиеся на корнях бобовых растений и способные к фиксации свободного азота. Они переводят азот в нитриты и нитраты, которые всасываются корнями растений. Следовательно, бобовые растения через посредника, каким и являются клубеньковые бактерии, повышают плодородие почвы и тем самым оказывают косвенное влияние на другие растения.

В образовании фитоценоза принимают участие растения разных видов и жизненных форм, обладающих различными экологическими особенностями, сообщество приобретает особую структуру в форме ярусности. В соответствии с жизненными формами растений выделяют четыре яруса растительного сообщества:

- Древесный ярус (2 подъяруса, 2 полога древесного яруса и подрост)
- Кустарниковый ярус
- Травяно-кустарничковый ярус
- Мохово-лишайниковый ярус

Ярусы в фитоценозах неоднородны, имеют определенную структуру и состоят из частей, различающихся жизненными формами растений, их видовым составом и экологическими свойствами. Такие структурные части фитоценоза получили название синузий.

Кроме того, для любого растительного сообщества характерна сезонная смена аспектов, связанная с неодновременностью прохождения растениями различных видов фенологических фаз. Различных сообщества выделяются определенное количество смен/аспектов. Так, например, в Курской степи насчитывается до 16 различных аспектов, обусловленных разновременным цветением доминантных видов: ковылей, подмаренников, вероник, шалфеев и др.

Фитоценоз представляет собой сложную систему. Согласно принципу эмерджентности в сообществе возникает целый ряд новых свойств, присущих лишь ему как определенному сочетанию растений, находящихся в сложном взаимодействии между собой и средой обитания.

В природе нет совершенно тождественных фитоценозов, но весьма сходные фитоценозы можно обнаружить в различных местах и объединить их в определенную группу. Растительные сообщества, имеющие одинаковую структуру (одинаковое число ярусов), одинаковый видовой состав ярусов и занимающие однородную среду, понимают как тип фитоценоза, или растительную ассоциацию.

Растительная ассоциация – наименьшая классификационная единица растительности, объединяющая совокупность фитоценозов, однородных по взаимоотношениям между видами растений в соответствии с условиями среды, однородных по структуре, видовому составу ярусов и занимающих условия местопроизрастания с однородным комплексом экологических факторов. Растительная ассоциация является основной систематической единицей растительности.

Название растительной ассоциации состоит из двух частей – родовой и видовой. Продавая часть названия растительного сообщества дается по доминанту эдификаторного яруса (- etum –osum). Видовая часть указывается по доминантам травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Примерами растительных ассоциаций могут служить: сосняк брусничник *Pinetum vaccinosum*, сосняк черничный *Pinetum myrtillosum*, сосняк голубичный *Pinetum uliginosum*, ельник черничный *Piceetum myrtillosum*, ельник кисличник *Piceetum oxalidosum*, сосново-еловое кислично-черничное сообщество *Piceeto-Pinetum oxalidoso-myrtillosum*, ельник травяной *Piceetum herbosum*, ельник кустарниковый *Piceetum fruticosum*, ельник зеленомошник *Piceetum hylacomiosum*, осинник черничный *Tremuletum myrtillosum*, березняк сфагновой *Betuletum sphagnosum* и др.

В латинских названиях группы ассоциаций добавляются суффиксы (- eta -osa), класса ассоциаций (- eta -osa). Название информации указывается по идентификатору с добавлением суффикса (- eta). Более крупными единицами классификации растительного покрова являются группа формаций, класс формаций и тип растительности.

В. Н. Сукачев предложил выделять внесистемную единицу классификационный растительности **тип леса** — участок леса или их совокупность, характеризующиеся общим типом лесорастительных условий, одинаковым составом древесных пород, количеством ярусов, аналогичной фауной, требующие одних и тех же лесохозяйственных мероприятий при равных экономических условиях.

Ключевым понятием в фитоценологии является биогеоценоз, который состоит из фитоценоза, микроценоза и зооценоза, которые в совокупности составляют его органическую часть - **биоценоз**, и эдафотопы, и климатопы, которые определяют его неорганическую среду - **экотоп**, фактически - **биотоп**.

Взаимосвязь биоценоза и биотопа характеризуют эдафо-фитоценологические ряды еловой формации, получившие название «крест Сукачева» (рис. 67).

