

Т. К. ГОРЫШИНА

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ



Т. К. ГОРЫШИНА

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Допущено
Министерством высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебного пособия
для студентов биологических
специальностей
университетов



МОСКВА «ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1979

ББК 28.58
Г70

Рецензенты:

кафедра систематики растений и геоботаники Тартуского университета
(зав. кафедрой чл.-корр. АН ЭССР Х. Трасс);
доктор биол. наук В. М. Свешникова)
(Ботанический институт АН СССР им. В. Л. Комарова)

Горышина Т. К.
Г70 **Экология растений: Учеб. пособие. — М.: Высш. школа,**
1979. — 368 с., ил.
В пер.: 1 р. 30 к.

В пособии освещаются закономерности взаимодействия растений с окружающей средой. Дается характеристика роли основных экологических факторов в жизни растений, их структурных, физиологических и сезонных адаптаций, краткий обзор учения о жизненных формах. Особо подчеркнута роль влияния человека на среду; освещена экология городских растений. В пособии содержатся также разделы, посвященные периодическим явлениям в жизни растений (биохронология) и экологической структуре вида.

Г $\frac{21006-308}{001(01)-79}$ 67-79

2004000000

ББК 28.58
581.5

В наше время бурного научно-технического прогресса и все возрастающего влияния человека на природу экология, исследующая природные взаимосвязи и позволяющая предсказать последствия их нарушения, все больше становится научной основой рационального природопользования и охраны природы. В круг проблем экологии включаются вопросы охраны животного мира и окружающей его среды, борьбы с грозными последствиями загрязнений среды, экологического воспитания и просвещения, морально-этические, философские и даже правовые вопросы. Без преувеличения можно сказать, что экология становится наукой не только биологической, но и социальной.

Советский Союз — первое в мире государство, в котором охрана природных ресурсов входит в основной закон страны. Статья 18 Конституции гласит: «В интересах настоящего и будущих поколений в СССР принимаются необходимые меры для охраны и научно обоснованного, рационального использования земель и ее недр, водных ресурсов, растительного и животного мира, для сохранения в чистоте воздуха и воды, обеспечения воспроизводства природных богатств и улучшения окружающей человека среды».

Первоначально под термином «экология»¹ подразумевали круг вопросов, касающихся взаимоотношений организма (растения или животного) с окружающей средой. С развитием науки содержание экологии расширялось и обогащалось, в ней формировались (или от нее отделялись) различные ветви, так что современная экология объединяет целую систему биологических дисциплин.

Соответственно объекту изучения самостоятельно существуют экология растений и экология животных. Подход к объекту у них несколько различен (отсюда различие методов и отчасти — понятий). Для экологии растений традиционен акцент на взаимоотношения со средой на уровне особи; отношения же со средой совокупностей особей (популяций, растительных сообществ, или ценозов) с давних пор служат предметом изучения самостоятельной отрасли ботаники — фитоценологии (за исключением англо-американской экологии растений, включающей и фитоценологию). Экология животных охватывает и организменный, и популяционный, и отчасти цено-тический уровень.

В последние десятилетия быстрыми темпами развивается раздел экологии, исследующий структуру и функции целых экосистем различного масштаба — от экосистемы небольшого пруда до всей биосферы. Эта ветвь, получившая название «общей экологии», исследует также общие для любых экосистем вопросы, как продуктивность, круговорот веществ (биогеохимические школы) и поток энергии, трофические уровни и цепи (сети) пита-

¹ Термин «экология», введенный в науку в 1866 г. немецким зоологом Э. Геккелем, происходит от греческого слова «ойкос» (дом, убежище). От этого же корня древнегреческого языка образованы слова «экономика», «оикмена» (вся известная грекам в то время часть земной суши).

ния и т. д. (см. вышедшие в последние годы книги: «Экология» Ю. Одума, 1968, «Основы экологии» Ю. Одума, 1975, «Биосфера и место в ней человека» Дювилье и Танга, 1973, и ряд других руководств).

Вместе с тем развиваются и отдельные традиционные отрасли экологии как разделы биологической науки. К их числу принадлежит и экология растений. Взаимоотношения со средой исследуются в настоящее время на разных уровнях организации (от молекулярного до экотического) с широким применением экспериментальных методов. Экологические идеи, экологический подход к объекту проникают в самые разные ботанические дисциплины. Действительно, без информации о влиянии среды и ответных реакциях растения невозможно объяснить многие особенности строения растений, их жизненных функций, наследственной основы, наконец, позицию их и растительном сообществе. Поэтому экология растений — одна из основных дисциплин в системе подготовки специалистов-ботаников любого профиля, так же как и преподавателей-биологов.

Настоящее учебное пособие написано на основе курса лекций, читаемого автором в течение многих лет на биолого-почвенном факультете Ленинградского университета для студентов, специализирующихся по ботанике и почвоведению.

Со времени выхода последнего советского учебника по данному предмету («Экология растений» А. П. Шенникова, 1950) прошло около тридцати лет; отсюда понятны те трудности, которые встали перед автором при написании настоящего руководства. За эти годы накоплен огромный объем новой экологической информации; возникли и оформились целые новые разделы экологии растений (такие, например, как цитозэкология, антэкология, отдельные разделы экологической физиологии, биоритмология и др.); еще теснее переплелась экология с другими отраслями ботаники; наконец, изменилось само положение и значение экологии в системе наук о живой природе. В связи с этим потребовалось значительно обновить содержание курса экологии растений. Вместе с тем необходимо было сохранить и ряд традиционных моментов, определяемых объемом и содержанием университетских программ. Поскольку курс общей экологии (на экосистемном уровне) читается студентам отдельно, на следующем году обучения, рамки настоящего курса сознательно ограничены лишь аутоэкологической информацией. Отсюда и традиционное изложение материала по отдельным экологическим факторам, определившее структуру учебного пособия¹. При другой системе преподавания экологических дисциплин оно может быть использовано как пособие к соответствующим разделам экологии.

В связи с тем, что в новейших классификациях грибы образуют самостоятельное царство, возник вопрос о правомерности помещения материалов по экологии грибов в пособие, озаглавленное «Экология растений». Основываясь на большом сходстве экологических закономерностей в жизни грибов и растений, автор взял на себя смелость не следовать строго разграничению царств живой природы и использовать в настоящем пособии ряд примеров из жизни грибов.

¹ Некоторое отступление от обычного плана — помещение исторического обзора в конце курса — определяется тем, что студенту будет легче проследить развитие экологических идей и понятий после ознакомления с ними.

При отборе материала автор пытался, насколько возможно, не дублировать смежные курсы. Так, характеристика почвенных экологических факторов дана очень кратко, поскольку одновременно студентам читается курс почвоведения; не затронуты многие вопросы экологической анатомии, излагаемые в курсах морфологии и анатомии растений, и т. д. Напротив, в ряд разделов введена эколого-физиологическая информация, обычно очень скупо представленная в университетских курсах физиологии и биохимии растений.

В связи с тем, что усвоение многочисленных экологических терминов нередко представляет известные трудности для учащихся, в настоящем руководстве помещен краткий указатель терминов.

Хорошо представляя себе, что при написании пособия многие трудности преодолеть не удалось, автор будет искренне признателен студентам, преподавателям и специалистам за критические замечания и пожелания.

Пользуюсь случаем выразить благодарность И. Г. Лаверычевой, Т. А. Мазинг, В. А. Мазингу, А. К. Фролову, оказавшим неоценимую помощь при подготовке рукописи и иллюстраций.

Автор

РАСТЕНИЕ И СРЕДА

СРЕДА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В широком смысле под средой (или окружающей средой) понимают совокупность материальных тел, явлений и энергии, влияющих на живой организм. Однако разные элементы среды далеко не одинаково воспринимаются живым организмом, поскольку значение их для жизни различно. Среди них есть практически безразличные для растений, например инертные газы, содержащиеся в атмосфере. Другие элементы среды, напротив, оказывают существенное влияние на растения. Их называют экологическими факторами (например, свет, вода в почве и атмосфере, движение воздуха, дымовые газы, засоление грунтовых вод, естественная и искусственная радиоактивность и т. д.). С появлением новой информации перечень экологических факторов возрастает, поскольку в ряде случаев обнаруживается, что растения способны реагировать на элементы среды, ранее считавшиеся безразличными (например, магнитное поле Земли, сильный шум).

В отличие от понятия среды в широком смысле совокупность экологических факторов иногда называют действенной средой. Возможно и более конкретное, пространственное понимание среды, как непосредственного окружения организма; в этом смысле часто говорят о среде обитания. В земных условиях существуют четыре типа среды для живого организма: водная, наземная (воздушная), почвенная и другой организм (для паразитов).

От понятия среды следует отличать понятие условия существования. Так называют совокупность жизненно необходимых факторов, без которых растение не может существовать (свет, вода, тепло, воздух, почва). В отличие от них другие экологические факторы, хотя и оказывают на растение существенное влияние, не являются для него необходимыми (например, ветер, дымовые газы и т. д.).

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

I. Абиотические факторы:

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

б) эдафические (или почвенно-грунтовые) — механический и химический состав почв, их физические свойства и т. д.;

в) топографические (или орографические) — условия рельефа.

Некоторые авторы выделяют отдельно группу химических факторов (например, соленость воды для водных организмов и т. д.), однако в таком случае в эту группу пришлось бы поместить и часть эдафических факторов (засоление почвы, содержание в ней питательных элементов), т. е. неоправданно разделить влияние на растение различных свойств единой почвенной среды.

Приведенная классификация абиотических факторов относится в основном к наземным растениям. На водные растения влияет иной комплекс факторов, определяемый свойствами воды как среды обитания (см. гл. IV); например, для них весьма существенны факторы гидрофизические и гидрохимические.

II. Биотические факторы:

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

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

В группу биотических факторов входит и влияние на растения микроорганизмов (микробогенные факторы). В связи с тем, что в последнее время грибы выделяют в самостоятельное царство живой природы, можно говорить отдельно и об их влиянии на растения как о микобогенных факторах.

Нередко в группу биотических факторов помещают и влияние человека на растения. Однако как по специфическим формам воздействия (таким, например, как сознательное изменение растений и среды или влияние через хозяйственную деятельность), так и по масштабам последствий, особенно возросшим в последние десятилетия, влияние человека, несомненно, заслуживает выделения в особую группу антропогенных факторов.

В эту простейшую классификацию укладываются далеко не все, а только главные экологические факторы. Есть и другие, менее существенные для жизни растений (например, атмосферное электричество, магнитное поле Земли, ионизирующие излучения и др.). Приведенное деление в значительной степени условно: например, такие эдафические факторы, как тепловой и водный режим почвы, не только характеризуют саму почву, но в большой мере определяются солнечной радиацией и режимом осадков, т. е. служат и факторами климатическими. Нет необходимости подчеркивать, что среда действует на растение как единое целое, а разделение факторов и их классификация — не более как методический прием, облегчающий изучение и изложение закономерностей взаимосвязи растения и среды.

По характеру воздействия на организм многие авторы различают экологические факторы прямодействующие (непосредственно

влияющие на обмен веществ, формообразовательные процессы, развитие) и косвеннодействующие (влияющие на организм через изменение других факторов). Однако такое разделение не совсем правомерно, поскольку один и тот же фактор может быть и прямодействующим (например, действие тепла на рост), и косвеннодействующим (действие тепла на влажность почвы и через нее — на водный режим растения). Поэтому лучше говорить не о разделении самих факторов, а о их прямом и косвенном действии на растение.

В природных условиях далеко не всегда можно расчленить влияние отдельных факторов и их последствия: так, сильное освещение очень часто связано с увеличением нагревания воздуха и почвы, их иссушением и т. д.

СХЕМА ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА НА РАСТЕНИЕ

Влияние экологических факторов на живой организм весьма многообразно. Одни факторы — ведущие — оказывают более силь-

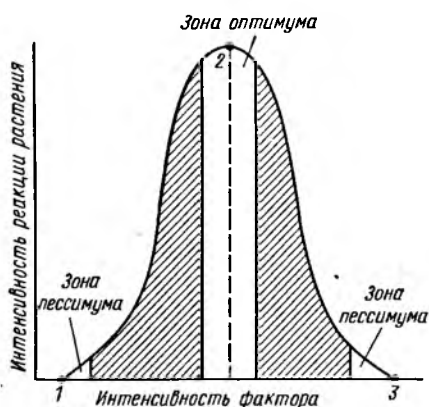


Рис. 1 Схема действия экологического фактора на растение. Кардинальные точки:

1 — минимум, 2 — оптимум, 3 — максимум

ное влияние, другие — второстепенные — действуют слабее; одни влияют на все стороны жизни растения, другие — на какой-либо определенный жизненный процесс. Тем не менее можно представить общую схему действия экологического фактора. На рис. 1 по оси абсцисс отложена интенсивность фактора (например, температура, концентрация солей в почвенном растворе, освещенность местообитания, влажность почвы и т. д.), а по оси ординат — реакция организма на экологический фактор в ее количественном выражении (это может быть интенсивность того или иного физиологического процесса — фотосинтеза, поглощения воды корнями, роста и т. д.; морфологическая характеристика — высота растения, размеры листьев, количество семян и т. д.; наконец, показатель, характеризующий популяцию, — численность особей на единицу площади, частота встречаемости и др.). Диапазон действия экологического фактора (или область толерантности) ограничен точками минимума (рис. 1, 1) и максимума (рис. 1, 3), соответствующими крайним значениям данного фактора, при которых возможно существование растения. Точка на оси абсцисс, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности растений, означает

ка — высота растения, размеры листьев, количество семян и т. д.; наконец, показатель, характеризующий популяцию, — численность особей на единицу площади, частота встречаемости и др.). Диапазон действия экологического фактора (или область толерантности) ограничен точками минимума (рис. 1, 1) и максимума (рис. 1, 3), соответствующими крайним значениям данного фактора, при которых возможно существование растения. Точка на оси абсцисс, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности растений, означает

оптимальную величину фактора — это точка оптимума (рис. 1, 2); впрочем, обычно трудно определить оптимальное значение фактора с достаточной точностью, чаще говорят о зоне оптимума или — в более широком значении — зоне комфорта. Точки оптимума, минимума и максимума составляют три кардинальные точки, определяющие возможности реакции организма на данный фактор. Крайние участки кривой, выражающие состояние угнетения при резком недостатке или избытке фактора, называют областями пессимума; им соответствуют пессимальные значения фактора. Вблизи критических точек лежат сублетальные величины фактора, а за пределами зоны толерантности — летальные.

Условия среды, в которых какой-либо фактор (или несколько) выходит за пределы зоны комфорта и оказывает угнетающее действие, в экологии часто называют крайними (или экстремальными, трудными). Это выражение характеризует не только экологические ситуации (очень высокие или очень низкие температуры, сильная сухость, высокая концентрация вредных солей в почве и пр.), но и такие местообитания, где условия близки к пределам возможности существования для растений, — пустыни, высокогорья, арктические и антарктические области и т. д. (иногда «крайние» и в географическом смысле).

Количественные закономерности реакции организмов на действие экологического фактора различаются в соответствии с условиями их обитания.

Это различие может выражаться в положении оптимума на шкале экологического фактора (рис. 2, А): например, у растений из холодных районов он сдвинут в область низких температур, у видов из теплых или жарких местообитаний оптимум лежит в области высоких температур. Различна может быть и ширина диапазона фактора (или зоны оптимума) (см. рис. 2, Б). Так, есть растения, для которых оптимальна определенная величина освещенности — например, некоторые крайне тенелюбивые лесные травы, мхи, обитающие в пещерах, или очень светолюбивые высокогорные травы и кустарнички, но есть виды, одинаково хорошо растущие и при полной освещенности, и при значительном затенении (ежа — *Dactylis glomerata*).

Точно так же одни луговые травы предпочитают почвы с определенным, довольно узким диапазоном кислотности, другие хорошо растут при широком диапазоне рН — от сильно кислого до щелочного. Первый случай свидетельствует об узкой экологической амплитуде растений (они являются стенобионтными, стенофитными), а второй — о широкой (растения эврибионтные, эвритопные). Однако это отнюдь не характеризует специфичность вида по отношению к любому экологическому фактору: вид может иметь узкую амплитуду по отношению к одному фактору и широкую — по отношению к другому (например, быть приуроченным к узкому диапазону температур и широкому диапазону солености).

Факторы среды действуют на растение одновременно и совместно, причем действие одного фактора в большой степени зависит от «экологического фона», т. е. от количественного выражения других факторов. Это явление взаимодействия факторов хорошо видно на приме-

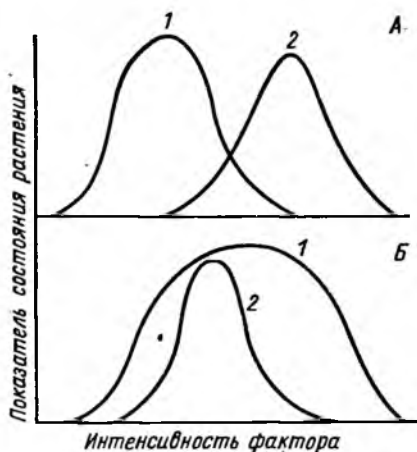


Рис. 2. А — различные положения оптимума по отношению к экологическому фактору у двух разных видов (1, 2); Б — различная ширина экологической амплитуды (схема)

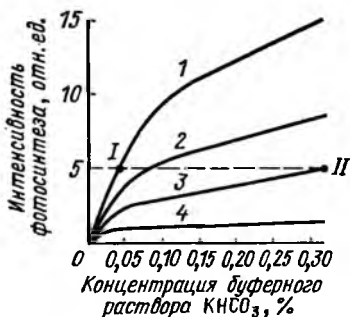


Рис. 3. Зависимость фотосинтеза водяного мха *Fontinalis* от содержания углекислоты в воде при разных уровнях освещенности (по Harder R., 1921): 1 — 18 000 лк, 2 — 6000 лк, 3 — 3000 лк, 4 — 667 лк; I, II — см. объяснения в тексте

ре, представленном на рис. 3: освещенность по-разному действует на интенсивность фотосинтеза водяного мха *Fontinalis* при разном содержании CO_2 в воде. Тот же пример показывает, что сходный биологический эффект может получиться при частичной замене действия одного фактора другим: так, одна и та же интенсивность фотосинтеза может быть достигнута или увеличением освещенности до 18 тыс. лк (точка I на кривой 1), или — при слабой освещенности — повышением в несколько раз концентрации CO_2 (точка II на кривой 3). Здесь проявляется частичная взаимозаменяемость действия одного экологического фактора другим. В то же время ни один из необходимых растению экологических факторов не может быть полностью заменен другим: зеленое растение нельзя вырастить в полной темноте даже при очень хорошем почвенном питании или на дистиллированной воде при самом оптимальном тепловом режиме. Иными словами, существует частичная заменяемость основных экологических факторов и вместе с тем их полная незаменимость (в этом смысле иногда говорят также об их равнозначной важности для жизни растения). Если значение хотя бы одного из необходимых факторов выходит за пределы диапазона толерантности (ниже минимума или выше максимума), то существование организма становится невозможным.

В случае если какой-либо из факторов, составляющих условия существования, имеет пессимальное значение, то он ограничивает действие остальных факторов (как бы благоприятны они ни были) и определяет конечный результат действия среды на растение; изменить этот результат в таком случае можно только воздействием на ограничивающий фактор. Этот «закон ограничивающего фактора» вначале был сформулирован в агрохимии (Ю. Либих, 1840). Было замечено, что при недостатке в почве или питательном растворе одного из необходимых химических элементов никакие удобрения, содержащие другие элементы, на растение не действуют, и только добавление «иона в минимуме» дает прибавку урожая. Многочисленные примеры действия ограничивающих факторов в природе (не только при их минимальных, но и максимальных значениях, например, высокая температура, сильная засоленность) показывают, что это явление имеет общеэкологическое значение. Один из таких примеров — угнетение травянистых растений под пологом буковых лесов, где при оптимальном тепловом режиме, повышенном содержании углекислоты, достаточно богатых почвах и прочих оптимальных условиях возможности развития трав ограничиваются резким недостатком света.

Выявление «факторов в минимуме (максимуме)» и устранение их ограничивающего действия, иными словами, оптимизация среды для растений, составляют важную практическую цель в рациональном использовании растительного мира.

РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ДЕЙСТВИЕ СРЕДЫ

На влияние условий среды (особенно неблагоприятных) живые организмы реагируют определенными действиями или изменением состояния, которые в конечном итоге приводят к выживанию вида (конечно, если влияние среды не достигает летальных пределов). Существуют два основных способа преодоления неблагоприятных влияний: их избегание (*avoidance*) и приобретение выносливости (*tolerance*). Первый в гораздо большей степени используется животными, обладающими подвижностью (передвижение из неблагоприятных условий в благоприятные, включая таксисы, миграции и т. д.). Большинство растений лишено такой возможности, за исключением одноклеточных водорослей, а у высших растений — некоторых случаев перемещения основных частей растения благодаря ростовым реакциям, например вынос листьев к свету в верхние ярусы тропического леса у светолюбивых древесных лиан. (Правда, растения могут избегать временных неблагоприятных влияний путем соответствующей организации жизненных процессов во времени — сезонных адаптаций. О них речь пойдет ниже.) Недоступен для растений и такой путь преодоления неблагоприятных условий среды, используемый животными, как выработка определенных

форм поведения — устройство жилищ, защитные действия против нападения и т. д. Основная «стратегия жизни» у растений — пластичность структур и функций, выработка приспособительных (адаптивных) изменений строения и процессов жизнедеятельности.

Эти изменения могут носить характер модификационных — ненаследственных, исчезающих у особи или ее потомства, как только исчезнут вызвавшие их условия, или генотипических — наследственно закрепленных.

Морфологические адаптивные изменения можно проследить на разных уровнях организации — от клеточного и тканевого (форма и размеры клеток и некоторых органелл, структура тканей, развитие специализированных тканей) до уровня целого организма (изменение размеров, формы роста, соотношения разных органов и т. д.).

Физиологическая и биохимическая пластичность растений проявляется в адаптивном изменении химического состава, интенсивности физиологических процессов и их устойчивости. Иногда отдельно рассматривают систему биологических адаптаций, обеспечивающих сферу размножения, куда относятся приспособления к опылению, высокая продуктивность семян (спор), органы вегетативного размножения, способы распространения зачатков. Но в сущности эти чрезвычайно важные приспособления, от которых зависит непрерывность существования вида в данных условиях, сводятся к изменениям или морфологическим (форма цветка, семян, спор), или физиологическим (секреция нектара, высокая интенсивность фотосинтеза, обеспечивающая образование достаточного количества семян, и др.).

В областях с ясно выраженной климатической ритмикой для растений существует еще один путь приспособительных изменений — выработка определенной **временной организации** жизненных процессов, или сезонной ритмики (чередование активных и покоящихся фаз; изменение сроков и продолжительности разных этапов годичного цикла развития, занятие определенных сезонных экологических ниш).

Сочетание перечисленных форм приспособительных изменений, происходящих в процессе длительной эволюции в определенных условиях, приводит к тому, что растение достигает состояния адаптации. Согласно определению А. А. Парамонова, адаптация проявляется в динамическом соответствии морфофизиологической организации и приспособительных реакций животного или растения к типичным и ведущим условиям среды, в которых организм сложился. Адаптивная организация обеспечивает не только выживание индивидуума, но и успешное существование вида. Следовательно, она должна обеспечивать прохождение всего жизненного цикла, включая генеративные фазы¹, а также уровень био-

¹ У растений в отдельных случаях, например в глубокой лесной тени, существование популяции может поддерживаться и с помощью вегетативного размножения при подавленном генеративном.

логической продуктивности, необходимый для поддержания численности вида и его положения в биогеоценозе. Критерием эффективности адаптации на популяционном уровне может служить повышение коэффициента размножения и снижение коэффициента смертности. Таким образом, адаптация направлена на преодоление неблагоприятных условий путем повышения «коэффициента полезного действия» процессов жизнедеятельности. Этим адаптивные изменения отличаются от изменений, являющихся прямым следствием воздействия среды (таких, как уменьшение размеров растений при голодании или повышение испарения воды листьями при большой сухости).

Термином «адаптация» иногда обозначают не только результат процесса приспособления, но и сам процесс (в этом случае лучше говорить об адаптациогенезе), а также отдельные адаптивные признаки, например крылатые выросты семян как адаптация к распространению ветром.

Конечно, далеко не все черты организации и жизнедеятельности растения следует рассматривать как адаптивные, «нацеленные» на обеспечение существования в данной среде. Есть целый ряд конституционных, наследственных признаков, не связанных очевидно с влиянием среды (очертания лепестков, форма жилкования и т. п.). Другие признаки, возможно, сохраняются как следы адаптации к иному комплексу условий в прошлом.

Следует иметь в виду, что соответственно наследственно сложившимся особенностям, отражающим условия формирования вида, его лабильности, способности к приспособлению и т. д., разные растения неодинаково воспринимают одну и ту же среду, проявляя известную избирательность. Поэтому можно сказать, что конечный результат влияния среды во многом определяется биологическими особенностями самого растения. По выражению А. П. Шенникова, растение отчасти само является фактором своего существования.

Влияние растений на среду. Растение — не только объект многообразных влияний, но и само действует на окружающую среду. Существенные изменения в нее растение вносит даже при изолированном, одиночном произрастании. Ничтожные по размерам накипные лишайники, поселившись на камне, в процессе обмена веществ выделяют органические кислоты, способствующие разрушению субстрата; одиночное дерево затеняет пространство под кроной и изменяет его микроклимат, иссушает корнеобитаемые горизонты почвы, изменяет химический состав почвы под кроной благодаря воздействию опада и корневым выделениям, потребляет из воздуха углекислоту, выделяет кислород и другие газообразные продукты обмена и т. д. Тем более сильное влияние на среду оказывают растительные сообщества благодаря массе растений, сближенному произрастанию, сомкнутости. Так, сплошной покров ряски на поверхности пруда может существенно изменить газовый и солевой режим водоема. Внутри лесного насаждения создается особый микроклимат, резко отличающийся от условий открытого пространства по

режимам освещенности, температуры, влажности, газовому составу приземного слоя воздуха и другим факторам среды.

Изменение растениями и другими обитателями биогеоценоза — животными, грибами, микроорганизмами — комплекса экологических факторов служит причиной того, что растение реально испытывает влияние не тех условий среды, которые определяются географическим и топографическим положением места произрастания, а совсем иного комплекса условий, сильно измененного влиянием сообитателей. В связи с этим различают понятия экотопа (первичный комплекс факторов физико-географической среды) и биотопа, или местообитания (условия среды, видоизмененные средообразующей деятельностью живых организмов).

СВЕТ И ЕГО РОЛЬ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

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

ХАРАКТЕРИСТИКА СВЕТА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА

Солнечная радиация представляет собой электромагнитное излучение в широком диапазоне волн, составляющих непрерывный спектр от инфракрасных лучей с длиной волны около 3—4 тыс. нм до ультрафиолетовых с длиной волны 290—380 нм. Лучи короче 290 нм, губительные для живых организмов, поглощаются слоем озона и до земли не доходят. Видимый свет, как известно, ограничен областью от 380 (крайние фиолетовые лучи) до 750 нм (дальние красные лучи).

На Землю поступает около одной двухмиллиардной всей излучаемой Солнцем энергии, что составляет (за пределами земной атмосферы) 1,95 кал/см²·мин, или 136 мВт/см² («солнечная постоянная»). Растительный покров воспринимает солнечную радиацию, прошедшую сквозь атмосферу и значительно измененную по количеству и составу. Как видно на рис. 4, 42% всей падающей радиации (33% + 9%) отражается атмосферой в мировое пространство, 15% поглощается толщей



Рис. 4. Баланс солнечной радиации на земной поверхности в дневное время (по Walter H., 1951)

атмосферы и идет на ее нагревание и только 43% достигает земной поверхности. Эта доля радиации состоит из прямой радиации (27%) — почти параллельных лучей, идущих непосредственно от Солнца и несущих наибольшую энергетическую нагрузку, и рассеянной (диффузной) радиации (16%) — лучей, поступающих к Земле со всех точек небосвода, рассеянных молекулами газов воздуха, капельками водяных паров, кристалликами льда, частицами пыли, а также отраженных вниз от облаков. Общую сумму прямой и рассеянной радиации называют суммарной радиацией.

Растения, основная масса которых расположена над поверхностью земли, получают часть радиации и в виде света, отраженного от поверхности почвы, воды и других растений. Эта часть — отраженная радиация — обозначена на рис. 4 пунктирной стрелкой, а величина ее зависит от свойств отражающей поверхности.

Количественная характеристика света как фактора среды зависит от области ее применения (в технике, живописи, фотографии, гигиене и т. д.). Определяя мощность источника излучения, говорят о силе света; впечатление, производимое светящимся предметом на глаза человека, выражают понятием яркости. Энергетической количественной характеристикой солнечного излучения служит поток лучистой энергии, который приходит на перпендикулярную лучам поверхность в единицу времени. Она называется интенсивностью радиации или облученностью и выражается в энергетических единицах ($\text{Дж/см}^2 \cdot \text{мин}$ или Вт/см^2)¹. Эта характеристика весьма употребительна в климатологии, в частности в разделе, занимающемся изучением солнечной радиации — актинометрии. Она широко применяется и в экологии для оценки световых условий местообитания растений, а также в работах по физиологии растений, агрометеорологии и т. д.

Наряду с этим широко пользуются и характеристикой освещенности (светового потока, приходящегося на единицу площади поверхности). Единицей освещенности служит люкс (лк) — световой поток в 1 люмен, приходящийся на 1 м^2 . Это очень небольшая величина, поэтому освещенность в естественных местообитаниях обычно выражают в тысячах люксов (килолюксах). Энергетические единицы можно перевести в единицы освещенности и наоборот с помощью пересчетных коэффициентов — энергетических эквивалентов люкса и световых эквивалентов радиации.

Интенсивность прямой солнечной радиации измеряют с помощью специальных приборов — актинометров и пиргелиометров, интенсивность суммарной радиации — с помощью пиранометров. Рассеянная радиация измеряется также пиранометрами, затеняемыми от прямых солнечных лучей специальным экраном. Для измерения освещенности служат люксметры. Ниже приведены примеры освещенности в различных условиях (по Шаронову В. В., 1961).

¹ В климатологии солнечную радиацию принято выражать также в калориях (кал). $1 \text{ кал} = 4,19 \text{ Дж}$.

На верхней границе земной атмосферы

135 000¹

Дневная освещенность:

при безоблачной погоде

50 000—90 000

при пасмурном небе

3 000—30 000

На столе под настольной лампой

20—100

«Белая ночь» в Ленинграде (в безоблачную полночь)

1

В ясную лунную ночь

0,1—0,2

¹ По другим источникам, 127 000.

Для оценки света, получаемого растениями, кроме количественной характеристики очень важно знать и качественный состав света, т. е. соотношение лучей с разной длиной волны, или спектральный состав. Следует иметь в виду, что человеческий глаз и растение по-разному воспринимают спектральный состав света. Как видно на рис. 5, для глаза наиболее яркие лучи в желто-зеленой части спектра, в то время как для зеленых растений наиболее важны красные и синие лучи, поглощаемые хлорофиллом. Поэтому, рассматривая свет как фактор среды для растений, следует и оценивать его «глазами растения» (К. А. Тимирязев).

Качественный состав света. В экологии и физиологии растений качественный состав света принято выражать по содержанию в нем

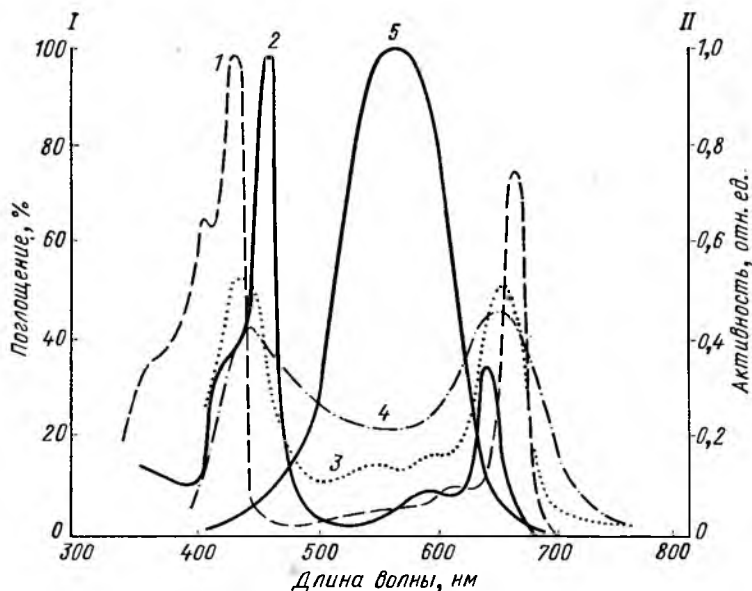


Рис. 5. Спектры поглощения пигментов листа и спектры действия некоторых физиологических процессов (по Тоомннгу Х. Г. и Гуляеву Б. И., 1967; Алексееву В. А., 1975):

1—2 — коэффициенты поглощения лучистой энергии хлорофиллами «а» и «б», 3 — синтез хлорофилла, 4 — фотосинтез, 5 — кривая «относительной видности» для человеческого глаза. Оси ординат: I — для кривых 1—2, II — для кривых 3—5

тех лучей, которые оказывают наибольшее физиологическое воздействие на растения. В спектре солнечных лучей выделяют область фотосинтетически активной радиации (ФАР), используемой растениями в процессе фотосинтеза. Это лучи с длиной волны 380—710 нм¹. Для ФАР определяют интенсивность, выражая ее в энергетических единицах (Дж/см²·мин и др.), а также процент содержания лучей определенной длины волны или всей ФАР в общем потоке радиации.

В зависимости от высоты Солнца прямая радиация содержит от 28 до 43% ФАР; рассеянная радиация при облачном небе — 50—60; рассеянная радиация голубого неба — до 90% (в основном за счет синей компоненты ФАР).

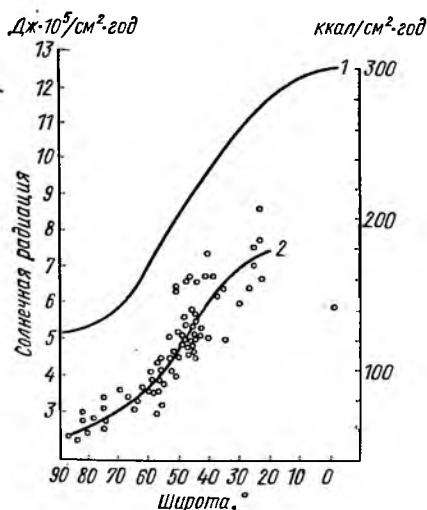
Способы количественной характеристики спектрального состава сводятся к определению относительной доли ФАР в световом потоке с помощью пиранометров с селективными фильтрами, позволяющими вычленить отдельные спектральные области. Такие приборы называют фитопиранометрами. Можно пользоваться и данными по освещенности, переводя их в интенсивность ФАР по коэффициентам, вычисленным разными исследователями. Ниже приводится энергетический эквивалент 1 лк для области ФАР.

Высота солнца, °	Число кал/см ² ·мин ФАР, соответствующее 1 лк	Авторы
11	$5,71 \cdot 10^{-6}$	В. П. Рвачев и др., 1963 В. С. Хазанов и Ю. Л. Цельникер, 1968
19	$5,72 \cdot 10^{-6}$	
30	$5,76 \cdot 10^{-6}$	
40—50	$5,70 \cdot 10^{-6}$	

Закономерности распределения солнечной радиации. Количество солнечной радиации, поступающей на земную поверхность, в первую очередь определяется географической широтой местности. Для характеристики распределения радиации на земном шаре пользуются понятием соляриного климата — тех климатических условий, которые создавались бы

Рис. 6. Изменения среднегодовых величин солнечной радиации с географической широтой (по Тверскому П. Н., 1962):

1 — на верхней границе атмосферы, 2 — на земной поверхности



¹ За рубежом многие авторы ограничивают область ФАР лучами 400—700 нм.

Таблица 1. Количество солнечной радиации на разных широтах северного полушария, получаемое в предположении отсутствия атмосферы (по Алисову Б. П. и др., 1952)

Широта, °	Летнее полугодие		Год	
	ккал/см ²	кДж/см ²	ккал/см ²	кДж/см ²
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 2. Суточные суммы солнечной радиации на разной широте (I — кал/см²·сут, II — Дж/см²·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	2719	728	3210	707	2962	624	2615	634	2656

Таблица 3. Изменение прихода солнечной радиации (I—ккал/см², II—кДж/см²) с географической широтой (по Кондратьеву К. Я., 1954)

Станция	Широта	Суммарная радиация									
		зима		весня		лето		осень		год	
		I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Бухта Тихая	80°19' с. ш.	0	0	23	96	31	130	2	8	56	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

на Земле в отсутствие атмосферы, под влиянием только солнечной радиации. Теоретически вычисленные для таких условий суммы дают представление о диапазоне широтных различий получаемой земным шаром радиации (табл. 1). В действительности благодаря атмосферным влияниям различия реального прихода радиации на земную поверхность разных широт менее резки; тем не менее широтная зональность выражена достаточно четко. Она прослеживается также по различной интенсивности солнечной радиации на разных широтах в одни и те же календарные даты (табл. 2), по годовым суммам радиации (табл. 3) и по ее среднегодовым величинам (рис. 6).

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

Для растительного покрова важна не столько общая сумма радиации за год, сколько обеспеченность ею вегетационного периода.

Как показано в табл. 3, если учитывать радиацию только в течение вегетационного сезона, то различие между северными и южными широтами меньше, чем по годовой сумме, поскольку на севе-

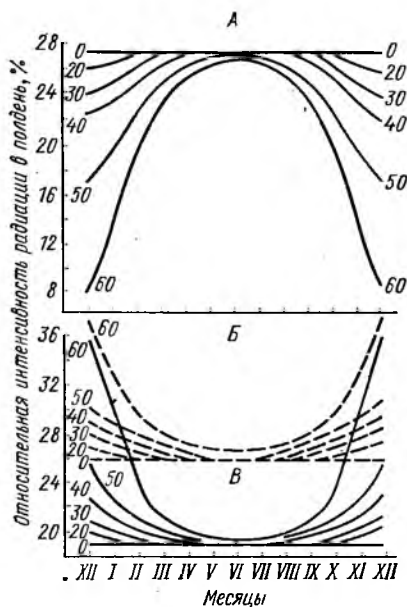


Рис. 7. Годовой ход потока прямой солнечной радиации в полдень для синей (А), красной (Б) и дальней красной (В) области спектра (по Шульгину И. А., 1967). Цифры около кривых обозначают географическую широту

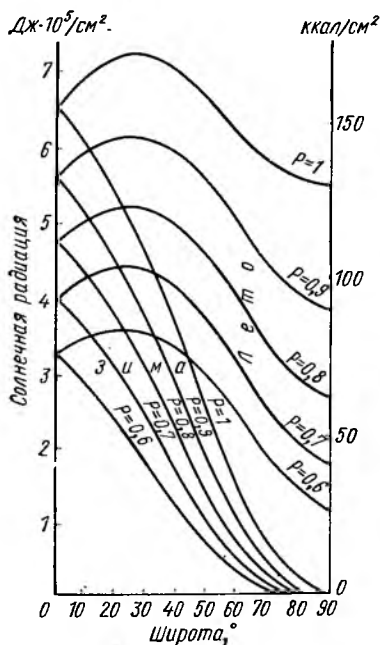


Рис. 8. Влияние прозрачности атмосферы на приход радиации на разных широтах (по Тверскому П. Н., 1962):
 p — коэффициент прозрачности

ре сниженная интенсивность радиации в известной мере компенсируется продолжительностью летнего дня.

Широтным изменениям подвержены не только количество радиации, но и ее качественный состав. Об этом свидетельствует различное содержание ФАР в солнечной радиации в разных географических зонах (рис. 7).

Кроме общегеографических закономерностей на количество света, получаемого растениями, существенно влияет ряд причин местного характера. Одна из них — состояние атмосферы (прозрачность или, напротив, замутненность вследствие примесей, загрязнения и т. д. — рис. 8).

На рис. 9 на фоне общего увеличения годовых сумм радиации от высоких широт к низким хорошо видно уменьшение радиации, соответствующее крупным индустриальным центрам. Другая причина — особенности рельефа местности. Известно, что при падении лучей на наклонную поверхность приход энергии уменьшается в зависимости от угла падения; в распределении солнечной радиации имеют значение крутизна склона и его ориентация по отношению к странам света. На рис. 10 хорошо виден различный режим радиации, создающийся на склонах разной крутизны и ориентации.

В результате растения, растущие совсем близко друг от друга, но на разных элементах рельефа, могут оказаться в условиях освещенности, различие которых сравнимо с зональными. Так, южный склон крутизной 20° на широте Ленинграда (60° с. ш.) в летний день получает больше солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность на широте Харькова (50° с. ш.). И наоборот, на широте Харькова на северный склон с крутизной всего 10° радиации приходится меньше, чем на горизонтальную поверхность под Ленинградом.

В некоторых случаях благодаря особенностям рельефа растения попадают в условия очень глубокого затенения (под нависающими скалами, в расщелинах, пещерах).

На условия освещенности немалое влияние оказывают свойства субстрата, на котором растут растения, — его способность к отражению света, характеризуемая величиной альбедо (отношение отраженной радиации к падающей). Ниже приведено несколько примеров величин альбедо различных поверхностей (по данным разных авторов):

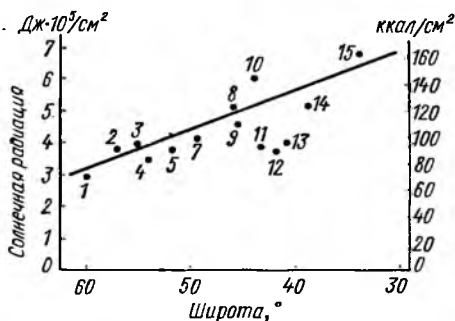


Рис. 9. Годовые величины суммарной радиации на разных широтах (по Калитину Н. Н., 1947):

1 — Павловск (Ленинградская область), 2 — Свердловск, 3 — Смоленск, 4 — Минск, 5 — Варшава, 6 — Париж, 7 — Ленинград, 8 — Евпатория, 9 — Венеция, 10 — Ницца, 11 — Торонто, 12 — Чикаго, 13 — Нью-Йорк, 14 — Вашингтон, 15 — Пасадена (Калифорния)

Поверхность	Альbedo, %	Поверхность	Альbedo, %
Свежевыпавший снег	85	Луговой травостой	22—30
Мел	70	Хлебные злаки на раз-	
		ной стадии спелости	10—25
Песок кварцевый реч-		Лиственный лес	16—27
ной	29		
Глина (в глинистой			
пустыне)	29—31		
Чернозем:			
сухой	14	Хвойные леса	6—19
влажный	8	Подстилка из опавших	
		листьев в дубовом лесу	Около 40
Вода, при высоте солн-		Желтые листья дере-	
ца		вьев (осенью)	33—38
90°	2		
10°	34		
2°	78		

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

Световые условия местообитания для растений иногда совершенно преобразуются под влиянием растений-сообитателей. При совместном произрастании растений в растительных сообществах

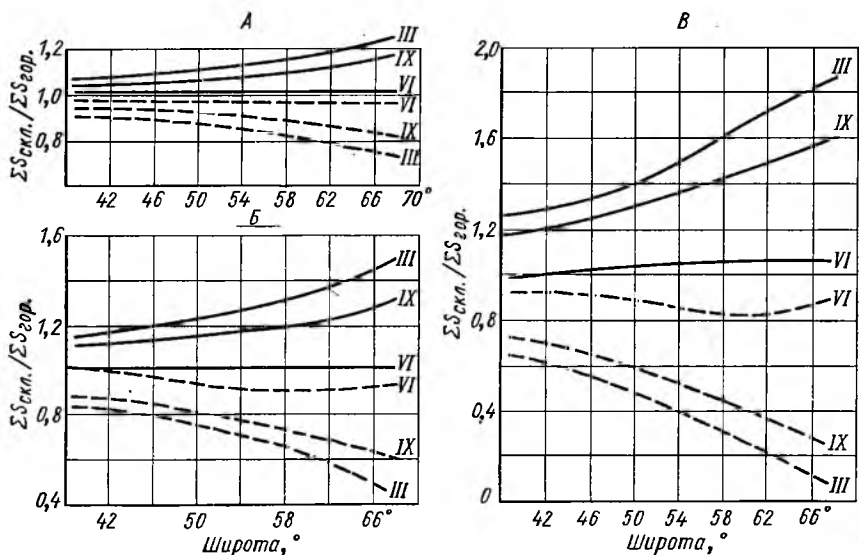


Рис. 10. Отношение средних суточных сумм прямой солнечной радиации на склонах крутизной 5° (А), 10° (Б) к ее суммам на горизонтальной поверхности в зависимости от широты места (по «Агроклиматическому атласу мира», 1972). Плоские линии — южные склоны, штриховые — северные склоны; римские цифры — месяцы

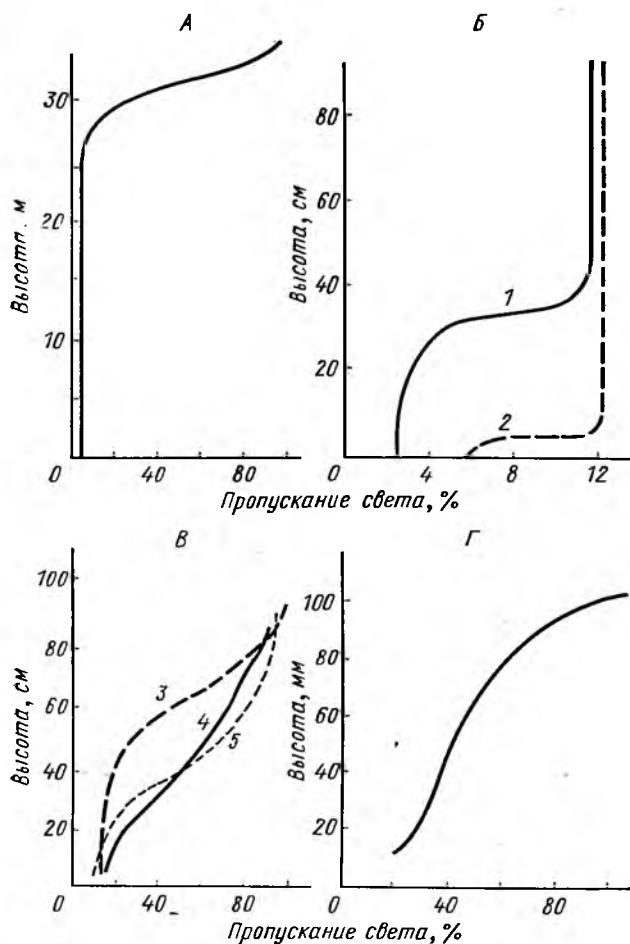


Рис. 11. Ослабление света внутри растительного покрова (по Алексееву В. А., 1975; Алексеенко Л. Н., 1967; Kershaw K. A., Haggis G. R., 1971).