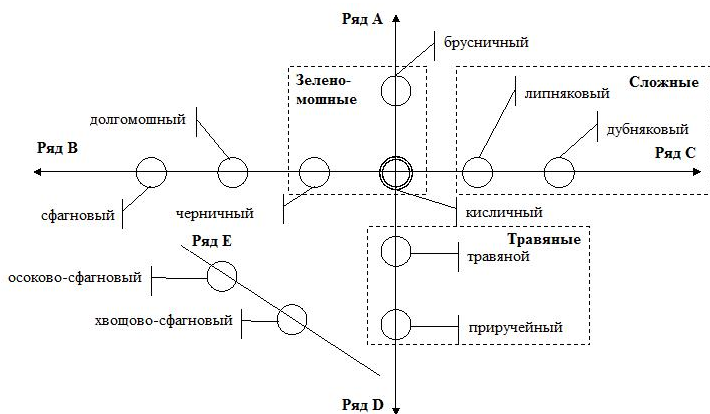


Рис. 67. Эдафо-фитоценологические ряды еловой формации по В.Н. Сукачеву

Важной проблемой в фитоценологии стал вопрос о границах фитоценозов. В настоящее время принято считать, что растительные сообщества и их границы имеют дискретно-континуальный характер.

В свое время Л. Г. Раменский выдвинул идею о континуальности растительности (1910). По его мнению, непрерывность растительного покрова является универсальным явлением, хотя степень непрерывности может быть самой разной. Она возрастает в сообществах с наличием нескольких сильных эдификаторов (например, леса умеренного пояса) и уменьшается в сообществах с множеством слабых эдификаторов (например, луга, рудеральная растительность, степи). Представление о фитоценозе как условном, реально не существующем образовании, возникла на основе индивидуалистической гипотезы. Суть ее состоит в том, что каждый вид специфичен по своим отношениям к внешней

среде и имеет экологическую амплитуду, не совпадающую полностью с амплитудами других видов (то есть каждый вид распределён «индивидуалистически»). Каждое сообщество образуют виды, экологические амплитуды которых перекрываются в данных условиях среды. При изменении какого-либо фактора или группы факторов постепенно уменьшают обилие и исчезают одни виды, появляются и увеличивают обилие другие виды, и таким путём осуществляется переход от одного типа растительных сообществ к другому. Вследствие специфичности (индивидуальности) экологических амплитуд видов эти изменения происходят не синхронно, и при постепенном изменении среды растительность меняется также постепенно. Таким образом, растительные сообщества не образуют чётко обособленные единицы, а связываются переходными сообществами в непрерывно варьирующую систему.

В то время как Дю-Риэ развивал вопрос о дискретности растительного покрова, которая является естественным его свойством (1921). В дальнейшем на основе работ В.Н. Сукачева, Т.А. Работнова, В.И. Василевича и др. были разработаны и сформировались различные подходы к проведению границ между соседними геосистемами по их характеристикам, а в фитоценологии закрепился дискретно-континуальный принцип в оценке растительного покрова.

Большое значение в исследованиях растений и растительности имеет оценка динамики фитоценозов. Под динамикой растительного покрова понимается процесс постепенной трансформации растительных сообществ под действием внешних и внутренних факторов. Динамику растительности следует отличать от сезонных изменений структуры и состава фитоценоза и флуктуационных колебаний их по годам.

В различных представлениях о динамике растительности проявилось различие в понимании сущности самого растительного покрова. Исследователи, признававшие растительный покров как совокупность более или менее отграниченных друг от друга реально существующих исторически сложившихся фитоценозов с детерминированной структурой (то есть считавшие фитоценоз в некотором смысле аналогом организма), представляли процесс его динамики жестко детерминированным процессом смены отдельных стадий, которым соответствуют определённые группы видов. Сторонники представления о растительном покрове, как о континууме, считавшие фитоценозы реально не существующими, условно вычленимыми из растительного континуума и плавно переходящими друг в друга, считали процесс динамики растительности стохастическим процессом континуальной смены видов, при котором стадии динамики выделяются также в значительной степени условно и плавно переходят друг в друга. Первый подход господствовал в XIX и начале XX века и наиболее полно был