А — в дубовом лесу; Б — в нижних ярусах елового леса:
1 — с покровом из черники, 2 — с моховым покровом;

В — в луговых травостоях с преобладанием:
3 — клевера и тимopheевки, 4 — овсяницы луговой, 5 — ежв сборной;

Г — в лишайниковом покрове (виды рода *Cladonia*)

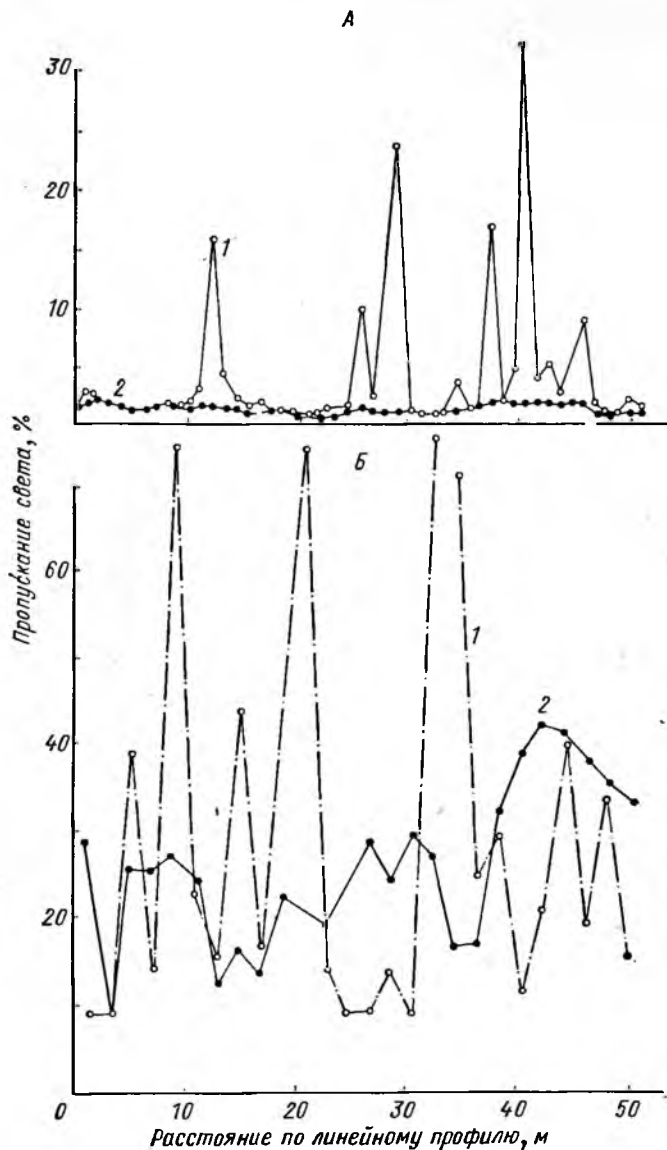


Рис. 12. Распределение солнечной радиации по линейному профилю под пологом еловых лесов:
 А — суммарная (1) и рассеянная (2) радиация в ельнике зеленчуково-волосистоосоковом (по Цельникер Ю. Л., 1969);
 Б — ФАР в ельнике черничном (1) и ельнике разнотравном (2),
 (по Алексееву В. А., 1975)

(особенно со сложной многоярусной структурой) полная солнечная радиация достается лишь верхним листьям наиболее высокорослых растений (или окраинным растениям), а в глубине ценоза (и особенно в напочвенном ярусе) растения находятся в условиях более или менее сильного затенения. Ослабление радиации в наибольшей степени выражено в лесных растительных сообществах (рис. 11, табл. 4), но хорошо заметно и внутри луговых травостоев, и даже внутри лишайникового покрова. Поскольку лучи проникают сквозь полог листьев неравномерно (особенно в ценозах с небольшой сомкнутостью), для нижних ярусов создается очень пестрое пространственное распределение света различной интенсивности, хорошо видимое на картах и линейных профилях освещенности под пологом леса (рис. 12). Блики и затененные участки постоянно меняют расположение и конфигурацию, так что в целом создается весьма сложный режим «мелькающего» света.

Внутри насаждений спектральный состав света сильно изменен: проходя сквозь зеленый «фильтр» листовых покровов, солнечная радиация теряет значительную долю ФАР, поглощаемой листьями, и до нижних ярусов доходит не только ослабленной, но и сильно обедненной наиболее ценными для растений лучами (табл. 4, рис. 13).

Изменения световых условий во времени. Свет — один из самых динамичных факторов среды, поэтому при характеристике световых условий местообитания растений необходимо учитывать и их временную изменчивость.

Сезонная динамика прихода солнечной радиации (рис. 14) связана как с закономерностями астрономического харак-

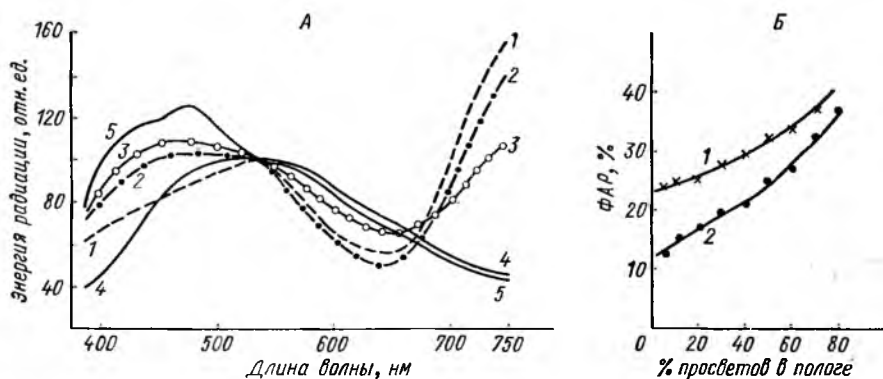


Рис. 13. Состав рассеянной радиации в лесу (по Цельникер Ю. Л., 1969).
 А — изменение спектрального состава солнечной радиации под пологом леса:
 1 — липового, 2 — березового, 3 — дубового, 4 и 5 — состав суммарной и рассеянной радиации на открытом месте. За 100 принята энергия лучей с длиной волны 542 нм;
 Б — доля ФАР в составе интегральной радиации под пологом лесов с разной плотностью полога:
 1 — лиственных, 2 — хвойных

Таблица 4. Пропускание ФАР (в % от величины на открытом месте) под полог древостоев весной и летом (по Алексееву В. А., 1975, из разных авторов)

Лиственные леса			Хвойные леса		
преобладающая порода	ФАР, %		преобладающая порода	ФАР, %	
	весна	лето		весна	лето
<i>Quercus robur</i>	63—85	1,5—10	<i>Picea abies</i>	2,5—8	2—4
<i>Tilia cordata</i>	47—49	8	<i>P. obovata</i>	20	18
<i>Fagus sylvatica</i>	12—67	4—5	<i>Pinus sylvestris</i>	48	45
<i>Acer platanoides</i>	55	3	<i>P. nigra</i>	7,5	4
<i>Fraxinus mandshurica</i>	31	3	<i>Abies sibirica</i>	1,5	2—3

тера, так и с сезонной климатической ритмикой данной местности (периодичность дождей и т. д.). На разных широтах она выражена в разной степени: от почти полного отсутствия в экваториальной зоне до весьма резкой смены летнего и зимнего режимов на полюсах (полярный день и полярная ночь). Наблюдается и сезонная изменчивость содержания ФАР в суммарной радиации (см. рис. 7).

Для растений нижних ярусов сложных растительных сообществ сезонная динамика световых условий складывается под влиянием

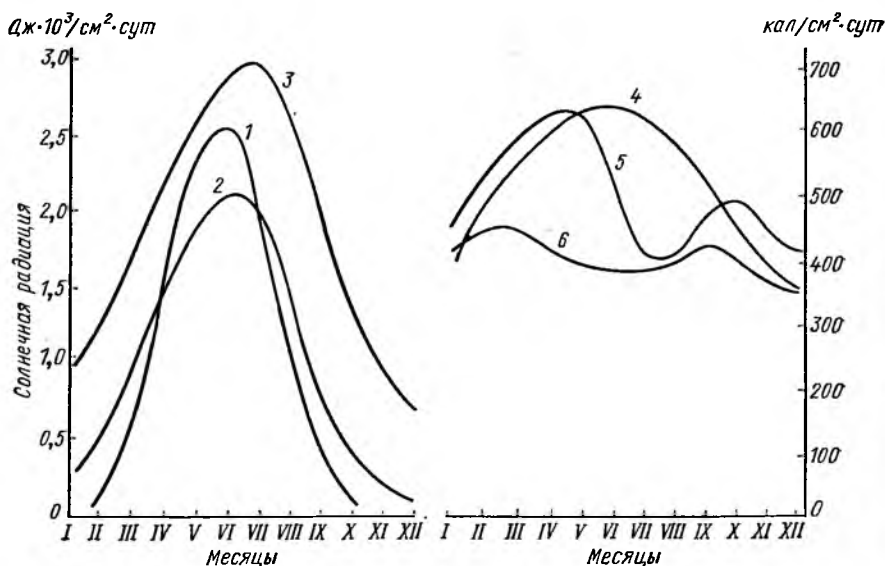


Рис. 14. Годовой ход суммарной солнечной радиации в разных зонах (по «Агроклиматическому атласу мира», 1972):

1 — полярная (Резольют), 2 — умеренная (Свердловск), 3 — субтропическая (Лиссабон), 4 — тропическая (Алис-Спрингс), 5 — экваториальных муссонов (Бомбей), 6 — экваториальная (Сингапур)

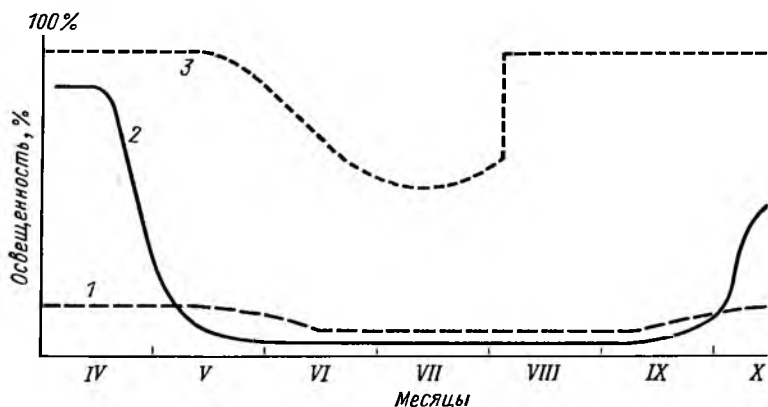


Рис. 15. Сезонная динамика относительной освещенности под пологом елового леса (1), дубравы (2) и посева хлебных злаков (3) (схема). За 100% принята освещенность на открытом месте

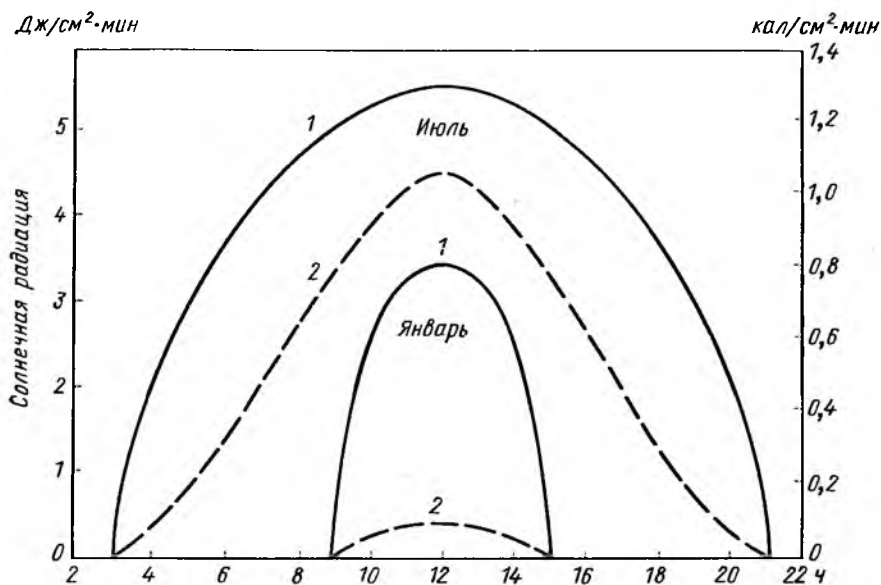


Рис. 16. Суточный ход потока прямой солнечной радиации на перпендикулярную (1) и горизонтальную (2) поверхность для Павловска в июле и январе (по Шульгину И. А., 1967)

не только радиационного режима местности, но и фенологического состояния растений верхних ярусов (рис. 15). Так, в листопадных лесах травяной покров, кустарники и подрост в условиях сильного освещения находятся лишь ранней весной, пока не развернулись почки на деревьях, а в течение всего лета они растут в глубокой тени. Напротив, для травянистых растений хвойных лесов затенение более или менее постоянно в течение года. Есть растения, получающие максимальное освещение в конце вегетационного периода,

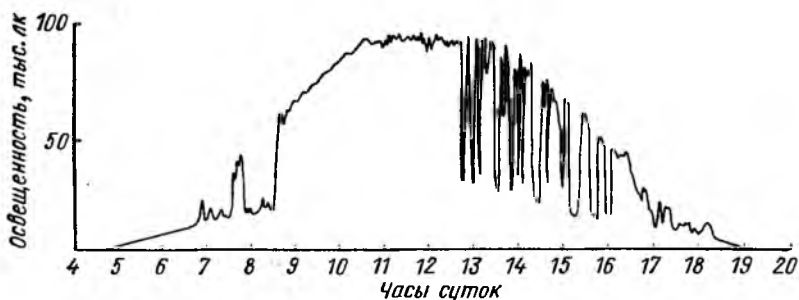


Рис. 17. Дневной ход освещенности, записанный с помощью самопишущего люксметра (по Lieth H., из Вальтера Г., 1974). В первой половине дня солнечно, после полудня — переменная облачность

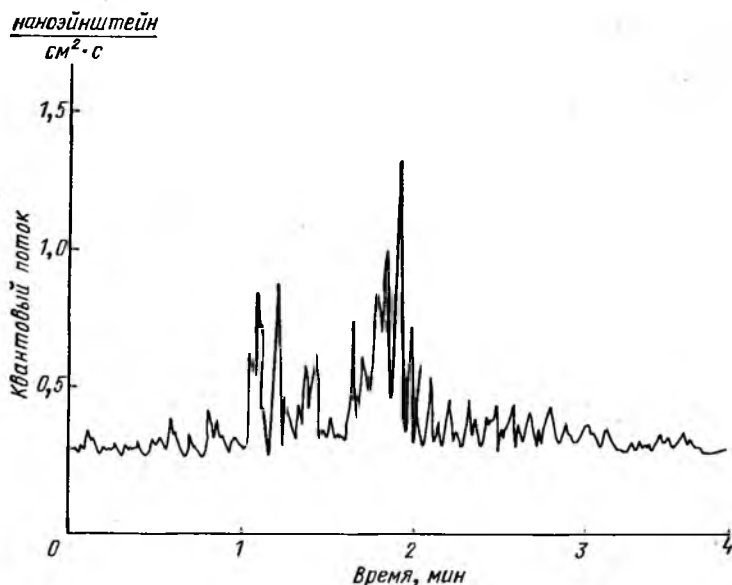


Рис. 18. Колебания интенсивности света на солнечном блике под пологом тропического леса (регистрация чувствительным самописцем квантового потока в области с длиной волны 400—700 нм) (по Björkman O., Ludlow M., 1972)

например пожнивные сорняки после уборки основной сельскохозяйственной культуры или травянистые виды европейских лиственных лесов, развивающиеся осенью, после листопада древесных пород.

Существенное значение для жизни растений имеют ежесуточные ритмические изменения в освещенности и спектральном составе света (рис. 16).

Правильный характер дневного хода радиации часто нарушается погодными влияниями — изменением состояния атмосферы, облачностью и т. д. (рис. 17). Для растений в растительных сообществах (особенно в нижних ярусах) световые условия в течение дня наиболее изменчивы в связи с передвижением световых пятен и резкими перепадами освещенности, создающими «световые удары» на фоне длительной тени. Общая продолжительность освещения одной точки прямыми лучами под пологом листопадного леса составляет не более 1—2 ч в день. Растения нижних ярусов испытывают и очень быстрые изменения интенсивности света, регистрируемые лишь чувствительными приборами (рис. 18).

РАСТЕНИЕ И РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ КАК ОПТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Для того чтобы обеспечить существование вида в данной экологической обстановке, растения должны получать свет в количествах, необходимых для осуществления фотосинтеза и создания определенной массы органического вещества. Этой задаче подчинены многие особенности строения растений и растительных сообществ, что дает возможность говорить об их адаптивной архитектонике по отношению к свету.

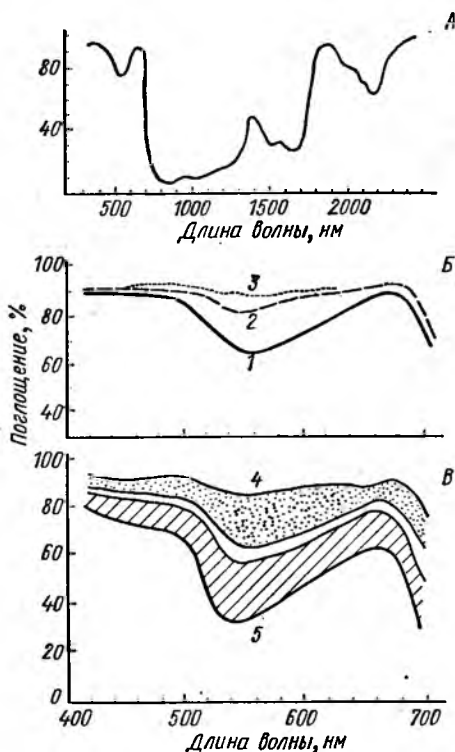


Рис. 19. Поглощение лучистой энергии листьями (по Шульгину И. А., 1967, 1973).

А — «средний» лист (обобщенные данные по измерениям на более чем 1400 видах); Б — листья растений разных экологических типов:

1 — мезофиты, 2 — ксерофиты и растения с ксероморфными листьями, 3 — суккуленты;

В — диапазон изменений поглощения в пределах одного вида:

4 — световые листья, 5 — теневые листья

С точки зрения оптики растение представляет собой непрозрачное тело, которое частично поглощает солнечную радиацию, частично отражает и пропускает ее. Основным органом, воспринимающим радиацию, — лист, и от его оптических свойств в значительной степени зависит «энергоснабжение» растения. Спектральная область поглощения радиации листом включает ультрафиолетовые (УФ), видимые и инфракрасные (ИК) лучи. УФ-лучи почти полностью поглощаются клеточными оболочками, цитоплазмой, ферментами и различными пигментами; ИК-лучи — водой, содержащейся в тканях листа, и цитоплазмой. В диапазоне видимого света лист имеет два максимума поглощения: в области оранжево-красных (длина волны 660—680 нм) и сине-фиолетовых (460—490 нм) лучей. Положение их весьма стабильно, как было показано в работах ряда авторов, исследовавших спектры поглощения света листьями более чем на 1400 видах из разных семейств, на разных географических широтах и в различных экологических условиях. На этом основании можно говорить о зеленом листе как универсальном устройстве для поглощения солнечной радиации, для которого можно построить обобщенную спектральную кривую поглощения (рис. 19, А). Вместе с тем количество поглощаемой радиации в большой степени зависит от условий (как видно на рис. 19, Б, В по разной высоте кривых). Здесь сказываются особенности поверхности листа и его внутреннего строения, содержание воды и пигментов и т. д.

Положение главного максимума поглощения в области красно-оранжевых лучей обусловлено тем, что в растениях преобладает зеленый пигмент — хлорофилл, в наибольшей степени поглощающий лучи с длиной волны 630—660 нм. Почему эволюция «выбрала» для растительного мира именно зеленую окраску? Кривая распределения энергии в спектре солнечной радиации (рис. 20) показывает, что красно-оранжевые лучи наиболее богаты энергией, особенно при небольшой высоте солнца; таким образом, зеленый цвет листа обеспечивает наиболее эффективное «энергоснабжение» фотосинтеза.

Лист как оптическая система отличается чрезвычайно сложной и неоднородной внутренней структурой: и на уровне тканей (различные слои клеток, межклетники, проводящая система), и на уровне клетки (хлоропласты, способные к перемещениям и поворотам), и на уровне хлоропласта

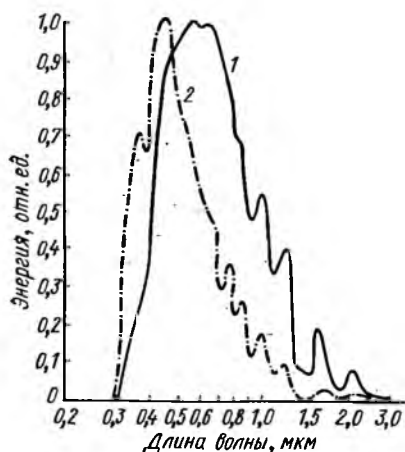


Рис. 20. Относительное распределение энергии в спектре солнечной радиации при высоте солнца 30° (по Янишевскому Ю. Д., 1957; Авасте О. и др., 1962): 1 — прямая радиация, 2 — рассеянная радиация. Длина волны дана в логарифмическом масштабе

(система ламелл и гран, распределение молекул пигмента в гранах). Разнообразие структурных элементов и обилие межфазных границ обуславливают большое внутреннее рассеяние и отражение света. Поэтому даже тонкий лист поглощает света значительно больше, чем слой раствора пигментов соответствующей концентрации. Вместе с тем сложность внутренней структуры листа предо-

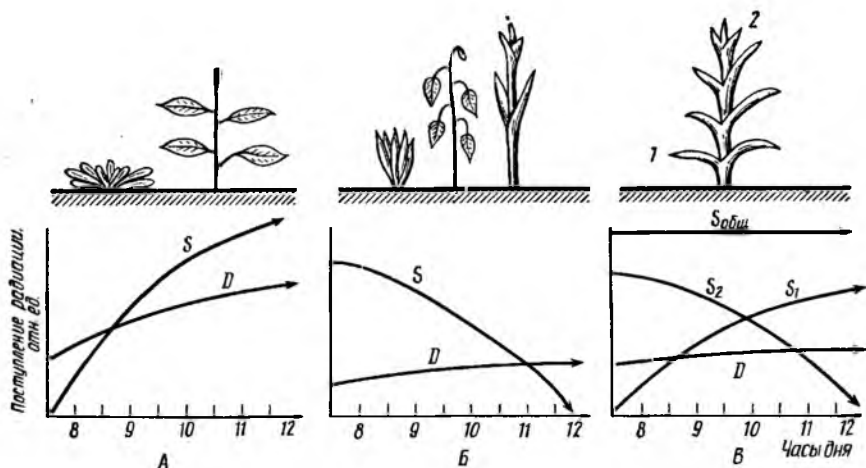


Рис. 21. Схема поступления прямой (S) и рассеянной (D) солнечной радиации к растениям с горизонтальными (A), вертикальными (B) и различно ориентированными (B) листьями (по Шульгину И. А., 1967):

1, 2 — листья с разными углами наклона, S_1 , S_2 — поступление к ним прямой радиации, $S_{\text{общ}}$ — ее суммарное поступление к растению

ставляет большие возможности ее перестройки на разных уровнях (тканевом, клеточном, внутриклеточном) в зависимости от условий освещенности (см. рис. 29—36).

Кроме собственно оптических свойств листа на количество получаемой им радиации большое влияние оказывает положение листа как приемника солнечной радиации в пространстве. Большое значение имеет угол наклона листовой пластинки, от которого зависит приход солнечной энергии к листу. На рис. 21 показано, как различаются по получаемой радиации растения с различными типами расположения листьев. Следует отметить, что в связи с неодинаковой высотой Солнца на разной географической широте одни и те же углы наклона листьев означают для растений различный радиационный режим.

Поскольку растения получают прямую солнечную радиацию от направленного (хотя и перемещающегося) источника, далеко не безразлична азимутальная ориентация листовой пластинки (если она наклонена). Иными словами, поступление радиации к листу будет весьма различаться в зависимости от обращения листовой пластинки к югу или к северу (рис. 22). Идеальным решением вопроса был бы «следящий» лист, поворачивающийся вслед

за солнцем, однако такие случаи в растительном мире очень редки (известен пример подсолнечника, поворачивающего листья обвертки вместе с соцветием). Обычно ориентация листьев на растении более или менее диффузна, т. е. листья «смотрят во все стороны», что дает возможность в разные часы дня получать наибольшее количество радиации то одним, то другим частям растения.

По выражению И. А. Шульгина (1973), растение можно назвать своего рода неподвижной локаторной системой, в которой часть приемников лучистой энергии всегда ориентирована к оптимальному потоку радиации в течение большей части дня.

Однако в определенных случаях наблюдается строго направленное расположение листовых пластинок. Это бывает или при одностороннем освещении при общем недостатке света (например, листья лесных трав близ опушки или близ «окна» в пологе древостоя все повернуты в сторону света), или при избыточном освещении (компасные растения — см. с. 37, рис. 27).

Для обеспечения светом фотосинтезирующих структур растения прежде всего необходимо, чтобы листья были в достаточной степени освеще-

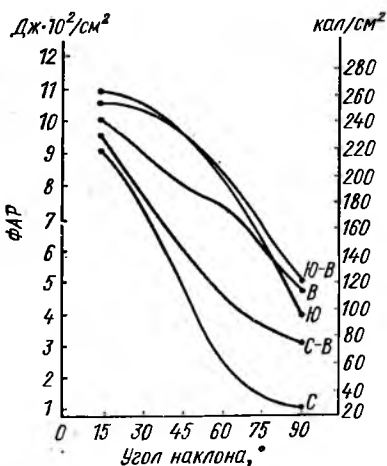


Рис. 22. Приход ФАР на площадки различной азимутальной ориентации (для 55° с. ш.) (по Шульгину И. А. и др., 1975)

ны; это условие наиболее успешно выполняется в случае «монослоя» листовой поверхности (например, сплошная заросль ряски на поверхности пруда или лишайники на камнях). Но такая фотосинтезирующая система явно маломощна из-за малого индекса листовой площади¹ (что и видно по очень небольшой биологической продуктивности такой заросли). Поэтому для повышения продуктивности целесообразнее увеличить количество и общую площадь фотосинтезирующих элементов, что до-

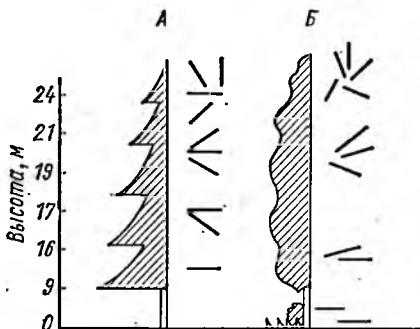


Рис. 23. Схема изменения преобладающих углов наклона хвои и листьев по вертикальному профилю леса. А — в еловом лесу (по Алексееву В. А., 1975); Б — в дубовом лесу

¹ Индекс листовой площади — отношение общей площади листьев ценоза (или его яруса) к площади занимаемой им территории. Он выражается в $\text{м}^2/\text{м}^2$ или $\text{га}/\text{га}$.



Рис. 24. Различия листорасположения в разных частях кроны ильма — *Ulmus scabra*.
 А — на вершине дерева (световые листья); Б — на нижних ветвях (теневые листья)

стигается многоэтажным расположением листьев на отдельном растении и ярусным расположением растений в ценозе. Но при этом взаимно затеняется большая часть листьев, а полное освещение получает лишь их самый верхний слой.

Проникновение света в толщу листвы (внутрь кроны дерева или в глубину растительного сообщества) облегчается тем, что расположение листьев в ценозах подчиняется известным закономерностям. Как видно на рис. 23, листья в верхних слоях растительного покрова расположены почти вертикально, глубже — более наклонно, а в нижних слоях листвы, получающих в основном рассеянный свет сверху, — горизонтально. Эта закономерность хорошо прослеживается и в лесных насаждениях (рис. 23, 24), и в посевах сельскохозяйственных культур. Рациональность такой структуры листовых покровов с точки зрения получения ими радиации подтверждена математическим моделированием оптимальной структуры растительного покрова. Этим же путем показана и целесообразность геометрической формы крон деревьев (при одиночном произрастании): куполообразной, полусферической или конусовидной, наиболее часто встречающейся у наших древесных пород и в наибольшей степени обеспечивающей приход радиации к листовой поверхности.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ К СВЕТОВОМУ РЕЖИМУ

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

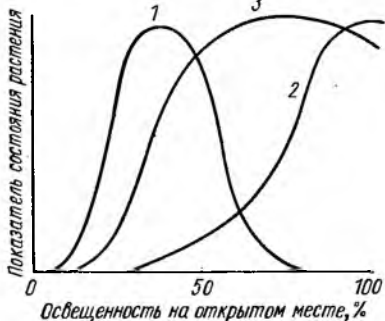


Рис. 25. Экологические оптимумы по отношению к свету у тенелюбивого (1), светолюбивого (2) и теневыносливого (3) видов (схема)

По отношению к свету различают три основные группы растений: светолюбивые (или гелиофиты), тенелюбивые (сциофиты) и теневыносливые. Первые две группы различаются положением экологического оптимума (рис. 25). У светолюбивых растений он находится в области полного солнечного освещения, и сильное затенение действует на них угнетающе. Это растения открытых местообитаний или хорошо освещенных экологических ниш. Например, степные и луговые травы (верхних ярусов травостоев), на-

скальные лишайники, виды альпийских лугов, прибрежные и водные растения (с плавающими листьями), ранневесенние травянистые растения листопадных лесов, большинство культурных растений открытого грунта и сорняков и т. д.

Тенелюбивые растения имеют оптимум в области слабой освещенности и не выносят сильного света. К этой группе принадлежат виды сильно затененных местообитаний. Следует заметить, что местообитания с затенением абиогенного характера (пещеры, расщелины скал, водные глубины, верхние слои почвы, в которых живут водоросли) сравнительно редки. В основном затенение — результат «перехвата» света более высокорослыми растениями-сообитателями. Поэтому весьма распространенные местообитания тенелюбов — это нижние затененные ярусы сложных растительных сообществ, например таежных ельников, лесостепных дубрав, тропических гилей. К тенелюбам относятся и многие наши комнатные и оранжерейные растения (в большинстве выходцы из травяного покрова или флоры эпифитов тропических лесов).

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

Соответственно местообитаниям у растений выработались приспособления к тем или иным условиям светового режима.

Анатомо-морфологические приспособления. Одно из наиболее наглядных различий внешнего облика растений в разных световых условиях — неодинаковая величина листовых пластинок. Хотя этот признак и связан с наследственными морфологическими особенностями вида, но от него также в большой степени зависит количество радиации, получаемое растением. У светолюбивых растений листья обычно более мелкие, чем у тенелюбивых. Это хорошо видно при сравнении видов, родственных по систематическому положению, но живущих при разном освещении (например, луговой колокольчик — *Campanula patula* и лесной — *C. trachelium*, фиалка полевая — *Viola arvensis*, растущая на полях, лугах, опушках, и лесные фиалки — *V. mirabilis*, *V. hirta*; степной вид ясменник розовый — *Asperula cynanchica* и лесной ясменник пахучий — *A. odorata*). Даже такие в целом «узколистные» роды, как злаки и осоки, под пологом леса обычно представлены видами со сравнительно широкой листовой пластинкой (например, *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca sylvatica*, *F. gigantea*, *Carex pilosa*). Хорошим примером служит также сезонный диморфизм листьев у одной и той же особи медуницы — *Pulmonaria obscura*, растущей в лиственных лесах: весенние побеги, развивающиеся в еще необлиственном лесу при сильном освещении, несут мелкие сидячие листья, а летом в глубокой тени их сменяют крупные листья с широкой листовой пластинкой (рис. 26). Преобладание крупнолистных трав под пологом тенистых



Рис. 26 Медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) в травяном покрове дубового леса в начале мая:

слева — весенний цветоносный побег, справа — летний побег (начало роста)

дубовых лесов дало повод назвать их «дубравным широколиственным». В темных еловых лесах травянистые виды с крупными листьями более редки, однако если у таких обыкновенных видов еловых лесов, как *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, оценить величину листовых пластинок по отношению ко всей массе этих небольших растений, то и здесь можно заметить ту же тенденцию к увеличению площади листьев.

Расположение листовых пластинок в пространстве весьма варьирует в условиях избытка и недостатка света. У растений-гелиофитов листья обычно ориентированы так, чтобы уменьшить приход радиации в самые «опасные» дневные часы: листовые пластинки расположены вертикально или под большим углом к горизонтальной плоскости, так что днем листья получают лишь скольльзящие лучи. Среди древесных пород примеры такого положения листьев мы встречаем у эвкалиптов, мимоз, акаций; среди травянистых — у многих степных растений и др. Интересна адаптация к ослаблению полученной радиации у так называемых «компасных» растений (рис. 27): листья у них расположены в одной плоскости, ориентированной с севера на юг, так что в полдень приход радиации к листовой поверхности минимальный. Классические примеры такого расположения листьев представляют: дикий латук (*Lactuca serriola*) — растение степей, опушек и других открытых местообитаний; в американских прериях — растения из рода *Sylphium*, которые

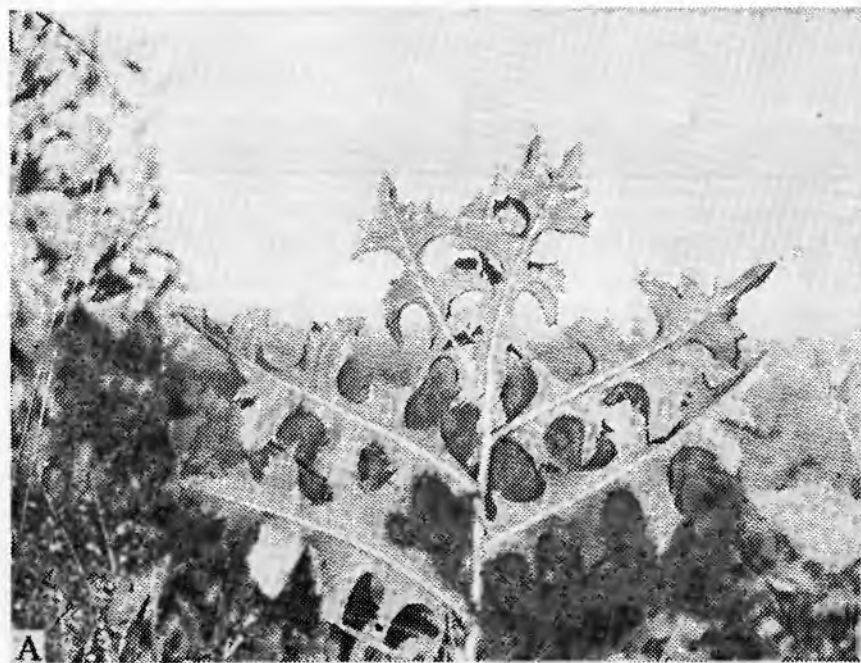


Рис. 27. Компасное растение — латук — *Lactuca serriola* (вид одного и того же растения) А — с восточной стороны; Б — с южной стороны

индейцы использовали для ориентировки по странам света. Тенденцию к «компасному» расположению листьев на сильно освещенных местообитаниях можно заметить и у ряда других травянистых видов: пижмы обыкновенной — *Tanacetum vulgare*, тысячелистника обыкновенного — *Achillea millefolium* и др. В затенении ориентация

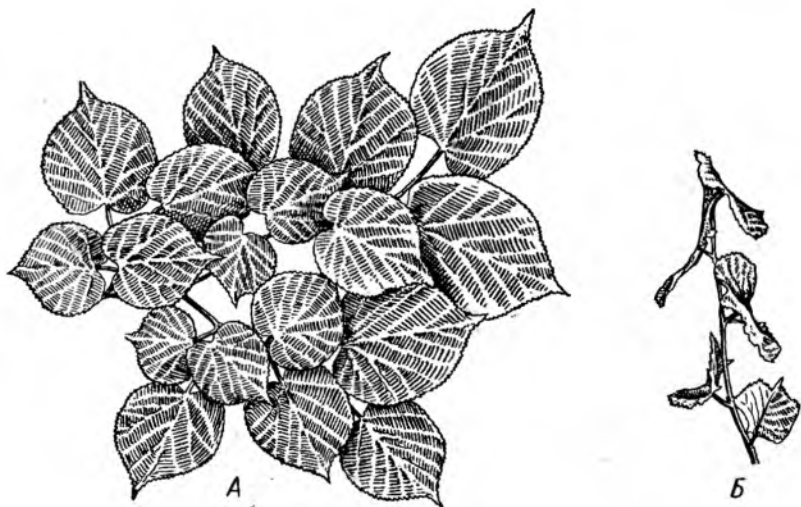


Рис. 28. Листорасположение у подростка липы мелколистной в разных условиях освещения (вид сверху). А — под пологом леса, Б — на открытом месте

листьев у них становится беспорядочной, так же как у латука, который теряет свою «компасность» в тени дерева или забора.

Если листья гелиофитов, образно говоря, нередко «отворачиваются», «увертываются» от избыточного света, то у теневыносливых растений, растущих при ослабленном освещении, напротив, листья направлены так, чтобы получить максимальное количество падающей радиации. Это особенно хорошо заметно в лесу: если в густом пологе древостоя имеются просветы и «окна», листья растений нижних ярусов ориентированы по направлению к этому дополнительному источнику света. Обычно же, под плотно сомкнутым древостоем, основной источник света для растений — поток диффузной радиации сверху, в связи с чем листья лесных трав и подростка имеют преимущественно горизонтальное или близкое к нему расположение. То же отмечается и в напочвенных ярусах густых луговых травостоев, и в нижних частях плотных древесных крон. Затенение одних листьев другими уменьшается благодаря расположению листьев одной ветви в одной плоскости, в виде «листовой мозаики» (рис. 28), т. е. когда мелкие листья располагаются в промежутках между крупными. Такая мозаика характерна для подростка и нижних затененных ветвей деревьев клена, вяза, ильма, липы и других древесных пород. Расположение основной массы листьев в виде

мозаики встречается и в травяном покрове сильно затененных лесов.

Некоторые теневые растения способны к защитным движениям: изменению положения листовых пластинок при попадании на них сильного света. В еловом лесу с разреженным пологом нередко можно видеть, что у *Oxalis acetosella* на ярком солнечном блике листья складываются так, что их доли приобретают вертикальное положение. Интересно, что участки травяного покрова со сложенными листьями кислицы довольно точно совпадают с расположением крупных солнечных бликов.

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

Внутреннее строение листа у растений-гелиофитов отличается рядом черт «световой структуры» ассимиляционных тканей (рис. 29). Это прежде всего хорошо развитая палисадная ткань, часто состоящая из узких и длинных клеток (иногда из 2—3 рядов). У многих гелиофитов палисадная ткань хорошо развита не только на верхней, но и на нижней стороне листа («изопалисидный» лист). Формирование мощной палисадной ткани в онтогенезе «световых» листьев связывают с тем, что в условиях сильного освещения палисадные клетки долго продолжают расти в длину, а в затенении рост в этом направлении рано прекращается

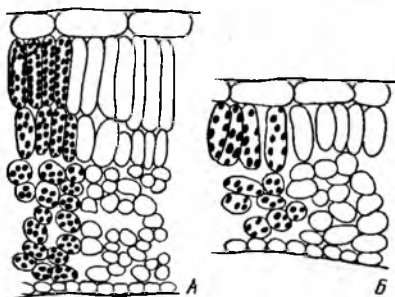


Рис. 29. Поперечные срезы светового (А) и теневого (Б) листьев ильма — *Ulmus scabra*



Рис. 30. Продолжительность роста и скорость прироста клеток мезофилла в листьях клена остролистного — *Acer platanoides* при разной освещенности (по Цельникер Ю. Л., 1973). I — открытый участок, II — затененный участок (относительная освещенности 10%):

1 — объем клетки палисадной ткани, 2 — объем клетки губчатой ткани

(рис. 30). Клетки мезофилла у световых листьев мелкие, расположены компактно, без крупных межклетников; устьица мелкие и многочисленные. В связи с развитием мощной палисадной ткани возрастает общая толщина листа. На единицу площади световых листьев обычно приходится значительно большая масса, чем у теневых, иными словами, меньше удельная поверхность листа (площадь, приходящаяся на единицу массы) (табл. 5).

Таблица 5. Соотношение массы и площади листа у растений разных экологических групп в средней полосе СССР (по Шульгину И. А., 1973, усредненные данные)

Группа растений	Поверхностная масса листа, г/дм ²		Удельная поверхность листа, дм ² /г массы	
	сырая масса	сухая масса	сырой	сухой
Растения хорошо освещенных местообитаний . . .	2,3	0,5	0,4	2,0
Растения затененных мест . . .	1,5	0,3	0,7	3,1
Древесные породы . . .	1,6	0,5	0,6	2,0
Полевые культуры . . .	2,1	0,4	0,5	2,2

У растений затененных местообитаний листья имеют черты «теновой» структуры (см. рис. 29). В одних случаях мезофилл совсем не дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму, в других — клетки верхнего слоя несколько отличаются от нижних по форме и расположению, но не являются настоящими палисадными (узкими и длинными). Пластинка листа тонкая, как бы сильно «раскатанная», с большой удельной поверхностью (табл. 5), что способствует лучшему проникновению света в глубь листа.

Клетки теневых листьев обычно крупные, сложение мезофилла очень рыхлое, хорошо развита система межклетников. Устьица крупные, редко рассеянные; в отличие от световых листьев они расположены только на нижней стороне листа. Для теневых листьев характерны извилистые очертания клеток эпидермиса как нижнего, так и верхнего.

Значительные различия световых и теневых листьев обнаруживаются на уровне пластидной системы. В условиях сильной освещенности число хлоропластов, приходящееся на единицу площади листовой пластинки, в несколько раз больше, чем у растений в затенении (рис. 31). Отчасти это связано с тем, что световые листья имеют большую толщину мезофилла, но и сама «густота наполнения» клетки хлоропластами у световых растений гораздо выше, чем у теневых. Сами хлоропласты у гелиофильных растений более мелкие и светлые (с малым содержанием хлорофилла), а у теневых — крупные и темные (рис. 32). Такое же явление известно и для низших растений. Например, у водорослей, растущих при сильном за-

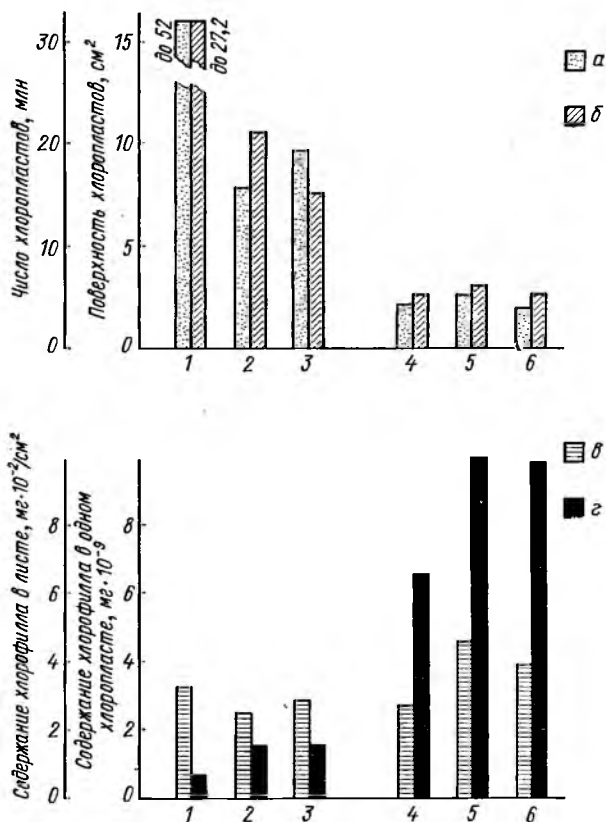


Рис. 31. Характеристика пластидного аппарата в листьях светолюбивых (1—3) и теневыносливых (4—6) травянистых растений дубового леса:

ранневесенние эфемеронды: 1 — *Scilla sibirica*, 2 — *Corydalis halleri*, 3 — *Ficaria verna*; летневегетрующие виды: 4 — *Asperula odorata*, 5 — *Asarum europaeum*, 6 — *Scrophularia nodosa*. а — число хлоропластов в 1 см^2 листа, б — суммарная поверхность хлоропластов в 1 см^2 листа, з — содержание хлорофилла в листе ($\text{мг} \cdot 10^{-2} / \text{см}^2$), з — то же, в одном хлоропласте ($\text{мг} \cdot 10^{-9}$)

тенении (в подводных гротах), хроматофоры значительно крупнее, чем у экземпляров из более освещенных местообитаний (на мелководе). Такая особенность пластидного аппарата теневых листьев (сравнительно редкое расположение немногочисленных крупных хлоропластов) способствует лучшему проникновению света в ассимилирующие ткани (иными словами, лучшему освещению каждого хлоропласта), что немаловажно для растений в местообитаниях со скудным светом.

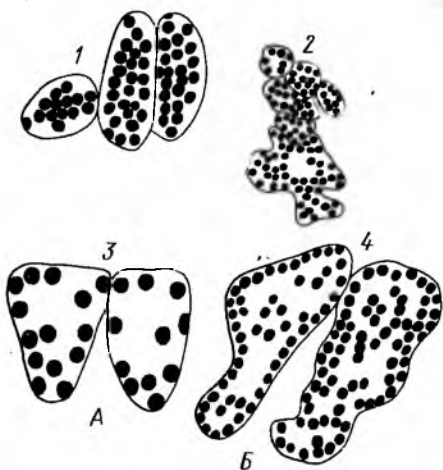


Рис. 32. Различие величины хлоропластов у теневыносливых (А) и светолюбивых (Б) растений.

Вверху — древесные породы (по Любименко В. Н., -1924): 1 — тисс, 2 — лиственница; внизу — травянистые растения дубового леса (по Горышиной Т. К. и Пружной Е. Г., 1978): 3 — копытень, 4 — чистяк весенний

И напротив, в густо наполненном хлоропластами световом листе, по-видимому, далеко не все пластиды получают сильный свет в результате взаимного затенения.

Одна из защитных реакций хлоропластов на избыточный свет — их способность к изменению ориентировки и к перемещениям в клетке, особенно выраженная у световых растений; в листьях с многослойным мезофиллом эта способность проявляется в наиболее сильно освещаемой палисадной ткани. На сильном свету хлоропласты занимают в клетке постенное положение и становятся «ребром» к направлению лучей, при слабом освещении они распределяются в клетке диффузно или скапливаются в ее нижней

части (рис. 33). Такие движения хлоропластов наблюдаются как при естественной суточной смене освещения, так и в экспериментах. С помощью микрокино съемки удастся проследить перемещение отдельных хлоропластов, которое происходит в течение 15—20 мин после изменения освещенности (рис. 34). Изменение ориентировки в зависимости от силы и направления света отмечены и у хроматофоров водорослей (рис. 35).