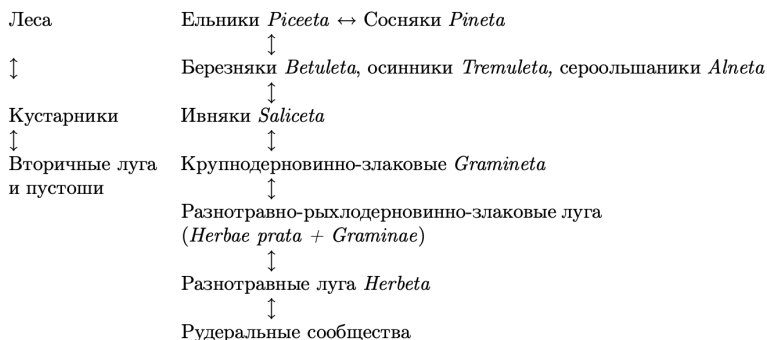
сформулирован Ф. Клементсом и В.Н. Сукачёвым. Второй получил широкое распространение во второй половине XX века и связан в первую очередь с именами Л. Г. Раменского и Р. Уиттекера.

В.Н. Сукачев выделил две категории динамики фитоценозов: экзо- и эндодинамические.

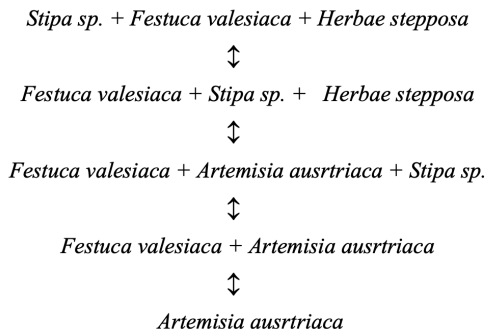
**Эндоэкогенетические** (эндогенные, автогенные) смены – возникают и протекают в результате изменения среды самими растениями, что создает условия для внедрения и разрастания других видов.

**Экзоэкогенетические** (экзогенные, аллогенные) смены – возникают и протекают в результате воздействия внешних факторов. Они могут быть **непрерывными** и **посткатастрофическими** (постдизруптивными)

Для любой природной зоны в зависимости от характера нарушения существует определенный ряд восстановительных смен биогеоценозов. Показателем сукцессионного ряда являются доминанты растительных сообществ. Так, например, для таежной зоны можно составить следующий обобщенный ряд смены растительных сообществ:



В степях антропогенный ряд смены фитоценозов выглядит следующим образом:



Динамику растительности необходимо отличать от её эволюции. Эволюция растительности — это медленный процесс изменения сообществ, приводящий к возникновению новых, не существовавших ранее фитоценозов.

Сторонники дискретного понимания природы фитоценоза считают, что сообщества эволюционируют как целостности, в процессе эволюции происходит процесс коадаптации растений, входящих в сообщество, повышается его устойчивость, то есть происходит «естественный отбор сообществ», аналогичный естественному отбору при эволюции организмов. Сторонники континуального понимания отрицают наличие естественного отбора второго порядка и считают, что эволюция фитоценозов представляет собой сеткообразный процесс: виды эволюционируют независимо друг от друга, совмещаясь в одном фитоценозе за счет дифференциации экологических ниш. При этом, как указывает Б.М. Миркин, устойчивые связи между видами не возникают (кроме случаев хозяин-паразит) и каждый вид по-своему приходит в фитоценоз и по-своему уходит из него. Как и в процессе сукцессии, в процессе эволюции постепенно ослабевает конкуренция между входящими в фитоценоз видами.

С появлением хозяйственной деятельности человека возник новый тип эволюции — антропогенная эволюция растительности, которая проявляется в:

- заносе видов из других районов;
- уничтожении части видов;
- изменении естественных границ растительности (например, смещение естественной границы степи к северу);
- возникновении новых, устойчивых к человеку фитоценозов (особенно в городах);
- возникновении новых фитоценозов в процессе зарастания нарушенных человеком и не имеющих аналогов в природе субстратах (на отвалах фосфогипса, горных пород и т.д.)



## Глава 10. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

В процессе онтогенеза под влиянием экологических факторов и приспособительных реакции растения приобрели некий облик, т.е. жизненную форму. Большинство ученых под термином «жизненные формы» понимают группы растений, сходные по форме и способам приспособления к среде, причем жизненные формы приспособлены не к господствующим условиям, как, например, экологические группы, а по всему комплексу факторов внешней среды, по всей специфике данного местообитания (Шенников, 1950; Серебряков, 1962).