В последние годы появились сведения о том, что у световых и теневых листьев различна и внутренняя структура хлоропласта (рис. 36). У теневых листьев более плотная упаковка тилакоидов в гранах. Эти черты отмечаются и в хроматофорах «теневых» экземпляров водоросли *Ulva fenestrata* (выросших в подводном гроте) по сравнению с более «световыми» (на мелководе).

Физиологические адаптации растений к световым условиям местообитания охватывают различные жизненные функции. Известно, например, что у светолюбивых растений ростовые процессы более чутко реагируют на недостаток света, чем у теневых. В ре-

зультате наблюдается усиленное вытягивание стеблей, помогающее растениям «пробиться» к свету, в верхние ярусы растительных сообществ. Особенно большое значение это свойство имеет для светолюбивых лиан.

Основные физиологические адаптации к свету лежат в сфере фотосинтеза и фотосинтетического аппарата. Остановимся вначале на особенностях пигментной системы световых и теневых растений.

Еще в начале века один из первых исследователей эколого-физиологических адаптаций растений к условиям освещенности

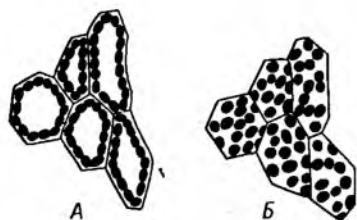


Рис. 33. Изменение положения хлоропластов в клетках листа ряски при разной освещенности (по Zurzycki J. 1962)

А — при сильном прямом свете, Б — при слабом рассеянном свете

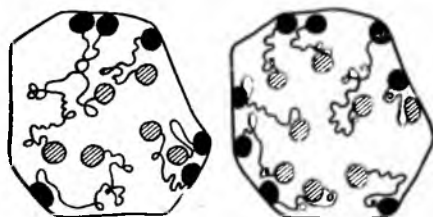


Рис. 34. Перемещение хлоропластов в клетках ряски из диффузного положения в постенное при действии сильного света (киносъемка) (по Zurzycki J., 1953). Заштрихованные кружки — положение хлоропластов до освещения, черные кружки — конечное положение, извилистые линии — пути перемещения

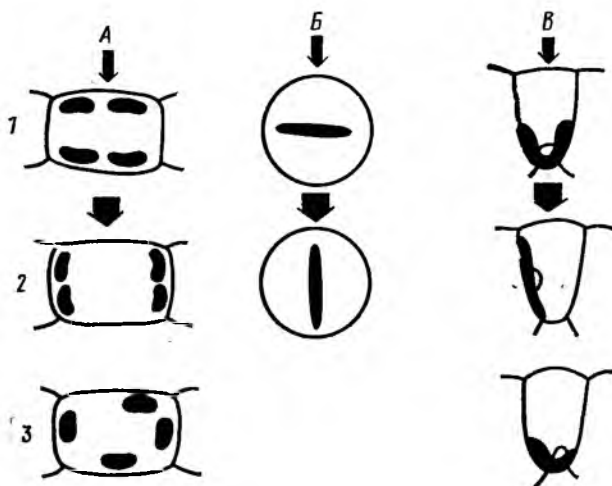


Рис. 35. Схема изменения положения хлоропластов и хроматофоров в клетках растений под влиянием света (по данным разных авторов). А — *Lemna trisulca*, Б — *Mougeotia sp.*, В — *Selaginella martensii*:

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

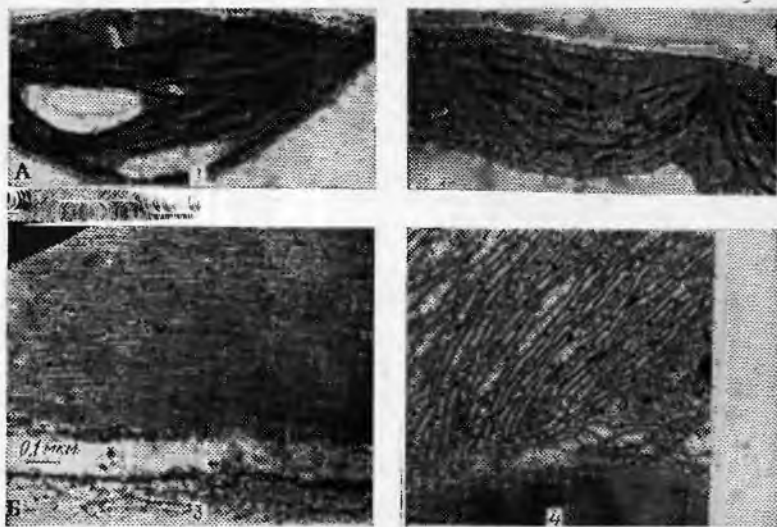


Рис 36. Различие ультраструктуры хлоропластов у растений, выросших при разной освещенности. А — лебеда — *Atriplex patula* (по Björkman O., 1972):

1 — в тени, 2 — при сильной освещенности;

Б — дальневосточная морская водоросль — *Ulva fenestrata* (по Титлянову Э. А., 1974); детали структуры хлоропласта:

3 — теневая форма (глубоководный грот), 4 — световая форма (мелководье)

акад. В. Н. Любименко на основании исследования более чем 600 видов растений пришел к выводу о том, что листья теневых растений по сравнению со световыми содержат повышенное количество хлорофилла. Это хорошо заметно уже по внешнему виду листьев, обычно в затенении имеющих более густую темно-зеленую окраску. Правда, это различие не всегда улавливается при расчете количества хлорофилла на единицу площади листа, поскольку листья световых растений толще, но оно хорошо заметно при сравнении содержания хлорофилла в единице массы листа. Так, у растений хорошо освещенных местообитаний листья содержат 1,5—3 мг хлорофилла в 1 г листа, а у видов, растущих в тени, — 4—6 мг (в отдельных случаях до 7—8 мг). В последние годы обнаружено, что у теневых растений концентрация хлорофилла в одном хлоропласте значительно больше, а поскольку сами хлоропласты крупнее, то общее количество пигментов в одном хлоропласте может быть в 5—10 раз больше, чем у световых растений (см. рис. 31).

Повышенное содержание хлорофилла у теневых растений иногда считают своеобразным увеличением «производительной мощности» фотосинтетического аппарата, компенсирующим слабую освещенность. Однако интенсивность фотосинтеза листа не связана прямой зависимостью с количеством хлорофилла в нем (за исклю-

чением очень молодых бледно-зеленых листьев, в которых пигментный аппарат еще не полностью сформирован). Поэтому, как полагал В. Н. Любименко и другие авторы, содержание хлорофилла в затенении увеличивается «в интересах фотосинтеза», но направлено не столько на усиление собственно фотосинтеза, сколько на увеличение поглощения света листом.

От условий освещенности зависит не только количество, но и состав пигментов листа. Известно, что хлорофилл в листе представлен целым рядом форм с несколько различным строением молекулы и разными спектрами поглощения света. У растений открытых и хорошо освещенных местообитаний форма «а» значительно преобладает над формой «b», а в затенении доля хлорофилла «а» падает и отношение а : b гораздо меньше (табл. 6).

Таблица 6. Средние величины отношений $\frac{\text{хлорофилл «а»}}{\text{хлорофилл «b»}}$ (I) и $\frac{\text{хлорофиллы}}{\text{каротиноиды}}$ (II) у растений из местообитаний с различной освещенностью (по Egle K., 1960)

Группа растений	I		II	
	цветковые	папоротники	цветковые	папоротники
Альпийские растения . . .	5,6	—	4,6	—
Водные растения (плавающие)	4,4	—	4,0	—
Растения открытых, хорошо освещенных местообитаний	4,4	4,0	3,6	4,7
Растения «синей тени» (использующие рассеянный свет неба)	3,0	2,9	5,5	5,8
Растения «зеленой тени» (в нижних ярусах растительных сообществ)	2,6	2,4	5,3	5,5
Водные растения (погруженные)	2,3	—	5,7	—

Есть сведения о том, что у сильно освещенных высокогорных растений отношение зеленых пигментов к желтым обычно больше, чем у растений низкогорий и тем более у растений затененных местообитаний.

Особенно четко адаптивное изменение состава пигментов проявляется у водных растений при изменении спектрального состава света на разных глубинах. Если в поверхностных слоях воды свет мало отличается по составу лучей от получаемого наземными растениями, то с нарастанием глубины он все больше теряет оранжево-красную часть спектра, а до больших глубин доходят в основном

зеленые, голубые и синие лучи (рис. 37). Соответственно у растений на мелководье преобладают зеленые пигменты, у более глубоко обитающих водорослей к ним добавляются бурые пигменты (фуксантин и др.), а у самых глубоководных красных водорослей — красные пигменты (фикоэритрин и др.). У красных водорослей отношение фикоэритрин : хлорофилл тем больше, чем глубже они обитают.

Изменение состава пигментов у водорослей на разной глубине, существенно сдвигающее спектральную кривую поглощения света (рис. 38), получило название «хроматической адаптации».

Другой важный способ физиологической адаптации к условиям

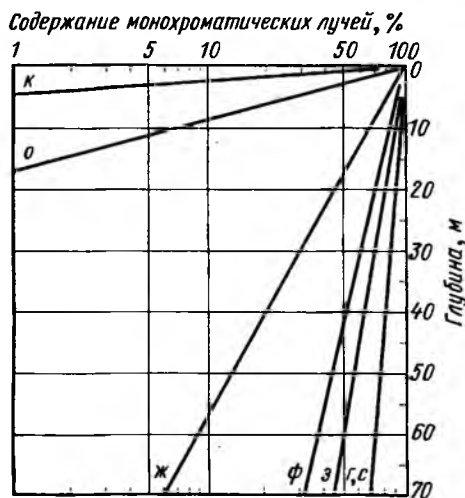


Рис. 37. Ослабление цветных компонент белого света в воде с увеличением глубины (по Clarke G., 1957).

Лучи: к — красные, о — оранжевые, ж — желтые, з — зеленые, г — голубые, с — синие, ф — фиолетовые. Шкала по оси абсцисс логарифмическая

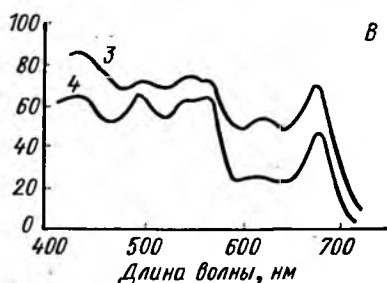
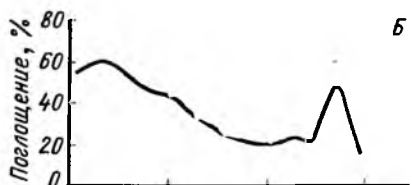


Рис. 38. Спектры поглощения лучистой энергии водорослями различной окраски (по данным разных авторов, из Gabrielsen E., 1960).

А — зеленые водоросли:

1 — *Ulva taeniala*, 2 — *Chlorella pyrenoidosa* (культура);

Б — буряя водоросль — *Coilodesme californica*;

В — красные водоросли:

3 — *Porphyra naicdum*, 4 — *Delesseria decipiens*

освещенности состоит в том, что у растений сильно и слабо освещенных местообитаний зависимость фотосинтеза от света неодинакова. В наиболее общей форме изменение фотосинтеза в зависимости от интенсивности света выражается так называемой «свето-

вой кривой фотосинтеза» (рис. 39). Экологическое значение имеют следующие ее параметры:

1. Точке пересечения кривой с осью ординат (рис. 39, а) соответствуют величина и направление газообмена растения в полной темноте: фотосинтез отсутствует, имеет место дыхание, т. е. не поглощение, а выделение CO_2 (поэтому точка a лежит ниже оси абсцисс).

2. Точка пересечения световой кривой с осью абсцисс (см. рис. 39, б) характеризует «компенсационный пункт», т. е. интенсивность света, при которой фотосинтез (поглощение CO_2) уравновешивает дыхание (выделение CO_2).

3. С увеличением света интенсивность фотосинтеза возрастает лишь до определенного предела, а затем остается постоянной — световая кривая фотосинтеза выходит на «плато насыщения» (область перегиба на рис. 39 условно обозначена плавной кривой, перелому которой соответствует точка θ). Проекция точки θ на ось абсцисс (точка z) характеризует «насыщающую» интенсивность света, т. е. такую ее величину, выше которой свет уже не повышает интенсивность фотосинтеза; проекция на ось ординат (точка d) соответствует наибольшей интенсивности фотосинтеза для данного вида в данном местообитании.

4. Важная характеристика световой кривой — угол ее наклона (α) к абсциссе, отражающий степень увеличения фотосинтеза при возрастании радиации (в области сравнительно низкой интенсивности света).

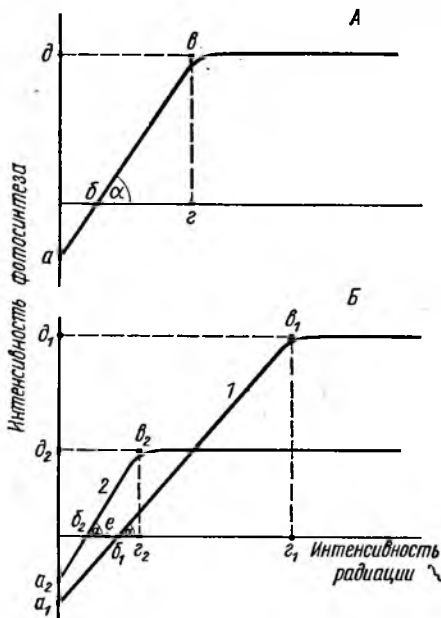


Рис. 39. Световые кривые фотосинтеза: А — общая схема; Б — кривые для светолюбивых (1) и теневыносливых (2) растений. Объяснения в тексте

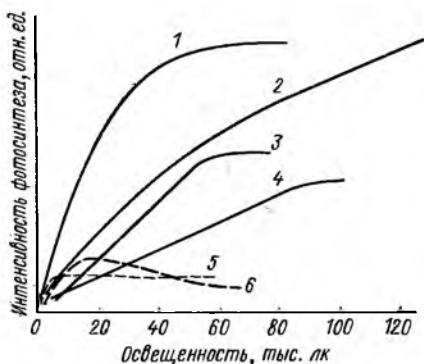


Рис. 40. Световые кривые фотосинтеза растений из различных освещенных местообитаний (по данным разных авторов, схематизировано):

1 — *Caltha arctica* (тундра), 2 — *Eurotia ceratoides* (Памир), 3 — *Scilla sibirica* (ранневесенний эфемерид дубовых лесов), 4 — *Festuca sulcata* (степь), 5 — *Oxalis acetosella* (еловый лес), 6 — *Aegopodium podagraria* (дубовый лес, лето)

Световые кривые фотосинтеза у растений светолюбивых и теневыносливых значительно различаются (рис. 39, 40). У первых точка компенсации лежит в пределах 500—1000 лк и более; нарастание фотосинтеза при увеличении света идет медленно (угол наклона кривой невелик), выход кривой на плато происходит при высокой освещенности, составляющей от 1/3 до 1/2 и более от полной. Крайне светолюбивые виды (например, высокогорные памирские кустарнички, некоторые тундровые виды и др.) совсем не имеют «плато насыщения», т. е. фотосинтез продолжает возрастать с увеличением освещенности вплоть до ее максимальных естественных величин. Это связано не только с большим приходом солнечной радиации, но и с разреженным характером растительного покрова в экстремальных местообитаниях, где растения почти не затеняют друг друга.

У растений тенелюбивых и теневыносливых точка компенсации лежит в области весьма низкой освещенности — 1/100—1/200 от полной, что составляет от 50 до 100—200 лк (напомним, что в глубине комнаты днем около 100 лк). Угол наклона кривой более крутой, что позволяет говорить о более эффективном использовании слабого света для фотосинтеза (например, на рис. 39 видно, что при освещенности, соответствующей точке *e*, у теневыносливого вида уже идет значительный фотосинтез, намного превышающий дыхание, тогда как у светолюбивого вида при той же освещенности газообмен еще не превышает точки компенсации). Выход световой кривой на «плато насыщения» у теневыносливых растений происходит при низкой освещенности, а максимальная интенсивность фотосинтеза при насыщающей освещенности гораздо ниже, чем у светолюбивых видов.

У многих тенелюбов (например, у папоротников — *Polypodium vulgare*, *Dryopteris austriaca*, видов рода *Nephrolepis* и др.) при

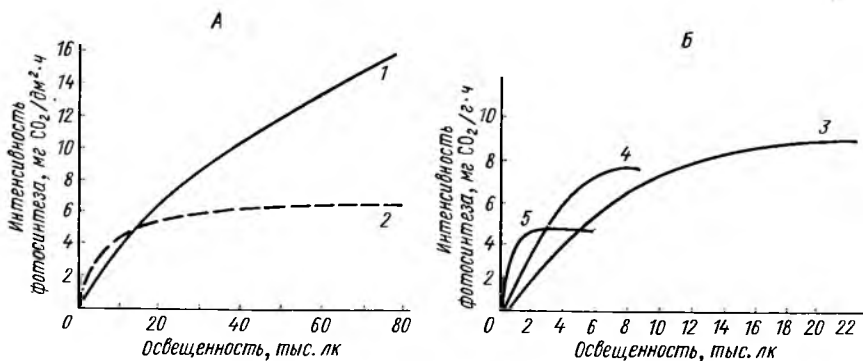


Рис. 41. Различие световых кривых фотосинтеза одного и того же вида в разных условиях освещенности (по Малкиной И. С. и др., 1969; Алексееву В. А., 1975).

А — ель, части кроны:

1 — верхняя, 2 — нижняя;

Б — подрост ели, выросший:

3 — на открытом месте, 4 — под редким лесным пологом (сомкнутость 0,5), 5 — под густым пологом (сомкнутость 1,0)

полном солнечном освещении наступает депрессия фотосинтеза (световая кривая опускается ниже плато). У папоротника *Trichomanes radicans* с тонкой листовой пластинкой прямой солнечный свет вызывает настоящий «солнечный удар» — слипание хлоропластов, разрушение хлорофилла, отмирание клеток.

Световые кривые фотосинтеза не только различны у растений с разным отношением к свету, но весьма изменчивы у одного и то-

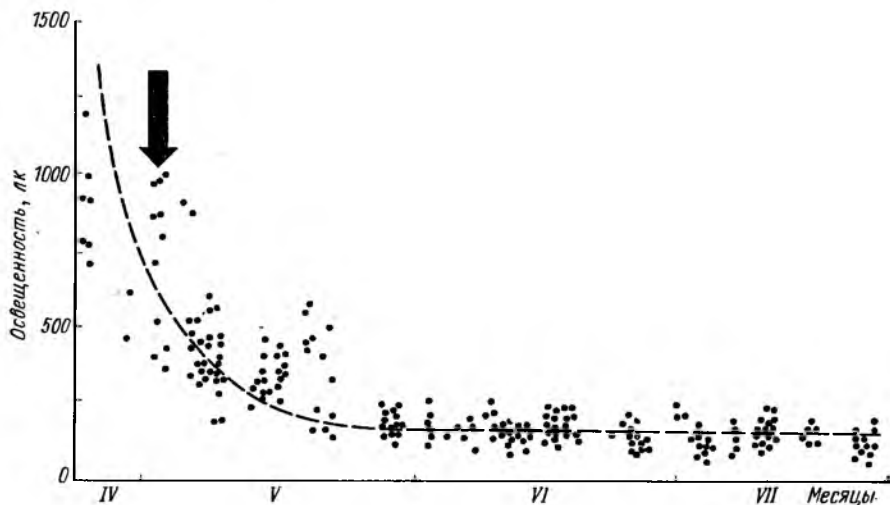


Рис. 42. Сезонная динамика точки компенсации фотосинтеза у травянистых растений лиственного леса (20 видов) (по Lieth H., 1960):

черная стрелка — начало развития листьев на деревьях и затенения травяного покрова

го же вида, отражая функциональную перестройку фотосинтетического аппарата в соответствии с условиями освещенности. Так, саженцы одних и тех же древесных пород, выращенные при освещении, близком к полному, имеют кривые «светового» типа, а при сильном затенении — «теневого» типа (рис. 41). Таково же различие световых кривых фотосинтеза у глубоководных и мелководных форм одних и тех же видов водорослей. Интересно, что у растений, вегетирующих в условиях сезонной смены светового режима (например, под пологом листопадных лесов), световые кривые фотосинтеза изменяются в течение года (рис. 42). Так, у лесных трав — лука медвежьего (*Allium ursinum*) и копытня (*Asarum europaeum*) — весной в необлиственном лесу точки компенсации фотосинтеза лежат при 650 и 1000 лк, а в летней тени снижаются до 200—250 лк.

Хороший пример сезонной динамики реакции фотосинтеза на свет представляет осока волосистая — *Carex pilosa* (рис. 43): ранней весной в дубовом лесу только что появившиеся листья имеют плато светового насыщения фотосинтеза при 20—25 тыс. лк; при летнем затенении у этих же видов кривые зависимости фотосинте-

за от света становятся по всем параметрам «теневыми» (т. е. листья приобретают способность более эффективно использовать слабый свет); после перезимовки эти же листья под пологом безлистного весеннего леса вновь обнаруживают «световые» черты фотосинтеза.

Другой подобный пример — североамериканский лесной двулетник *Hydrophyllum appendiculatum*, который на протяжении онтогенеза испытывает вначале затенение (первое лето), затем осветление (весна после перезимовки) и вновь затенение (второе лето). Соответственно световое насыщение фотосинтеза у него вначале составляет около 11 тыс. лк, затем поднимается до 27 тыс. лк и вновь падает до 8—15 тыс. лк.

В последние годы рядом исследователей показано, что различия в фотосинтетической активности световых и теневых растений проявляются на уровне весьма тонких деталей механизма фотосинтеза. Как видно из данных табл. 7, активность одного из ключевых ферментов фотосинтеза — рибулезодифосфаткарбоксил а з ы (или РДФ-карбоксилазы) у световых растений значительно выше, чем у теневых.

Есть данные о том, что у теневых растений в листьях слабее развита фотохимическая система II, ответственная за поглощение более коротких волн красной области спектра.

Еще один способ, которым теневыносливые растения при низкой освещенности достигают продуктивности фотосинтеза, достаточной для поддержания существования вида, — это своего рода компенсация слабого фотосинтеза увеличением ассимилирующей площади, снижением интенсивности дыхания и уменьшением относительной массы нефотосинтезирующих тканей (корни, ветви и др.). В результате у теневыносливых форм даже при сильном затенении сохраняется преобладание приходной части баланса газообмена над расходом — затратами органического вещества на дыхание, т. е. положительный баланс органического вещества, обеспечивающий нарастание фитомассы. В то же время у светолюбивых видов даже при небольшом затенении потери на дыхание преобладают, и баланс становится отрицательным. Это хорошо видно на примере саженцев различных по теневыносливости древесных пород, выращенных на разном световом фоне (табл. 8).