Жизненная форма растений - биологическая форма, биоморфа, внешний облик растений (габитус), отражающий их приспособленность к условиям среды. Первую классификацию жизненных форм растений предложил Теофраст (300 лет до н.э.) В своей работе «Исследования о растениях» он выделил деревья, кустарники, полукустарники, травы. Позже Чезальпино Андреа (1519-1603), итальянский врач, ботаник и философ в труде "О растениях" (кн. 1-16; 1583) описал функции отдельных частей растений, предложил одну из первых систем растительного царства.

Жозеф Питтон де Турнефор (1656-1708) — французский ботаник разработал оригинальную классификацию растений, наиболее крупные подразделения которой были основаны на строении венчика цветка. Предложил *систематическое распределение* растений. Растения были разделены на крупные группы — классы, которые делились далее на секции, роды и виды. Каждая группа была снабжена морфологической характеристикой.

Термин жизненная форма был предложен датским ботаником Э. Вармингом (1884). Форма, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни, от семени до отмирания.

В литературе имеются многочисленные высказывания о сущности жизненных форм и определения этого понятия. А.П. Шенников (1964) указывал, что виды растений, сходные по форме и приспособлению к среде, объединяют в одну жизненную форму. В.В. Алехин (1944) писал, что жизненная форма – это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выраженный в его внешнем виде.

И. Г. Серебряков жизненной формой называет своеобразный габитус определенных групп растений, возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды и исторически сложившийся в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности к этим условиям.

Е.М. Лавренко предпочел термину «жизненная форма» термин «экобиоморфа», подчеркивая, что экобиоморфы являются «как бы типовыми адаптационными организменными системами, существующими в определенных условиях среды».

*Жизненной формой* называют также единицу экологической классификации растений, под которой подразумевается группа растений со сходными приспособительными структурами. Это сходство не обязательно связано с родством и часто бывает конвергентным. Как, например, кактусы и некоторые молочаи, образующие жизненные формы стеблевых суккулентов в Новом и Старом Свете.

Изучая жизненные формы растений, необходимо иметь в виду, что конкретная жизненная форма каждого растения изменяется в его онтогенезе. Так, однолетние сеянцы ели или дуба ещё не имеют формы вечнозелёного или листопадного дерева, которая свойственна этим видам во взрослом состоянии. Кроме того, один и тот же вид в разных условиях может иметь разную жизненную форму. Например, многие древесные породы, образующие высокоствольные деревья в лесной зоне и лесном поясе гор, образуют на северной и высотной границах своего распространения кустарниковые и стелющиеся формы. Поэтому под жизненной формой как классификационной единицей понимают совокупность взрослых особей в нормальных для них условиях обитания.

К настоящему времени все классификации жизненных форм можно разделить на две группы:

- - морфолого-генетические, физиономические
- - эколого-физиологические

**Физиономические** (морфолого-генетические) классификации основываются на зависимости облика растений от климата, влажности, биологических признаков. Примером может служить классификация растительности, предложенная немецким естествоиспытателем А. Гумбольдтом (1769-1859). Это – первая физиономическая классификация основных форм растений по их внешнему облику, определяющему ландшафт местности (1806). А. Гумбольт выделил 19 основных форм растений: пальм, бананов, хвойных деревьев, кактусовых растений, лиан, лавровых деревьев, злаковидная, мхов, орхидей, мимозовых, алоэ, казуарин и др.

Известна также система "основных форм" австрийского ботаника А. Кернера, согласно которой выделено 12 форм (1863): деревья, кустарники, крупные травы, дернистые и недернистые растения, лазающие, вьющиеся и т.д.

Чуть позже классификацию "растительных форм" предложил немецкий ботаник А. Гризехбах (1872). Он выделил 7 групп основных форм. Эти группы по характеру листа и стебля делились на 54 формы.

Известна также классификация жизненных форм немецкого систематика О. Друде (1913). Он разделил растительность земного шара на шесть ботанико-географических зон, или областей, (с климатической точки зрения), и на 14 флористических царств, (по составу и происхождению растительности) сгруппированные в бореальную, тропическую и южную группы.

К группе физиологических классификаций относятся также классификации Дю Рие, Б.А. Келлера, А.В. Прозоровского, В.В. Алехина, Л.Е. Родина и др.

В дальнейшем появились классификации, основанные на специальных приспособительных признаках растений, получившие название **морфолого-биологические классификации**. К их числу относится классификация жизненных форм О.-П. Декандоля (1818). Он выделил восемь групп, в число которых вошли: однолетники, двулетники, многолетники, монокарпики, поликарпики и др. Эта классификация до сих пор широко используется в экологии и ботанике.

Е. Варминг при классификации жизненных форм главным считал способ питания растений, характер местообитания и форму роста. В классификации жизненных форм, предложенной Е. Вармингом, выделено 2 главные группы - гапаксантные растения (монокарпики, моноциклики, дициклики, полициклики и т.д.) и многолетние поликарпики. Внутри главная группа делится на подгруппы: 1) растения без или со слабой способностью к передвижению и 2) растения, способные к передвижению. Однако эта система не получила широкого распространения, во сколько не имела единого принципа, критерия, и, по сути, представляла собой таксономическую систему по вегетативным признакам.

Наиболее распространена и популярна классификация жизненных форм датского ботаника К. Раункиера (1905, 1907), основанная на положении почек возобновления по отношению к поверхности почвы в неблагоприятных условиях (зимой или в засушливый период) и характере защитных почечных покровов. Согласно этой классификации, все растения делятся на пять типов (рис. 68):

*фанерофиты (Ph)* — почки возобновления высоко над землёй (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты). У фанерофитов умеренных широт почки покрыты чешуями, защищающими внутренние части почки от высыхания и холода. В тропиках они не имеют почечных чешуй. Фанерофиты свойственны теплым и умеренным поясам Земли; в высоких широтах они представлены незначительным количеством видов (хвойные леса).

*хамефиты (Ch)* — низкие растения с почками, расположенными не выше 20—30 см над землёй и часто зимующие под снегом (кустарнички, полукустарнички, некоторые

многолетние травы). Побеги хамефитов на неблагоприятный период года не отмирают или отмирают только их верхние части. Побеги их либо лежачие, либо слишком низкорослые, вследствие этого их конусы нарастания прикрыты остатками отмерших частей растений, скученными побегами, как у растений- подушек, а зимой – снегом, поэтому хамефиты лучше приспособлены к перезимовке, чем фанерофиты.

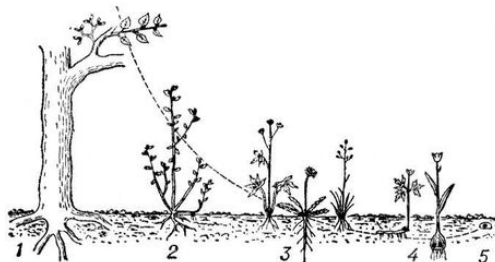


Рис. 68. Жизненные формы растений по К. Раункиеру, 1934:

1 – фанерофиты, 2 – хамефиты, 3 – гемикриптофиты, 4 – криптофиты, 5 – терофиты (от греч. слов «фанерос» — открытый, явный; «хаме» — низкий, приземистый; «геми» — полу-; «криптос» — скрытый; «терос» — лето; «фитон» — растение).

*гемикриптофиты (НК)* — травянистые многолетники с почками на уровне почвы, защищаемыми снегом и листовым опадом. К этой группе относится большинство луговых злаков и др. луговых растений.

*криптофиты (К)* — почки скрыты под землёй (корневищные, клубневые, луковичные *геофиты*) или под водой (*гидрофиты*, *гелофиты*). Надземные органы у них на неблагоприятный период года отмирают. Геофиты переносят неблагоприятное время года в виде: а) корневищ (ветреницы, купены, ландыш майский и др.); б) луковиц (виды рода *Allium*, *Gagea* и др.); в) стеблевых клубней (цикламен, картофель, хохлатка поля и др.); г) корневых клубней (многие орхидные, таволга шестилепестная и др.) В подземных органах перечисленных растений накапливается много запасных питательных веществ, к началу вегетационного периода их почки полностью формируются, быстро растут, растения рано зацветают и плодоносят. Большая часть геофитов произрастает в степях и по сухим, хорошо освещенным склонам, много их в лесах. Обычно они зацветают до появления листьев древесных растений. К подтипу гидрофитов Х. Раункиер отнес растения, живущие в воде (кубышка, кувшинка, виды рдестов и др.).