При сильном затенении, когда возможности создания органического вещества ограничены, далеко не всегда обеспечено генеративное размножение, связанное с большими затратами пластических веществ на образование цветков, цветоносных стеблей, пло-

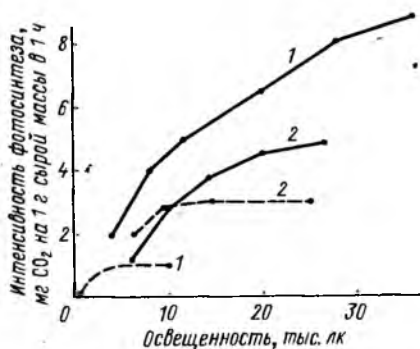


Рис. 43. Световые кривые фотосинтеза травянистых растений, обитающих под пологом листопадных лесов в условиях сезонной смены освещенности (по Малкиной И. С. и др., 1969):

1 — *Pulmonaria obscura*, 2 — *Carex pilosa*; сплошные линии — весной, пунктир — летом

Таблица 7. Активность фермента РДФ-карбоксилазы в вытяжках листьев у растений затененных и освещенных местообитаний (по Björkman O., 1968)

Вид	Активность фермента, моль · 10 ⁻⁶ CO ₂ /мин			
	на 1 дм ² листа	на 1 г сырой массы	на 1 мг хлорофилла	на 1 мг растворимого белка
Теневые виды				
<i>Adenocaulon bicolor</i>	2,0	2,0	0,63	0,22
<i>Aralia californica</i>	2,0	2,3	0,76	0,16
<i>Disporum smithii</i>	1,0	1,1	0,40	0,20
<i>Trillium ovatum</i>	2,0	1,7	0,50	0,15
<i>Viola glabella</i>	1,0	1,2	0,38	—
Световые виды				
<i>Atriplex patula</i>	23,0	10,1	5,72	0,43
<i>Echinodorus berteroi</i>	15,0	7,6	3,26	0,24
<i>Mimulus cardinalis</i>	17,0	5,4	3,28	0,35
<i>Plantago lanceolata</i>	10,0	4,1	1,89	0,26
<i>Solidago spatulata</i>	12,0	4,9	2,81	0,23

Таблица 8. Баланс органического вещества за сутки у 6-летнего подростка дуба под пологом леса в разных условиях освещения в расчете на 1 г сырой массы растения (по Малкиной И. С. и др., 1970)

Сомкнутость крон	Пропускание света, %	Поглощено CO ₂ при фотосинтезе, мг	Выделено CO ₂ при дыхании, мг	Баланс CO ₂ , мг	Баланс органического вещества, мг	Прирост растения, % к сырой массе
0,2	55	12,20	1,63	10,57	6,8	1,4
0,6	7,5	4,37	1,36	3,01	1,9	0,35
0,8	4,5	1,70	1,41	0,29	0,2	0,04
0,9	3,0	0,71	1,45	-0,74	-0,5	—

дов и семян. В связи с этим у многих лесных трав преобладает вегетативное размножение с помощью корневищ и других подземных органов, а некоторые виды (сныть в дубовых лесах, кислица, майник и другие травы в наиболее тенистых ельниках) почти полностью перешли на этот способ размножения. Известную роль в этом сыграл также недостаток опылителей в сильно затененных местообитаниях.

Своеобразной формой физиологической адаптации при резком недостатке света может служить потеря растением способности к фотосинтезу, переход к гетеротрофному питанию готовыми органическими веществами. Такими факультативными гетеротрофами

являются, например, некоторые синезеленые водоросли, обитающие в более или менее глубоких слоях почвы, в то время как на поверхности они сохраняют способность к фотосинтезу. Глубоководные планктонные водоросли, живущие на глубине 100 м, хотя и содержат хлорофилл, но не способны к фотосинтезу и, по-видимому, полностью перешли на гетеротрофный способ питания. Иногда такой переход становится безвозвратным в связи с потерей растениями хлорофилла; таковы орхидные тенистых еловых лесов — *Goodyera repens*, *Neottia nidus avis*, вертляница — *Monotropa hypopitys*. Эти виды живут за счет мертвых органических остатков, получаемых от древесных пород и других растений (подробнее об их взаимоотношениях см. в гл. IX). Такой способ питания получил название сапрофитного, а растения, которым он свойствен, называют сапрофитами.

Сезонные адаптации растений к световому режиму. В тех местобитаниях, где затенение действует на растения не все время, а в течение определенного отрезка вегетационного сезона, существует еще одна возможность адаптации растений к световому режиму — такая организация жизненных процессов во времени, при которой основной период ассимиляции не совпадает с периодом сильного затенения. Яркий пример таких сезонных адаптаций представляют травянистые растения листопадных лесов. Как уже было показано на рис. 15, в течение вегетационного сезона в их травяном покрове освещенность неодинакова: непродолжительный светлый весенний период до распускания почек на деревьях сменяется глубоким и длительным летним затенением, а осенью после листопада наступает осветление. Весенняя экологическая ниша используется светолюбивыми эфемероидами — многолетними травянистыми растениями с краткой (всего несколько недель) вегетацией и длительным покоем. В наших дубовых лесах это пролеска (*Scilla sibirica*), хохлатка (*Corydalis halleri*), гусиные луки (*Gagea lutea*, *G. minima*), ветреница лютиковая (*Anemone ranunculoides*) и др. Они прорастают и начинают цвести сразу же после таяния снега в лесу, а ко времени полного развития листы на деревьях и установления тени уже заканчивают вегетацию и теряют надземные части. Период глубокого затенения эфемероиды переживают в состоянии летнего покоя, в виде подземных органов — луковиц, клубней, корневищ. В западноевропейских листопадных лесах (дубовых, буковых, грабовых) группа ранневесенних эфемероидов представлена такими видами, как *Scilla bifolia*, *Galanthus nivalis*, *Endymion non-scriptus*, *Eranthis hiemalis* и др.; в североамериканских дубовых и кленовых лесах — *Erythronium americanum*, *E. canadense*, *Allium tricoccum* и др. Есть своя группа эфемероидов и в дальневосточных широколиственных лесах. Таким образом, это довольно распространенный способ адаптации к временному затенению, который состоит в перемещении всей вегетации на светлый отрезок благоприятного сезона. Это перемещение достигается путем сдвига всего годового цикла, так что он не совпадает с годичной климатической ритмикой умеренных широт и обычной сезонной ритмикой

летневегетирующих растений (рис. 44). Ранневесенняя вегетация дает возможность эфемероидам избежать затенения под пологом леса, но зато требует повышенной холодостойкости, способности к быстрому росту и развитию при низких температурах, заблаговременной подготовки к цветению и т. д.

Другой тип сезонной адаптации к режиму освещенности под пологом листопадных лесов наблюдается у длительновегетирующих

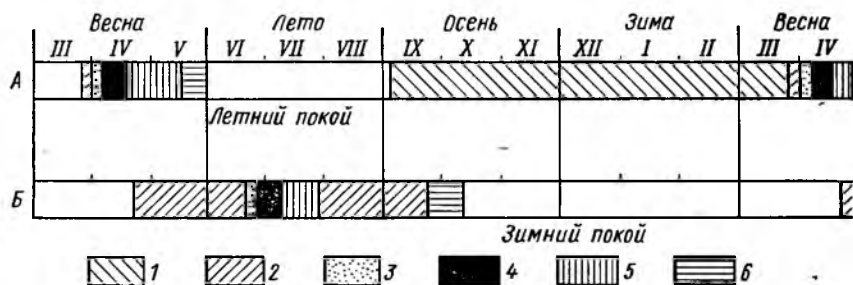


Рис. 44. Схема годичных фенологических циклов у основных видов двух сезонных синуз в травяном покрове дубравы.

А — ранневесенний эфемероид — *Scilla sibirica*;

Б — летний доминант — *Aegoropodium podagraria*;

Фенофазы: 1 — подземный и подснежный рост, 2 — надземная вегетация, 3 — бутонизация, 4 — цветение, 5 — плодоношение, 6 — отмирание

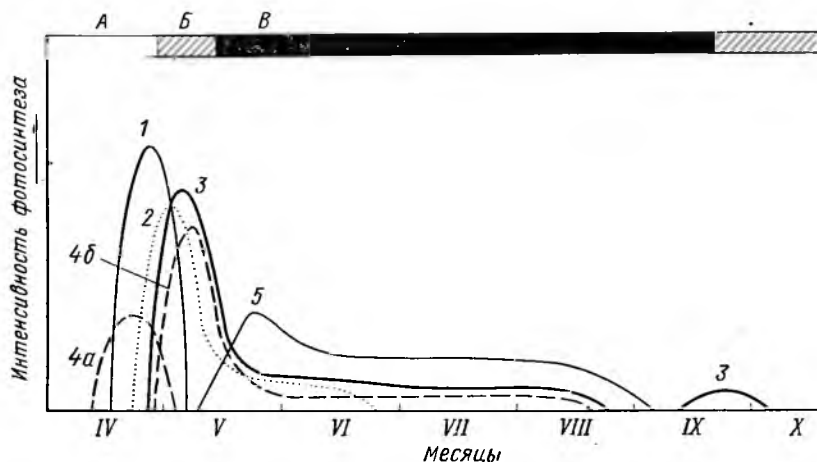


Рис. 45. Схема сезонного хода фотосинтеза у растений основных феноритмотипов в травяном покрове дубравы. Освещенность в травяном покрове: А — весенняя световая фаза, Б — переходная фаза, В — летнее затенение, Г — осеннее осветление:

1 — ранневесенние эфемероиды, 2 — гемизфемероиды, 3 — летние виды с ранним началом развития, 4 — «вечнозеленые» виды (листья: а — прошлогодние перезимовавшие, б — новой генерации), 5 — летние виды с поздним началом развития

травянистых растений, сезонное развитие которых начинается еще в безлистном лесу и кончается глубокой осенью. Это сныть — *Aegopodium podagraria*, копытень — *Asarum europaeum*, ясменник — *Asperula odorata*, медуница — *Pulmonaria obscura* и др. Изучение сезонной динамики фотосинтеза показывает, что у большинства травянистых видов тенистых дубовых и других лиственных лесов основная фотосинтетическая деятельность приурочена к концу весны — началу лета, когда под пологом леса еще достаточно света (рис. 45). За этот короткий период растения успевают создать основную массу органического вещества, необходимого для дальнейшего роста и отложения запасов на зиму. Летний же фотосинтез в затенении идет на очень низком уровне и не всегда превышает расходы на дыхание. Таким образом, рост и развитие растений в основном идут за счет светлого весеннего периода, поэтому даже самая глубокая летняя тень становится для них практически безразличной. Действительно травянистые лесные виды с такой сезонной динамикой фотосинтеза (сныть, копытень, звездчатка, медуница, ясменник и др.) в целом весьма теневыносливы и занимают в лесах наиболее затененные местообитания.

Признаки теневыносливости растений. Определение степени теневыносливости имеет большое практическое значение. При создании устойчивых сочетаний видов в сложных ценозах (древесных насаждениях, сеяных лугах) в нижние ярусы должны быть помещены растения, устойчивые к затенению верхними ярусами. Столь же важен подбор теневыносливых видов при озеленительных работах (для северных сторон зданий, особо затененных улиц и т. д.).

Исследование физиологических адаптаций к затенению или эксперимент с выращиванием под разными затенителями — путь, хотя и надежный, но трудоемкий. Поэтому с давних пор сложилась практика определения теневыносливости растений по ряду внешних признаков (иногда сюда включают и признаки анатомической структуры), особенно в лесоводстве, где вопрос о теневыносливости древесных пород имеет существенное практическое значение.

Одним из критериев теневыносливости может служить соотношение высоты дерева и толщины его ствола: более теневыносливые древесные породы, способные расти в густом насаждении, сильнее вытягиваются вверх; светолюбивые деревья, напротив, всегда растут значительно реже и имеют меньшую высоту при том же диаметре ствола. Еще в прошлом веке лесоводами был предложен показатель теневыносливости, названный «относительной высотой», — отношение высоты дерева к его диаметру на определенной высоте (130 см).

О степени светолюбия или теневыносливости можно судить и по структуре кроны дерева. У светолюбивых пород кроны ажурные, слабо облиственные; у теневыносливых — густые, плотные, поскольку листья (или хвоя) способны развиваться не только на периферии, но и в глубине кроны, при слабом свете. Так, у ели и пихты компактность и густое охвоение связаны с тем, что хвоя сохраняется в

глубине кроны, у основания 10—12-летних ветвей, тогда как у светолюбивой сосны — только на хорошо освещенных концевых ветвях 2—4-летнего возраста; отсюда и прозрачность кроны сосны по сравнению с елью. Плотные кроны имеют теневыносливые листовые породы (бук, конский каштан), ажурные кроны — светолюбивые породы (береза, ясень, осина).

В качестве критерия отношения растений к свету издавна используют показатель, названный «относительным световым довольствием». По А. Визнеру, это минимальная освещенность (выраженная в долях от полной освещенности на открытом месте), которой могут довольствоваться листья данного растения. Для древесных пород она определяется там, где затенение велико, но еще сохраняются зеленые листья или хвоя (на нижних ветвях или в глубине кроны). Ниже даются примеры различного светового довольствия у ряда светолюбивых и теневыносливых видов (по данным разных авторов):

Лиственница 1/5	Дуб 1/20
Ясень 1/6	Ель 1/90—1/32
Береза бородавчатая 1/7—1/9	Клен 1/55
Осина 1/8	Бук 1/60
Сосна 1/10	Самшит 1/100

На основе перечисленных выше и некоторых других признаков (а также наблюдений за состоянием и ростом в различных условиях освещенности) лесоводами составлены ряды теневыносливости древесных пород.

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

Нетрудно заметить, что у всех авторов крайние позиции занимают одни и те же виды; иными словами, разные признаки наибольшей теневыносливости тесно коррелируют между собой, как и признаки наибольшего светолюбия.

Изменчивость отношения растения к свету. Степень теневыносливости или светолюбия не является неизменным видовым признаком. Анатомо-морфологические и физиологические внутривидовые различия хорошо заметны у особей, растущих в разных условиях освещенности: у трав, кустарников и древесного подроста под пологом леса и на его опушке, у трав в густом луговом травостое и при одиночном произрастании, у мхов на северной и южной стороне древесных стволов и т. д. У некоторых молодых саженцев древесных пород экспериментальным путем, дозируя интенсивность и продолжительность освещения в период закладки и формирования листа, можно получить особи с листьями светового или теневого типа.

Различное отношение листьев к свету иногда носит возрастной характер. Например, в эвкалиптовых лесах сеянцы, вырастающие в тени (при 10—15%-ной освещенности), сохраняют ювенильные формы листьев с теневой структурой, повышенным содержанием хлорофилла и другими чертами теневыносливости; у сеянцев на хорошо освещенных или открытых местах преобладают взрослые листья светового характера.

Лабильность по отношению к свету наблюдается и у одной и той же особи. Так, выше (с. 35) уже упоминалось о сезонной смене весенних и летних листьев у травянистого вида листопадных лесов медуницы — *Pulmonaria obscura*. Не только по величине листовых пластинок, но и по другим показателям отношения к свету весенние листья медуницы можно характеризовать как световые, а летние — как теневые (см. рис. 43). Сходные явления наблюдаются под пологом леса у сныти и некоторых других видов.

Хорошо известны пространственные различия в структуре и физиологии листьев в разных частях кроны у одного и того же дерева или кустарника. В освещенных частях кроны (у лесных деревьев — на ее вершине, у одиночно стоящих — по всей периферии) листья расположены под большими углами к горизонтальной плоскости, иногда листовые пластинки вогнуты или сложены (см. рис. 24). Они отличаются небольшими размерами, световыми чертами внутренней структуры тканей, клеток, хлоропластов, малым содержанием хлорофилла, высокой величиной светового насыщения фотосинтеза и прочими физиологическими особенностями типично световых листьев. С ослаблением света в нижних и внутренних частях кроны листья приобретают ярко выраженный теневой характер. Таково же различие хвои в пределах кроны хвойных пород. Распределение световых и теневых листьев в кроне может быть связано не только с вертикальным профилем освещенности, но и с ее различием на сторонах кроны: так, у деревьев и кустарников на опушке сторона, обращенная к лесу, имеет листья теневого типа, а на противоположной стороне преобладают световые листья.

Отношение растений к свету изменяется с возрастом. Как правило, всходы и молодые растения более теневыносливы по сравнению со взрослыми особями (рис. 46). Например, подрост древесных пород под пологом леса выносит сильное затенение материнским пологом и довольствуется гораздо более низкой освещен-

ностью, чем взрослые деревья того же вида. Соответственно этому у подроста имеется ряд приспособлений к жизни в глубокой тени, сближающих его с растениями других видов в той же экологической нише (травы и кустарники под пологом леса), но отличающих его от взрослых деревьев тех же видов. Аналогичное явление отмечается также для всходов и молодых (ювенильных) растений в травянистых (луговых, степных) сообществах. Повышенную теневыносливость растений в начале их жизненного цикла, очевидно, следует рассматривать как видовую адаптацию, связанную с возобновлением в условиях сомкнутого растительного покрова. Не будь ее, было бы невозможно непрерывное существование вида, так как всходы, проростки и ювенильные особи не смогли бы развиваться в условиях затенения взрослыми растениями.

Способность растений выносить недостаток света в большой степени зависит от комплекса других экологических факторов. В оптимальных для вида (или близких к оптимуму) климатических и почвенных условиях теневыносливость обычно выше. В связи с этим в умеренных широтах, где условия для растений ухудшаются по направлению к северу, наблюдаются определенные географические закономерности в отношении к свету у широко распространенных видов: в северных частях ареала они более светолюбивы, чем в южных. Это хорошо видно при сравнении светового довольствия у особей одного и того же вида *Acer platanoides* (по Визнеру А.):

Вена	Ю. Норвегия	Сев. Норвегия
1/55	1/37	1/5

Световое довольствие растений увеличивается и при подъеме в горы, что хорошо видно на примере дикого ячменя — *Hordeum jubatum*: на высоте 180 м он выносит $\frac{1}{9}$ полного освещения, а на 2500 м ему требуется не менее $\frac{1}{5}$.

Возрастание светолюбия при общем понижении температуры по направлению к северу — одна из причин смены местообитаний некоторых видов на более освещенные: так, лесные таежные виды (черника и др.) в зоне лесотундры и тундры хорошо растут в открытых местообитаниях; сныть — *Aegopodium podagraria* — один из наиболее теневыносливых видов лесостепных дубрав — на северо-западе и севере европейской части СССР обычно растет по опушкам, в ред-

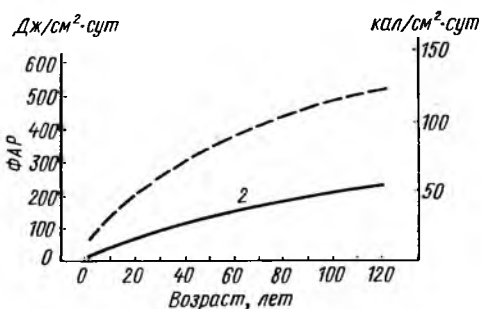


Рис. 46. Возрастное изменение теневыносливости древесных пород (по Алексееву В. А., 1975):

1 — сосна, 2 — ель. Кривые показывают минимальное количество ФАР, необходимое для фотосинтеза

ких кустарниковых зарослях и даже на лугах. В таком же направлении изменяется отношение растений к свету и при подъеме в горы: например, в низкогорном поясе Карпат кустарнички (черника, голубика) и некоторые травянистые виды (*Soldanella hungarica*, *Homogyne alpina*) держатся под пологом еловых лесов, а в субальпийском и альпийском поясах прекрасно растут в открытых кустарниковых зарослях и луговых травостоях. Эти примеры — хорошая иллюстрация взаимодействия экологических факторов при их совместном влиянии на растение.

ФОТОПЕРИОДИЗМ

Важнейшая характеристика светового режима — фотопериод, т. е. продолжительность дня (или, точнее, соотношение длины светлой и темной частей суток), которая неодинакова в течение года. Закономерность изменения длины дня на разных широтах представлена на рис. 47.

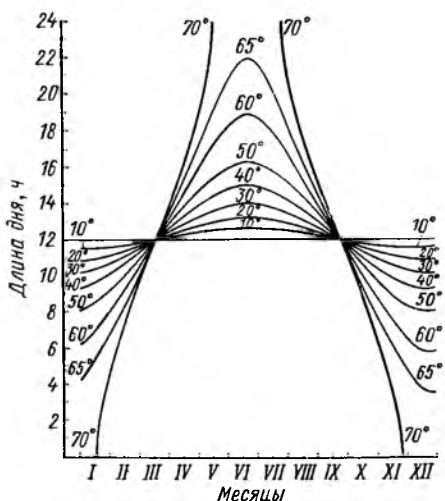


Рис. 47. Сезонное изменение длины дня на разных широтах северного полушария (по Данилевскому А. С., 1961)

Длина дня не безразлична для растений. Очень многие виды переходят от вегетативного развития к генеративному (цветение и плодоношение) только в том случае, если они развиваются при фотопериоде, не превышающем (или — в других случаях — не ниже) определенной критической величины. Способность растений реагировать на длину дня получила название фотопериодической реакции (ФПР), а круг явлений, регулируемых длиной дня, именуется фотопериодизмом.

Фотопериодизм был открыт в 1920 г. В. Гарнером и Н. Аллардом. Проводя селекционные работы с табаком, они обнаружили, что один из сортов, который цвел весной и осенью в теплице, не зацветает летом в открытом грунте. Поскольку летние условия почти не отличались от тепличных, они предположили, что цветению препятствует длинный летний день. Это предположение подтвердилось, когда удалось получить цветение табака летом, но при искусственно укороченном дне.

С тех пор в исследованиях по фотопериодизму накоплен огромный экспериментальный материал. Показано, что фотопериодическая реакция свойственна растениям самых разных таксономических групп и жизненных форм, причем не только цветковым, но

мохообразным и водорослям; пока мало сведений о ФПР у плаунообразных и папоротникообразных. Способность воспринимать длину дня и реагировать на нее широко распространена и в животном мире.

По типу ФПР различают следующие основные группы растений (рис. 48)¹:

1. Растения с короткодневной ФПР (или растения короткого дня), которым для перехода к цветению требуется 12 ч и менее света в сутки (например, конопля, табак, перилла).

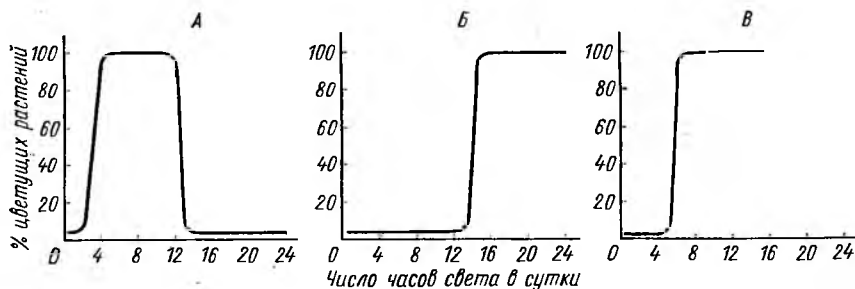


Рис. 48. Типы фотопериодической реакции у растений (по Мошкову Б. С., 1961). А — короткодневный (перилла); Б — длиннодневный (шпинат); В — нейтральный (горчица)

2. Растения с длиннодневной ФПР (растения длинного дня); для цветения им нужна продолжительность дня 12 и более часов (таковы картофель, пшеница, шпинат).

3. Некоторые виды (например, гваюла) имеют ФПР промежуточного типа, т. е. цветение у них наступает при определенном, сравнительно узком диапазоне фотопериода — не длиннее, но и не короче критических величин.

4. Наконец, есть растения, фотопериодически нейтральные — для них длина фотопериода безразлична, и цветение наступает при любой длине дня (кроме очень короткой, означающей для растений световое голодание). Таковы томат, одуванчик и др.