*терофиты (Th)* — однолетники, переносящие неблагоприятный период в виде семян. Важнейшая адаптивная черта этой жизненной формы – способность быстро (иногда за несколько недель) проходить годичный цикл развития от семени до семени, используя благоприятные сезонные экологические ниши. Во многих отношениях семена (споры) представляют наиболее надежный способ переживания неблагоприятного сезона (плотные покровы, состояние покоя, исключая возможность несвоевременного прорастания даже при случайном кратковременном возврате, благоприятных условий). Но однолетний цикл развития имеет и свои недостатки: ограниченную продуктивность, а потому невозможность для растения достигнуть больших размеров, заметно воздействовать на среду и быть конкурентоспособным.

К. Раункиер применил свою систему для выяснения взаимосвязи жизненных форм растений и климата, и получилась четкая картина. В «биологических спектрах» он показал участие (в %) типов жизненных форм в составе флоры разных зон и стран (табл. 21).

Таблица 21. Биологические спектры растительности в разных зонах земного шара

Область земного шара	Процент от общего числа исследованных видов				
	Ph	Ch	НК	К	Th
Тропическая зона					
Сейшельские острова	61	6	12	5	16
Ливийская пустыня	12	21	20	5	42
Умеренная зона					
Дания	7	3	50	22	18
Костромская область	7	4	51	20	18
Польша	8	4	54	15	19
Арктическая зона					
Шпицберген	1	22	60	15	2

На основании анализа биологических спектров климат влажных тропиков был назван климатом фанерофитов, климат умеренно холодных областей — климатом гемикриптофитов. Терофиты оказались господствующей группой в пустынях средиземноморского типа. Хамефиты активно участвуют и в тундровой, и в пустынной растительности (что указывает на неоднородность этой группы).

Подобные спектры могут быть очень показательными при анализе жизненных форм и в разных сообществах одной и той же климатической зоны, при антропогенных нарушениях экосистем.

В дальнейшем классификация К. Раункиера получила дальнейшее развитие. В группе фанерофитов по высоте выделяют мегафанерофиты – выше 30 м, мезофанерофиты – 8-30 м, микрофанерофиты – 2-8 м и нанофанерофиты – ниже 2 м. В группе гемикриптофитов выделяют розеточные и безрозеточные растения. Терофиты разделяют на яровые и озимые. Геофиты подразделяют по характеру вегетативного размножения.

Анализ известных ископаемых растений на предмет их отнесения к той или иной группе жизненных форм показал, что в историческом аспекте группы эти неравноценны. Последовательность их возникновения и наиболее массового развития отражает смену климатических и других мощных физико-географических комплексов условий в различные геологические периоды.

На основе анализа и соотношения жизненных форм растений, доминирующих в различные геологические эпохи, возникла теория соматической редукции (приверженцами этой теории были Краснов, Александров, Галенкин, Гроссгейм, Козо-Полянский, А.Л. Тахтаджан, Джеффри). Направление эволюции жизненных форм растений "от деревьев к травам" называют редукционной эволюцией, или соматической редукцией, и связывают с расселением цветковых растений из области их возникновения и первоначального развития (предположительно в горах тропиков и субтропиков) в области и зоны с менее благоприятным, иногда очень суровым климатом.

Шведский палеоботаник Хансен (1956), изучив морфологические особенности 36 тыс. видов пришел к выводу, что наиболее древними являются мега- и мезофанерофиты, получившие максимальное развитие в меловом периоде. В палеогене господствовали микрофанерофиты и лианы. В неогене развивались главным образом нанофанерофиты и гемикриптофиты. Самые молодые жизненные формы — хамефиты, геофиты и терофиты — максимально распространились в четвертичном периоде.

Для травянистых растений чаще пользуются классификацией русского ботаника Г. Н. Высоцкого (1915), развитой Л. И. Казакевичем (1922), в которой за основу принят характер подземных органов и способность растений к вегетативному размножению и захвату площади. Согласно этой классификации, все травянистые растения по характеру корневых систем делятся на: стержнекорневые (вегетативное размножение отсутствует), дерновинные, луковичные и клубнелуковичные (вегетативное размножение слабо выражено), корневищные, корнеотпрысковые (вегетативное размножение интенсивное).

Г.Н. Высоцкий выделил 6 отделов:

I – многолетники неспособные к вегетативному размножению

- осевые, стержне- и кистекорневые

- дерновинные растения

II – многолетники с вегетативным размножением: ползучие, корневищные и корнеотпрысковые

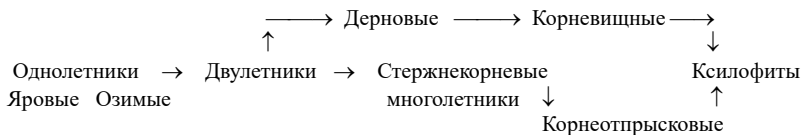
III – многолетники с надземными луковичками, пазушными клубеньками

IV – многолетники, дву- и однолетники (озимые и яровые)

V – низшие тайнобрачные

VI – ксилофиты

Взаимосвязь выделенных отделов Г.Н. Высоцкий представил в виде следующего дендрита:



Большое значение системы жизненных форм Г.Н. Высоцкого было показано Л.И. Казакевичем, который проанализировал с этих позиций разные сообщества. Согласно классификации Л.И. Казакевича жизненные формы травянистых растений представляют собой генетически связанные ряды, представленные в таблице 22:

Вегетативное размножение				
Отсутствует	Слабое		Сильное	
Стержне-корневые	Дерновинные	Луковичные и клубне-луковичные	Корневищные	Корнеотпрысковые
ν	ω	δ	μ	η

Он установил, что в лесной зоне в бору и на лугах преобладает вегетативное размножение и в травяном покрове господствуют корневищные виды. В лиственном лесу юго-востока начинают преобладать дерновинные (32%) и корневищные (25%) растения. В кустарниковой степи при сохранении господствующего положения дерновинных растений (30%) увеличивается количество стержнекорневых растений (16%), корневищных всего 10%. В черноземной и мелкоковильной степи преобладают уже стержнекорневые растения (36%) при незначительном увеличении дерновинных растений. Следовательно, в тяжелых климатических и эдафических условиях в травяном покрове господствуют дерновинные, особенно стержнекорневые растения, т.е. ксерофиты, имеющие мощную корневую систему, глубоко проникающую в почву и подпочву.

Большое значение для понимания динамической связи смены луговых растительных сообществ имеет классификация В. Р. Вильямса. Он подразделял жизненные формы злаков по способу кушения и положению почек на длиннокорневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые.

Важный вклад в развитие учения о жизненных формах растений внёс советский геоботаник И. Г. Серебряков (1962, 1964). Он дал основные определения:

1. Жизненные формы отражают особенности экологической среды через специфику роста и развития растений в господствующих почвенно-климатических и ценологических условиях
2. Среда действует на жизненную форму через изменение жизнедеятельности организма, особенно через изменение интенсивности и направления роста, а также через изменение периода вегетации

И. Г. Серебряков сделал важный вывод о том, что жизненные формы возникают не только под действием неблагоприятных факторов (как считал Раункиер), но и под влиянием благоприятных условий роста и развития. По мнению И.Г. Серебрякова, среда действует как формирующий отбирающий фактор. Наиболее крупные подразделения (отделы и типы) выделены по структуре и длительности жизни надземных скелетных осей. К их числу относятся деревья со стволом, живущим десятки и сотни лет, кустарники — с осями, живущими 20—30 лет, кустарнички — живущие 5—10 лет, а также травы с однолетними ортотропными побегам. Каждый тип детализируется далее по ряду признаков. *Древесные* растения выделяется на деревья, кустарники, кустарнички. *Полудревесные* растения включают полукустарники и полукустарнички. Наземные травы включают поликарпические травы (многолетние травы, цветут много раз)



и монокарпические травы (живут несколько лет, цветут один раз и отмирают). Водные травы разделены на земноводные травы и плавающие и подводные травы (рис. 69):