Каждому виду (или сорту) свойствен свой критический фотопериод. Оказалось, что растения способны «измерять» его продолжительность с довольно большой точностью. Так, для длиннодневной хризантемы критическая длина дня, обеспечивающая цветение, составляет 14 ч 40 мин, но уже при 13 ч 50 мин бутоны не образуются. У сорняка дурнишника пенсильванского (*Xanthium pennsylvanicum*) критическая длина дня лежит между 15 ч и 15 ч 30 мин. В тропиках, где сезонное изменение длины дня очень мало, высокая фотопериодическая чувствительность обнаружена у

¹ Сведения о механизмах восприятия и реализации фотопериодической информации излагаются в курсах физиологии растений.

многих сортов риса, возделываемых в определенные сезонные сроки. Даже ничтожные изменения фотопериода оказываются в этих случаях решающими для перехода растений к генеративной фазе.

Нормальное развитие растений (переход к цветению) осуществляется не только в том случае, если они выращиваются при необходимом фотопериоде в течение всей вегетации, но и при более кратковременных фотопериодических воздействиях. Иногда достаточно всего нескольких суток с нужным соотношением света и темноты, чтобы растение зацвело (фотопериодическая индукция). Интересен в этом отношении короткодневный сорняк дурнишник (*Xanthium strumarium*): он не цветет целое лето при неподходящем длинном дне, но зацветает всего лишь после одного короткого дня.

Очевидно, для растений небезразлична не только длина дня, но и характер ее сезонного изменения (укорачивающийся или удлиняющийся день). Однако экспериментальных данных, подтверждающих чувствительность растений к направлению и скорости изменения фотопериода, еще не так много. Известно, например, что у ряда луговых многолетних злаков переход к генеративному размножению стимулируется при удлинении дня весной, но у отрастающих в конце лета побегов этого не наблюдается из-за сокращающегося осеннего дня, хотя в среднем длина дня та же, что и весной. Вероятно, реакция на изменение длины дня может быть дополнительным, более тонким регулятором развития растений в тех условиях, где сезонное различие длины дня само по себе мало выражено (в низких широтах).

ФПР у растений обнаруживается при гораздо более слабой интенсивности света, чем фотосинтез. Например, дурнишник реагирует на длину дня при освещении 100-ваттной лампой на расстоянии 150 м. Любопытный факт был описан на о. Тринидад, где нефтяные компании сжигают попутные газы в факелах. На одном из рисовых полей, освещенных таким факелом, растения долго оставались в вегетативном состоянии. Проверка жалобы владельца поля показала, что действительно, свет факела на расстоянии 274 м от поля вызвал фотопериодическую задержку цветения.

Чувствительность ФПР растений к слабому свету означает, что при определении критической длины дня «учитывается» не только время солнечного сияния, но и светлая часть сумерек (до восхода и после захода солнца).

Хотя в многочисленных экспериментальных работах основным критерием фотопериодической реакции считается прохождение генеративных фаз (переход к цветению), в жизни растений круг явлений, контролируемых длиной дня, гораздо шире. Так, от фотопериодического фона в значительной мере зависит продуктивность растения, устойчивость его к инфекционным заболеваниям, способность к симбиозу и т. д. Особо важную роль играет фотопериодизм в географическом распространении растений и в регуляции их сезонного развития. Остановимся на первом из этих моментов (второй рассматривается в гл. III).

К настоящему времени накоплен обширный фактический материал, показывающий, что существует четкая связь между географическим распространением растений и типом их фотопериодической реакции. Виды, сорта и формы, распространенные в высоких широтах, в большинстве длиннодневные соответственно фотопериоду в период вегетации. Виды тропиков и субтропиков в основном короткодневные или нейтральные.

Ниже показана длина дня, обеспечивающая максимальный прирост сухого вещества у растений разного географического происхождения (по Любименко В. Н. и Щегловой О. Н., 1927)

Вид	Длина дня, ч	Родина растений
Фасоль обыкновенная — <i>Phaseolus vulgaris</i>	8	Тропики и субтропики
Хлопчатник травянистый — <i>Gossypium herbaceum</i>	8	Субтропики
Соя щетинистая — <i>Soja hispida</i>	8	Умеренный пояс
Ячмень обыкновенный — <i>Hordeum vulgare</i>	10	То же
Горчица черная — <i>Sinapis nigra</i>	14	» »
Мак голостебельный — <i>Papaver nudicaule</i>	16	Арктические области

У видов с обширными ареалами, охватывающими разные широты, хорошо различаются географические популяции с различными критическими фотопериодами, соответствующими длине дня (рис. 49). Здесь ФПР выступает как весьма тонкий и точный механизм прилаживания экологии вида к разнообразию условий на протяжении ареала.

Во многих случаях ФПР культурных растений соответствует географическому району формирования сорта. Так, абиссинские сорта пшеницы имеют короткодневный тип ФПР, а сибирские — длиннодневный.

Являясь адаптацией к данной географической среде, ФПР в то же время служит отчасти ограничителем распространения вида или географической популяции. Поскольку растения с определенной ФПР не могут успешно произрастать при неподходящем для них фотопериоде, длина дня препятствует миграции северных длиннодневных форм к югу и южных короткодневных к северу. Виды с нейтраль-

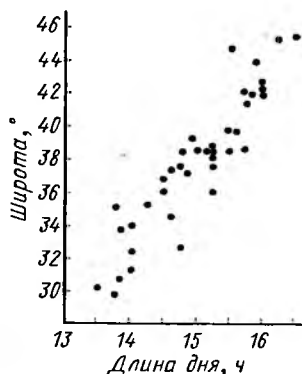


Рис. 49. Изменение порога фотопериодической реакции (критической длины дня) с географической широтой у дурнишника *Xanthium strumarium* (из Тыщенко В. П., 1972, по данным Ray P. M. а. Alexander W. E., 1966)

ной ФПР имеют возможность более широкого распространения — от тропиков до арктических районов (если, конечно, оно не ограничено теплом и другими климатическими факторами).

Географические закономерности распределения растений с разными типами ФПР не абсолютны: существует ряд исключений. Так, в горах низких широт встречаются длиннодневные виды (например, южноамериканские дикие пасленовые); многие сорта культурных растений (пшеницы, ячменя, овса, льна и др.), происходящие из низкоширотных стран (Эфиопии, Индии, Малой Азии, Афганистана и др.), имеют ФПР длиннодневного типа. Считают, что разгадка этого несоответствия, возможно, кроется в том, что фотопериодическая реакция растений в большой степени зависит от температурного фона. В целом закономерность такова, что при пониженных температурах длиннодневные растения могут успешно произрастать в условиях более короткого дня. Этим объясняется преобладание длиннодневных видов в горных (т. е. в целом более холодных) областях близ экватора. Есть предположение, что горные системы меридионального направления могут служить своеобразными «мостами», по которым возможна миграция длиннодневных форм из северных районов в более южные.

Но существуют и такие нарушения географических закономерностей фотопериодизма, которые трудно объяснить. В таких случаях можно думать о несоответствии современных условий и тех, в которых сформировалась ФПР вида, т. е. об исторических миграциях, связанных с существенными изменениями климата, земной поверхности и т. п.

ВЛИЯНИЕ ТЕПЛА НА РАСТЕНИЯ

Необходимость тепла для жизни растений в первую очередь обусловлена тем, что процессы жизнедеятельности возможны лишь на известном тепловом фоне, определяемом количеством тепла и продолжительностью его действия. Разнообразие тепловых условий на Земле в значительной степени обуславливает географическое распространение растений. С изменением температурного режима в течение года тесно связаны сезонные явления в жизни растений умеренных и высоких широт.

ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕПЛА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА

В экологии тепловое состояние окружающей среды и самих организмов характеризуют через их температуру. Более употребительна столбчатая шкала Цельсия (хотя в американских работах широко применяется и шкала Фаренгейта). Основные принципы и способы измерения температуры, а также приборы, используемые в экологических и эколого-физиологических исследованиях, перечислены в табл. 9.

Чтобы охарактеризовать тепловые условия местообитания растений, необходимо знать закономерности распределения тепла в пространстве и его динамику во времени как в отношении общеклиматических характеристик, так и конкретных условий произрастания растений.

Общее представление об обеспеченности того или иного района теплом дают такие общеклиматические показатели, как среднегодовая температура для данной местности, абсолютный максимум и абсолютный минимум (т. е. наиболее высокая и наиболее низкая температура, зарегистрированная в этом районе), средняя температура самого теплого месяца (на большей части северного полушария это июль, южного полушария — январь, на островах и в прибрежных районах — август и февраль); средняя температура самого холодного месяца (в континентальных областях северного полушария — январь, южного — июль, в прибрежных районах — февраль и август).

Для характеристики тепловых условий жизни растений важно знать не только общее количество тепла, но и его распределение во времени, от которого зависят возможности вегетационного периода. Годовую динамику тепла хорошо отражает ход среднемесячных (или среднесуточных) температур, неодинаковый на разных широтах и при разных типах климата (рис. 50), а также динамика

Таблица 9. Методы измерения температуры, применяемые в экологических исследованиях (по Perrier С., 1971)

Принцип и метод	Приборы	Емкость шкалы, °С	Область применения
Расширение жидкости или газа	Стеклянный термометр, термограф	От 5 до 100 » 5 » 80	Собщая характеристика температурного фона в природе и лаборатории, в гомогенной среде
Расширение твердого тела	Термограф	» 5 » 80	Измерения при отсутствии облучения в гомогенной среде
Давление пара	»	Обычно 50—80 Иногда от 10 и выше	То же
Термо-ЭДС	Термопара	Любая; оптимальные пределы 50	Точные измерения температуры в разных точках природных объектов и окружающей среды
Термосопротивление	Термометр сопротивления (металлический) Термистор (полупроводниковый)	Любая; оптимальные пределы 20—30 Любая; оптимальные пределы 20—30	Точные измерения температуры То же
Люминесценция		10—40 (фосфоресценция) 10—80 (цветная люминесценция)	Измерения поверхностной температуры на небольшой площади
Радиометрия		Любая	Дистанционные измерения поверхностной температуры на любой площади

максимальных и минимальных температур. Границы вегетационного сезона определяются продолжительностью безморозного периода, частотой и степенью вероятности весенних и осенних заморозков.

В современной экологической и сельскохозяйственной климатологии по обеспеченности растений теплом различают четыре основных термических пояса.

1. Тропический пояс. Температура не бывает ниже 0°С (за исключением высокогорных областей). Средняя температура самого холодного месяца 15—20°С. Годовой ход температуры выровнен, амплитуда не превышает 5°. Вегетация круглогодичная (кроме засушливых областей).

2. Субтропические пояса. Температура самого холодного месяца выше 4°С, самого теплого — выше 20°С. Минимальные

температуры опускаются ниже 0°C не каждый год. Возможны кратковременные морозы, но они редко достигают -15°C . Устойчивый снежный покров зимой отсутствует. Для сельскохозяйственных культур два вегетационных сезона — летний и зимний.

3. Умеренные пояса. Хорошо выражены летний вегетационный сезон и продолжительный зимний период покоя растений. Средняя длительность безморозного периода 70—80 дней. Зимой устойчивый снежный покров (в основной части пояса) и устойчивые морозы. Заморозки весной и осенью.

4. Холодные пояса. Заморозки возможны в течение всего вегетационного периода, который длится всего 1,5—2 месяца.

По температурным условиям к холодным поясам примыкают иногда выделяемые отдельно субальпийский и альпийский горные пояса.

Для оценки количества тепла, получаемого растением за весь период вегетации или его отдельный отрезок, в экологической и сельскохозяйственной климатологии служит показатель «сумма температур» (или «сумма эффективных температур» — Σt°) за определенное время. Для его подсчета суммируются ежедневные превышения среднесуточной температуры воздуха (t°) над определенной условной величиной (t_n°). Эта величина соответствует нижнему температурному порогу вегетации или определенной фенологической фазы (т. е. самой низкой температуре, при которой они могут начаться):

$$\Sigma t^{\circ} = (t^{\circ} - t_n^{\circ}) \cdot \text{число дней.}$$

Естественно, порог вегетации не может быть одинаковым для растений с разным отношением к теплу: для холодостойких культурных видов условно принимают $t_n = 5^{\circ}\text{C}$, для большинства культур умеренной зоны 10°C , для теплолюбивых 15°C . Считают, что для естественной растительности умеренных широт пороговая температура начала весенних явлений составляет 5°C .

В общих чертах скорость сезонного развития пропорциональна накопленной сумме температур (стоит, например, сравнить медлен-

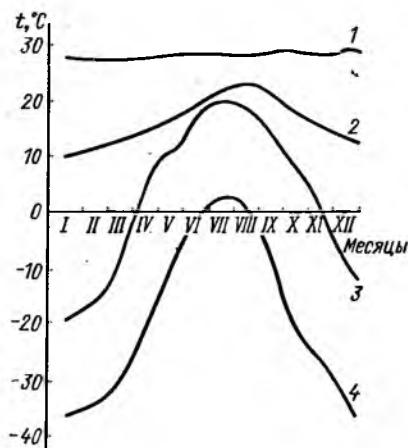


Рис. 50. Годовой ход температуры в разных климатических поясах (по Алисову Б. П. и Дроздову О. А., 1952):

1 — климат континентальный экваториальный (Манаос, $3^{\circ}7'$ ю. ш., $60^{\circ}2'$ з. д.),
2 — климат субтропических западных побережий (Лиссабон, $38^{\circ}13'$ с. ш., $9^{\circ}8'$ з. д.), 3 — климат внутреннеконтинентальный (Виннипег, $49^{\circ}54'$ с. ш., $97^{\circ}9'$ з. д.), 4 — климат арктический (северное побережье Гренландии, $82^{\circ}0'$ с. ш., $65^{\circ}0'$ з. д.)

ное развитие растений в холодную и затяжную весну или «взрывное» начало весны при сильной волне тепла). От этой общей закономерности есть ряд отступлений: так, например, слишком высокие суммы температур уже не ускоряют, а тормозят развитие.

По общей сумме температур, необходимой растениям за весь период вегетации, четко отличаются более или менее теплолюбивые культуры: так, для ячменя требуется $\Sigma t^{\circ} = 1600\text{—}1900^{\circ}\text{C}$ (от посева до уборки), для хлопчатника — $2000\text{—}3000^{\circ}\text{C}$, для риса — $3500\text{—}4000^{\circ}\text{C}$.

Использование в экологии общеклиматических показателей ограничено тем, что они основаны на наблюдениях, проводимых в метеорологических будках на высоте 2 м. Эти стандартные условия далеко не совпадают с той реальной тепловой обстановкой, которая складывается для растений в их естественных местообитаниях, будь то лес, прибрежная литораль или песчаный бархан. Поэтому наряду с общеклиматической характеристикой важно знать и микроклимат конкретного пространства, занятого растением. Недаром говорят о «растительном покрове» Земли: за отдельными исключениями (водные растения, аэропланктон) растения занимают зону, прилежащую к поверхности почвы, т. е. к «поверхности раздела»,

на которой совершается переход падающих лучей из одной среды в другую, в данном случае — из прозрачной в непрозрачную. На этой поверхности создается особый тепловой режим (рис. 51): днем сильное нагревание благодаря поглощению тепловых лучей, ночью — сильное охлаждение вследствие лучеиспускания. Поэтому приземный слой воздуха испытывает наиболее резкие суточные колебания температур, которые в наибольшей степени выражены над оголенной почвой.

Растительный покров также играет роль поверхности раздела, однако в связи с ее сложной конфигурацией и известной протяженностью в глубину явления при переходе из одной среды в другую сильно смягчены.

Тепловой режим местообитания растений характеризуется на основе измерений температуры непосредственно в растительном покрове. В травянистых сообществах измерения делают внутри и на поверхности травостоя, а в лесных, где существует определенный вертикальный градиент температуры, — в ряде точек на разных высотах.

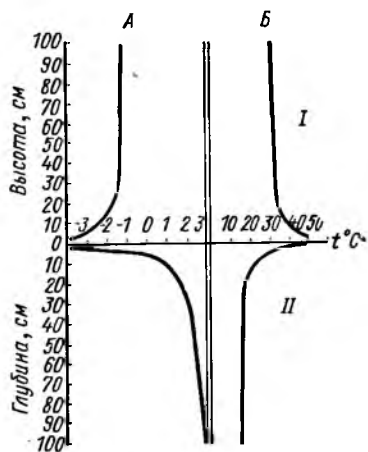


Рис. 51. Распределение температур близ поверхности почвы (по Walter H., 1951). А — ночью; Б — днем (шкала температур для А в 10 раз крупнее, чем для Б). I — приземный слой воздуха, II — почва

ТЕМПЕРАТУРА РАСТЕНИЙ

Наряду с тепловыми характеристиками окружающей среды необходимо знать температуру самих растений и ее изменения, поскольку именно она представляет истинный температурный фон для физиологических процессов. Температуру растений измеряют с помощью электротермометров, имеющих миниатюрные полупроводниковые датчики (рис. 52). Чтобы датчик не повлиял на температуру измеряемого органа, необходимо, чтобы его масса была во много раз меньше массы органа. Датчик должен быть также малоинерционным и быстро реагировать на изменения температуры.

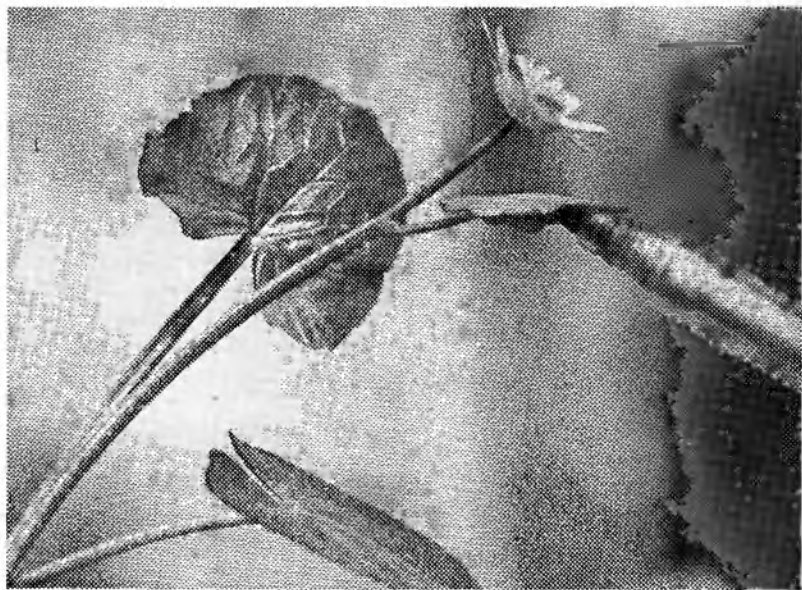


Рис. 52. Измерение температуры листа с помощью точечного полупроводникового термистора

Иногда для этой цели используют термопары. Датчики или прикладывают к поверхности растения, или «вживляют» в стебли, листья, под кору (например, для измерения температуры камбия). Одновременно обязательно измеряют температуру окружающего воздуха (затенив датчик).

Как показывает рис. 53, температура растений весьма непостоянна. Из-за турбулентных потоков и непрерывных изменений температуры воздуха, непосредственно окружающего лист, действия ветра и т. д. температура растения варьирует с размахом в несколько десятых долей или даже целых градусов и с частотой в несколько секунд. Поэтому под «температурой растений» следует понимать более или менее обобщенную и в достаточной мере условную величину, характеризующую общий уровень нагрева.

Растения как пойкилотермные организмы не имеют собственной стабильной температуры тела. Их температура определяется тепловым балансом, т. е. соотношением поглощения и отдачи энергии. Эти величины зависят от многих свойств как окружающей среды (размеры прихода радиации, температура окружающего воздуха и его движение), так и самих растений (окраска и другие оптические свойства растения, величина и расположение листьев и т. д.).

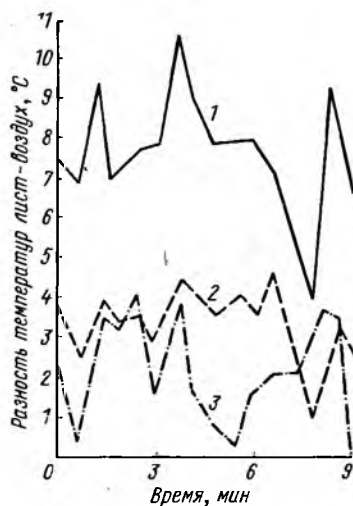


Рис. 53. Колебания температуры листа в течение нескольких минут.

Листья разной экспозиции: 1 — южной, 2 — восточной, 3 — северной

Первостепенную роль играет охлаждающее действие транспирации, которое препятствует очень сильным перегревам в жарких местообитаниях. Это легко показать в опытах с пустынными растениями: стоит лишь смазать вазелином ту поверхность листа, на которой расположены устьица, и лист на глазах гибнет от перегрева и ожогов. На рис. 54 показана роль транспирации в охлаждении листа: при быстром затенении, когда нагревание листа резко ослабляется, а транспирация еще не успевает снизиться, заметно сильнее падение температуры листа у интенсивно транспирирующих мезофитов по сравнению со слабо испаряющими ксерофитами.

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

Первая ситуация встречается довольно часто в самых разнообразных условиях. Значительное превышение температуры растения над температурой воздуха обычно наблюдается у массивных органов растений, особенно в жарких местообитаниях и при слабой транспирации. Сильно нагреваются крупные мясистые стебли кактусов, утолщенные листья молочаев, очитков, молодила, у которых испарение воды очень незначительное. Так, при температуре воздуха 40—45°C пустынные кактусы нагреваются до 55—60°C; в умеренных широтах в летние дни сочные листья растений из родов *Sempervivum* и *Sedum* нередко имеют температуру 45°C, а внутри розеток молодила — до 50°C. Таким образом, превышение температуры растения над температурой воздуха может достигать 20°C.

Сильно нагреваются солнцем различные мясистые плоды: например, спелые томаты и арбузы на 10—15°C теплее воздуха; тем-

пература красных плодов в зрелых початках аронника — *Arum maculatum* доходит до 50°C. Довольно заметно бывает повышение температуры внутри цветка с более или менее закрытым околоцветником, сохраняющим от рассеивания тепло, которое выделяется при дыхании. Иногда это явление может иметь существенное адаптив-

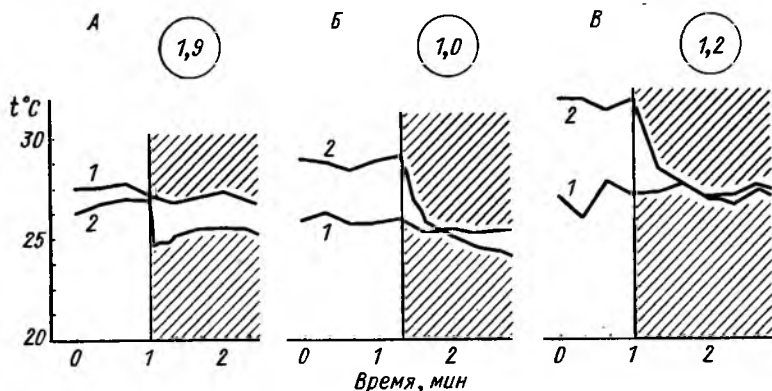


Рис. 54. Пример охлаждающего действия транспирации на листья травянистых растений. А — клевер — *Trifolium repens*; Б — типчак — *Festuca sulcata*; В — вероника беловойлочная — *Veronica incana*:

1 — температура воздуха, 2 — температура листа. Штриховка означает затенение листа. В первые минуты после затенения транспирация остается на прежнем уровне, а приток тепла снижается, что приводит к быстрому охлаждению листа. Цифры в кружках — средняя интенсивность транспирации (г/г сухой массы листа в 1 ч) в 11—13 ч

ное значение, например, для цветков лесных эфемероидов (пролески, хохлатки и др.), ранней весной, когда температура воздуха едва превышает 0°C.