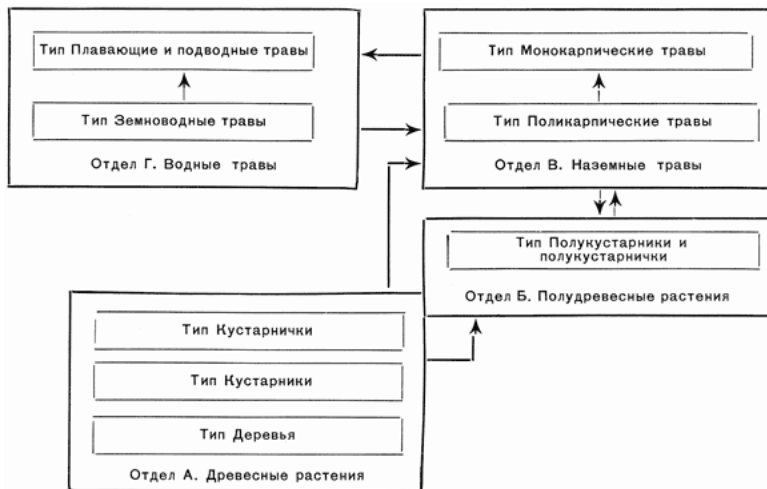


Рис. 69. Взаимосвязь жизненных форм растений согласно классификации И.Г. Серебрякова

### *Основная литература*

1. Афанасьева Н.Б., Березина Н.А. Экология растения в 2 ч. Учебник для бакалавриата и магистратуры, 2-е изд., испр. и доп. М., 2018. 336 с.
2. Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979.
3. Культиасов И. М. Экология растений. М., 1982.
4. Лархер В. Экология растений. М., 1978.
5. Одум Ю. Основы экологии. М., 1976.
6. Родман Л.С. География и экология растений: Учебное пособие. М.: ТРАНСЛОГ, 2018. 112 с.
7. Талах М. В., Горлачев В. Ю. Экология растений: курс лекций. КамГУ им. Витуса Беринга. Петропавловск-Камчатский: КамГУ им. Витуса Беринга, 2013. 184 с.
8. Шенников А.П. Экология растений. М., 1950.

### *Дополнительная литература*

1. Артамонов В.И. Растения и чистота природной среды. М., 1986.
2. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.
3. Введение в химию биогенных элементов / под ред. Е. В. Барковского. Минск, 1997.
4. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. М., 1979.
5. Добровольский В.В. Основы биогеохимии. М., 1998.
6. Люндегордт Г. Влияние климата и почвы на жизнь растения. М., 1962.
7. Муфазаров Е. Н., Креславский В. Д., Назарова Г. Н. Световая и гормональная регуляция фотосинтеза и роста растений. Пушино, 1995.
8. Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. М., 1999.
9. Рамд Ф. Основы прикладной экологии. Л., 1981.
10. Растения в экстремальных условиях минерального питания / под ред. М. Я. Школьника и Н. В. Алексеевой-Поповой. Л., 1983.
11. Растения и химические канцерогены / под ред. Э. И. Слепяна. Л., 1979.
12. Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979.
13. Слейчер Р. Водный режим растений. М., 1970.
14. Троян П. Факториальная экология. Киев, 1989.
15. Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / Под ред. Н.В. Алексеевой-Поповой. // Л., 1991.

### ***Интернет-ресурсы***

Информационные ресурсы Экологического центра. URL: <http://www.ecosystema.ru/>

Информационные ресурсы по биоразнообразию Биодат. URL: [www.biodat.ru](http://www.biodat.ru)

Национальный атлас России. URL: <http://national-atlas.ru/>

Информационные ресурсы по состоянию российских лесов. URL: [www.forest.ru](http://www.forest.ru).

Информационные ресурсы по степной программе. URL:

[www.biodiversity.ru/programs/steppe.html](http://www.biodiversity.ru/programs/steppe.html)

Учебное пособие

*ОПЕКУНОВА МАРИНА ГЕРМАНОВНА*

## **ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

---

Подписано в печать 15.04.2021. Формат 60×84/16. Печать цифровая.  
Усл. печ. л. 11,25. Тираж 100. Заказ 45.

---

Выпущено ООО «Медиапапир»  
с готового оригинал-макета, предоставленного автором.  
194021, Санкт-Петербург, Политехническая ул., д. 24, лит. В, пом. 11-Н  
№ 25, 26.  
Тел.: (812) 987-75-26  
mediapapir@gmail.com www.mediapapir.com www.mediapapir.ru