Своеобразен и температурный режим таких массивных образований, как древесные стволы. У одиночно стоящих деревьев, а также в лиственных лесах в «безлистную» фазу (весной и осенью) поверхность стволов сильно нагревается в дневные часы, причем в наибольшей степени с южной стороны; температура камбия здесь может быть на 10—20°C выше, чем на северной стороне, где она имеет температуру окружающего воздуха. В жаркие дни температура темных стволов ели повышается до 50—55°C, что может привести к ожогам камбия. Показания тонких термпар, вживленных под кору, позволили установить, что стволы древесных пород защищены по-разному: у березы температура камбия быстрее меняется в соответствии с колебаниями температуры наружного воздуха, в то время как у сосны она более постоянна благодаря лучшему теплозащитным свойствам коры. Нагревание стволов деревьев в безлистном весеннем лесу существенно влияет на микроклимат лесного сообщества, поскольку стволы — хорошие аккумуляторы тепла.

Превышение температуры растений над температурой воздуха встречается не только в сильно прогреваемых, но и в более холод-

ных местообитаниях. Этому способствует темная окраска или иные оптические свойства растений, увеличивающие поглощение солнечной радиации, а также анатомо-морфологические особенности, способствующие снижению транспирации (см. с. 127). Довольно замет-

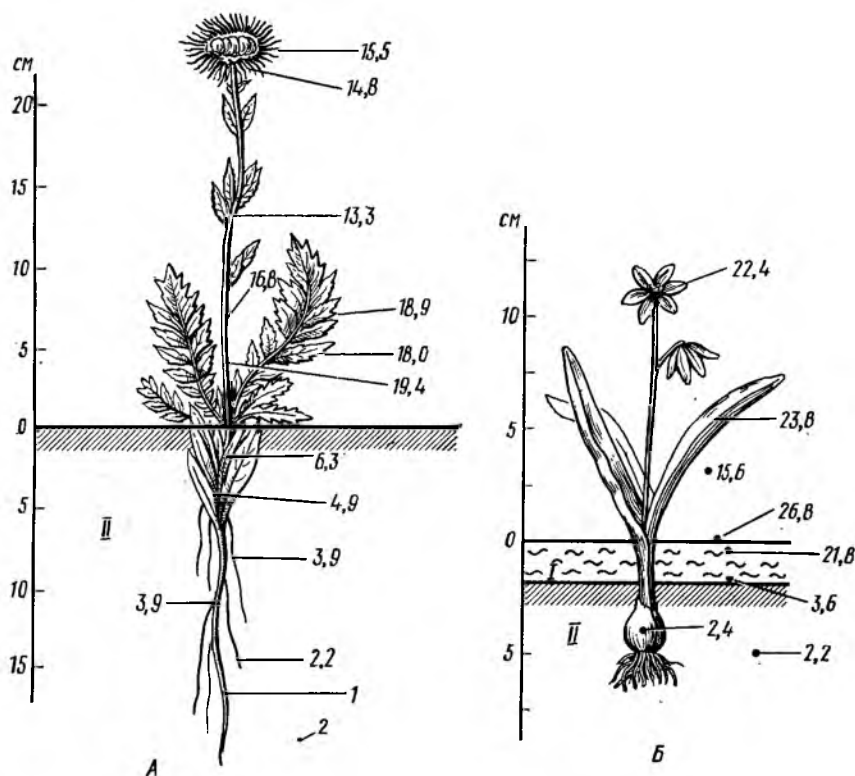


Рис. 55. Примеры температурных профилей растений.

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

но могут нагреваться арктические растения: один пример показан на рис. 55, А; другой представляет карликовая ива — *Salix arctica* на Аляске, у которой днем листья теплее воздуха на 2—11°C и даже в ночные часы полярного «круглосуточного дня» — на 1—3°C. Ранневесенним эфемероидам — «подснежникам» нагревание листьев (см. рис. 55, Б) обеспечивает возможность достаточно интенсивного фотосинтеза в солнечные, но еще холодные весенние дни. Даже под снегом (точнее под тонким слоем полупрозрачного фирна) темноокрашенные части зимующих альпийских и арктических растений нагреваются солнечными лучами. Это приводит к образованию полостей и «парничков» вокруг растений, к более быстрому

протаиванию снежной корки над ними. Когда над поверхностью снега в высокогорьях Альп и Карпат появляются темно-сиреневые колокольчатые цветки сольданелл — *Soldanella alpina*, *S. hungarica*, создается впечатление, что растения пробивают снег, «растапливая его теплотой дыхания» (мнение, распространенное в старой научно-популярной литературе). На самом деле расчеты показывают, что эта теплота ничтожно мала. Еще один интересный пример нагревания под снегом: в летнее время в Антарктиде температура лишайников бывает выше 0°C даже под слоем снега более 30 см. Очевидно, в столь суровых условиях естественный отбор сохранил формы с наиболее темной окраской, у которых благодаря такому нагреванию возможен положительный баланс углекислотного газообмена.

Довольно значительно могут нагреваться солнечными лучами иглы хвойных древесных пород зимой: даже при отрицательных температурах возможно превышение над температурой воздуха на 9—12°C, что создает благоприятные возможности для зимнего фотосинтеза. Экспериментально было показано, что если для растений создать сильный поток радиации, то даже при низкой температуре порядка —5, —6°C листья могут нагреться до 17—19°C, т. е. фотосинтезировать при вполне «летних» температурах.

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

Снижение температуры растений по сравнению с окружающим воздухом чаще всего отмечается в сильно освещенных и прогреваемых местообитаниях (степях, пустынях), где листовая поверхность растений сильно редуцирована (см. ниже), а усиленная транспирация способствует удалению избытка тепла и предотвращает перегрев (напомним, что для испарения 1 г воды при 20°C требуется 2438 Дж — 582 кал). Недаром иногда говорят о «гидротерморегуляции» растений. У интенсивно транспирирующих видов охлаждение листьев (разность с температурой воздуха) достигает 15°C. Это крайний пример, но и снижение на 3—4°C может предохранить от губительного перегрева.

В самых общих чертах можно сказать, что в жарких местообитаниях температура надземных частей растений ниже, а в холодных — выше температуры воздуха. Эта закономерность прослеживается и на одних и тех же видах: так, в холодном поясе гор Северной Америки, на высотах 3000—3500 м, растения теплее, а в низкогорном — холоднее воздуха.

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

В целом, по мнению многих авторов, совпадение температуры растения и среды является исключением, а несовпадение — прави-

лом, в связи с чем иногда говорят — с большой долей условности — даже о «собственном микроклимате растений».

* * *

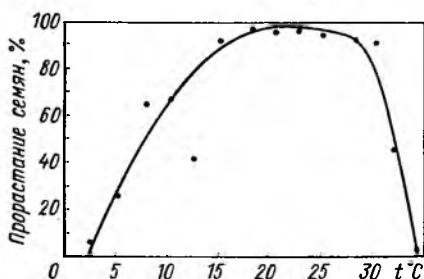


Рис. 56. Температурная кривая прорастания семян мать-и-мачехи — *Tussilago farfara* (по Горобцу А. М.). По оси ординат — процент семян, проросших в первый день опыта

Влияние температуры на процессы жизнедеятельности растений выражается кривой (рис. 56), уже знакомой по общей схеме действия экологического фактора (см. рис. 1). В зависимости от характера кривой и положения ее кардинальных точек на температурной шкале различают разные экологические типы растений по отношению к температуре. У растений термофильных, или мегатермных (теплолюбивых), оптимум лежит в области повышенных температур. Они обитают в областях тропического и субтропического климата, а в умеренных поясах — в сильно прогреваемых местообитаниях.

Для криофильных, или микротермных (холодолобивых), растений оптимальны низкие температуры. К ним принадлежат виды, живущие в полярных и высокогорных областях или занимающие холодные экологические ниши. Иногда выделяют промежуточную группу мезотермных растений.

Различие указанных групп хорошо видно на рис. 72 на примере положения температурного оптимума одного из важнейших жизненных процессов — фотосинтеза. Положение кардинальных точек (минимума и максимума) на шкале температур характеризует выносливость растений к крайним, или экстремальным, температурам — их холодостойкость (холодоустойчивость) и жаростойкость (теплоустойчивость).

РАСТЕНИЯ И ВЫСОКАЯ ТЕМПЕРАТУРА

Как уже указывалось, в открытых местообитаниях с сильной инсоляцией и высокими температурами надземные части растений (особенно слабо транспирирующих) могут нагреваться до 45—60°C. Нагревание напочвенных и наскальных лишайников достигает 60—65°C (иногда в течение довольно продолжительного времени). «Полюс жары» в растительном мире занимают растения термальных (горячих) источников Камчатки, Исландии, Йеллоустоунского парка в США и др. Наивысшая температура, при которой найдены живые синезеленые водоросли, 85°C, бактерии — 88°C. Высшие растения в термальных водах отсутствуют (лишь один вид ряски живет при 32—35°C). Интересно, что обитатели термальных вод жи-

вут при температурах, очень близких к летальному пределу температур: водоросль *Oscillatoria*, живущая на о. Ява в воде с температурой 64°C, погибает при 68°C уже через 5—10 мин! Водоросли выдерживают очень высокие температуры (67—75°C) только в условиях полного солнечного освещения, а в затененных источниках не выносят и более низкой температуры порядка 50—55°C.

Действие экстремальных высоких температур влечет за собой целый ряд опасностей для растений: сильное обезвоживание и иссушение, ожоги, разрушение хлорофилла, необратимые расстройства дыхания и других физиологических процессов, наконец, тепловую денатурацию белков, коагуляцию цитоплазмы и гибель. Перегрев почвы приводит к повреждению и отмиранию поверхностно расположенных корней, к ожогам корневой шейки.

В защитных приспособлениях растений к высоким температурам использованы разные пути адаптации. Анатомо-морфологические черты, предотвращающие перегрев, в основном те же самые, что служат растению для ослабления прихода радиации к тканям надземных частей. Это густое опушение, придающее листьям светлую окраску и усиливающее их способность к отражению; блестящая поверхность; уменьшение поверхности, поглощающей радиацию, — вертикальное и меридиональное положение листьев; свертывание листовых пластинок у злаков; общая редукция листовой поверхности и т. д. Эти же особенности строения одновременно способствуют уменьшению потери воды растением. Таким образом, комплексное действие экологических факторов на растение находит отражение и в комплексном характере адаптаций. Поэтому трудно отличить те черты структуры, которые служили бы растению только «тепловой защитой» за редкими исключениями (например, развитие пробковой ткани или воздухоносной ткани близ корневой шейки у некоторых пустынных растений).

Весьма действенной физиологической адаптацией к перегреву служит усиленная транспирация, роль которой в терморегуляции растений уже подчеркивалась выше (с. 67). Ряд авторов придает значение высокому содержанию у жаростойких растений защитных веществ (слизи, органические кислоты и др.). В адаптации растений к высоким температурам принимают участие весьма тонкие механизмы на клеточном и субклеточном уровне, например, сдвиги температурного оптимума активности важнейших ферментов. По современным представлениям (Александров В. Я., 1975), в основе устойчивости организмов к действию высоких температур (как и других экстремальных воздействий) лежит особое свойство структуры белковых молекул — сочетание прочности и гибкости, позволяющее им поддерживать структуру и функциональную активность в крайних условиях.

Своеобразное физиологическое приспособление к температуре среды, превышающей адаптивные возможности растений, — переход в состояние анабиоза, которое в этих случаях особенно часто встречается среди низших растений.

Наконец, следует упомянуть еще об одном способе адаптации

растений к чрезмерно высоким температурам — это занятие ими временных экологических ниш (или микрониш), защищенных от сильной инсоляции и перегрева. У некоторых растений вся вегетация сдвигается на сезон с более благоприятными тепловыми условиями. Так, в растительном покрове пустынь и степей есть группа видов, начинающая вегетацию очень рано весной и успевающая ее закончить еще до наступления летней жары и сухости. Они переживают эти условия в состоянии летнего покоя в виде семян (эфимеры-однолетники: крупка, или веснянка весенняя, — *Erophila verna*, рогоглавник — *Ceratocephalus falcatus*, бурачок — *Alyssum deser-*

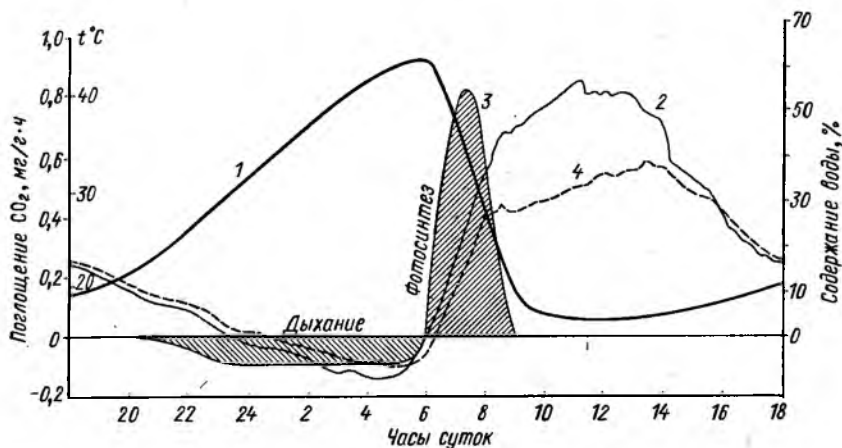


Рис. 57. Суточный ход содержания воды (1), температуры таллома (2) и газообмена (3) у лишайника *Ramalina maciformis* в пустыне Негев в Сев. Африке; (4 — температура воздуха) (по Lange O., 1969)

torum и др.) или подземных органов — луковиц, клубней, корневищ (эфимероиды-многолетники: тюльпаны, крокусы, гадючий лук, мятлик луковичный — *Poa bulbosa* и др.). Эта сезонная адаптация, связанная с перестройкой всего годичного цикла развития, обеспечивает растениям надежную защиту от жары даже в районах самых жарких пустынь.

Интересный пример того, как растения сильно прогреваемых местообитаний используют для активной жизнедеятельности даже небольшие прохладные отрезки времени, представляют лишайники жаркой и сухой пустыни Негев (Северная Африка), у которых фотосинтез идет только в самые первые прохладные часы после восхода солнца (рис. 57). Соответственно температурный оптимум фотосинтеза у них оказывается неожиданно низким для пустынных растений (около 20°C).

Экологические различия устойчивости растений к высоким температурам. Количественную характеристику жаростойкости растений дать не так просто, поскольку повреждающее действие экстремального фактора на живой организм зависит не толь-

ко от интенсивности самого фактора, но и от продолжительности его влияния. Так, если растение в течение нескольких минут может выдержать 50—55°C, то при многочасовых экспозициях предельная температура окажется гораздо ниже — например, порядка 45°C. Сравнивать приводимые в литературе данные о температурной выносливости растений очень трудно, поскольку разные авторы используют в экспериментах неодинаковые по длительности экспозиции и различные критерии повреждения высокой температурой (появление видимых повреждений, начало отмирания листьев, снижение дыхания или фотосинтеза и т. д.).

При действии на клетку экстремальных высоких температур одновременно имеют место как повреждения и нарушения жизнедеятельности клетки, так и процессы адаптации и восстановления повреждений (репарации). В связи с этим различают (Александров В. Я., 1975) первичную теплоустойчивость — непосредственную реакцию клетки на повышение температуры, определяемую по различным признакам нарушения работы клетки при кратковременном (5-минутном) нагреве, и общую теплоустойчивость, определяемую при более длительных экспозициях, когда успевают включиться адаптационные и репараторные механизмы.

При сопоставлении общей теплоустойчивости у растений из различных по тепловым условиям местообитаний выявляется общая закономерность: четкое соответствие между температурными условиями обитания вида (в период активной жизни особей) и его выносливостью к высоким температурам. Можно проследить связь выносливости не только с общим температурным фоном, но и с температурным режимом листьев. Так, у африканских пустынных и саванновых растений с интенсивной транспирацией, сильно охлаждающей листья, теплоустойчивость гораздо ниже, чем у видов со слабым транспирационным охлаждением. Такое же явление было обнаружено и у многих представителей средиземноморской флоры, причем различие теплоустойчивости у растений с разной интенсивностью транспирации достигало 12°C.

Экологические различия первичной теплоустойчивости также проявляются достаточно четко, причем особенно хорошо они видны при сравнении близких видов, живущих в условиях различного теплового фона. У северных форм теплоустойчивость ниже, чем у более южных, а у эфемерных и эфемероидных, вегетирующих ранней весной, ниже, чем у видов с летней вегетацией.

Ниже показана теплоустойчивость клеток некоторых злаков (температура 5-минутного нагрева, останавливающего движение цитоплазмы в клетках влагища листа) (по Александрову В. Я., 1975):

Вид	Место произрастания	Температура, °C
<i>Arctagrostis arundinacea</i> . .	о. Врангеля	41,5
<i>Zerna pumpehiana</i>	»	43,4
<i>Arctophila fulva</i>	Таймыр	42,0
<i>Arctagrostis latifolia</i> . . .	»	43,1

Вид	Место произрастания	Температура, °C
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	Хибины	44,5
<i>Phleum alpinum</i>	»	45,1
<i>Alopecurus ventricosus</i>	Дальние Зеленцы (Баренцево море)	44,1
<i>Poa pratensis</i>	Ленинград	44,8
<i>Festuca rubra</i>	»	44,1
<i>Imperata cylindrica</i>	Душанбе	48,3
<i>Sorghum halepense</i>	»	47,9
<i>Hordeum vulgare</i>	Ашхабад	47,2
<i>Aeluropus litoralis</i>	»	49,5
<i>Cynodon dactylon</i>	Ташкент	49,3

Н. Л. Фельдман и И. Е. Каменцева (1971) характеризуют теплоустойчивость клеток и некоторых белков двух видов белоцветника:

Объект и показатель теплоустойчивости	Весенний белоцветник	Летний белоцветник
Кусочки листьев, температура 5-минутного прогрева, °C:		
останавливающего движение цитоплазмы	44,6±0,1	46,1±0,1
подавляющего способность к плазмолизу	52,6±0,3	55,3±0,5
подавляющего восстановление тетразолия	55,7±0,3	58,0±0,0
Листья, интенсивность фотосинтеза после 10-минутного прогрева при 44°C	25±2	37±3
Листья, интенсивность дыхания после 5-минутного прогрева при 55°C	17±5	46±3
Листья, количество экстрагируемых белков после 30-минутного прогрева при 55°C	27±3	57±11

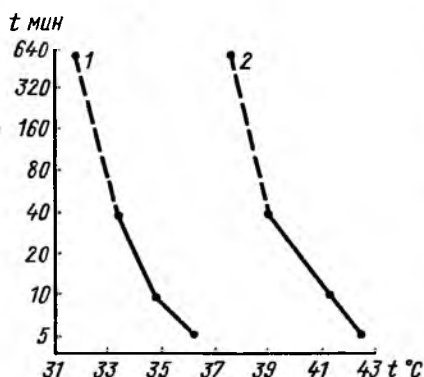


Рис. 58. Теплоустойчивость клеток у двух видов морской травы *Zostera* (по Александрову В. Я., 1975):

1 — *Zostera marina* (глубоководный вид), 2 — *Z. nana* (прибрежный вид). По оси ординат — время сохранения движения цитоплазмы в клетках после прогревания; шкала логарифмическая

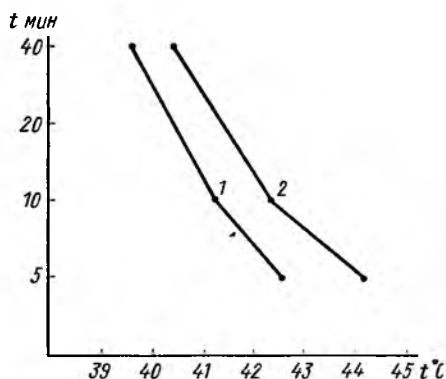


Рис. 59. Различия теплоустойчивости клеток весенних и летних листьев медуницы *Pulmonaria obscura* (по Фельдман Н. Л. и др., 1966).

Листья: 1 — весенние, 2 — летние. По оси ординат — время сохранения движения цитоплазмы в клетках после прогревания; шкала логарифмическая

Есть отличия и у растений одних и тех же географических районов, но разных экологических ниш. У водорослей, живущих в литоральной (приливо-отливной) зоне и периодически подвергающихся высушиванию и нагреванию на воздухе, общая устойчивость к нагреву, как и первичная теплоустойчивость, заметно выше (на 12—13°C), чем у постоянно погруженных сублиторальных. Такие же различия теплоустойчивости в зависимости от глубины обитания и у водных цветковых растений (рис. 58).

Даже у одной и той же особи теплоустойчивость по-разному нагреваемых частей неодинакова: например, у сильно транспирирующего листа хлопчатника предел устойчивости 46°C, а у корбочек — 50°C (последние обычно имеют температуру на несколько градусов выше, чем окружающий воздух). Интересно в этом отношении различие весенних и летних листьев медуницы — *Pulmonaria obscura* (см. рис. 26); у первых, развивающихся в более прохладное время, теплоустойчивость заметно ниже, чем у летних (рис. 59).

Теплоустойчивость клеток растений — свойство динамичное, меняющееся при изменении температуры окружающей среды. Обнаружены два способа ее модификационного изменения (Александров В. Я., 1975). Один из них — так называемая «тепловая настройка» — встречается у водорослей¹. Их теплоустойчивость смещается соответственно температуре среды (рис. 60), причем довольно быстро — в течение нескольких часов (так, у литоральной водоросли *Fucus vesiculosus* во время отлива теплоустойчивость повышается по сравнению с периодом прилива). Такое смещение обратимо.

Другой путь приведения теплоустойчивости клеток в соответствие с изменившимся тепловым фоном обнаружен у клеток мохообразных и цветковых растений: у них теплоустойчивость остается стабильной, если изменения температуры не выходят за пределы оптимальных и близких к оптимуму, но повышается при кратковре-

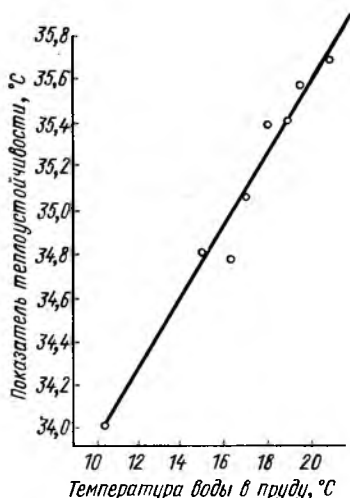


Рис. 60. Изменение теплоустойчивости одноклеточной водоросли *Peridinium bipes* в зависимости от температуры среды (по Лукницкой А., из Александрова В. Я., 1975).

По оси ординат — температура, остающаяся неизменной во время движения клеток при 5-минутном прогреве

¹ Примечательно, что не только в растительном, но и в животном мире «тепловая настройка» свойственна лишь представителям низших ступеней эволюции — простейшим. Полагают, что устойчивость клеток к нагреву стабилизировалась в ходе эволюции при усложнении организации, когда стало возможным включение механизмов устойчивости на уровнях органа, организма, ценоза и появились более совершенные внутриклеточные механизмы ее регуляции.

менном действии высоких (супероптимальных) температур. Это явление было названо «тепловой закалкой». Оно наблюдается в природных условиях в периоды значительного повышения температур, благодаря чему растения способны переносить наиболее жаркие дни лета. Например, в Туркмении у ряда видов (зла-

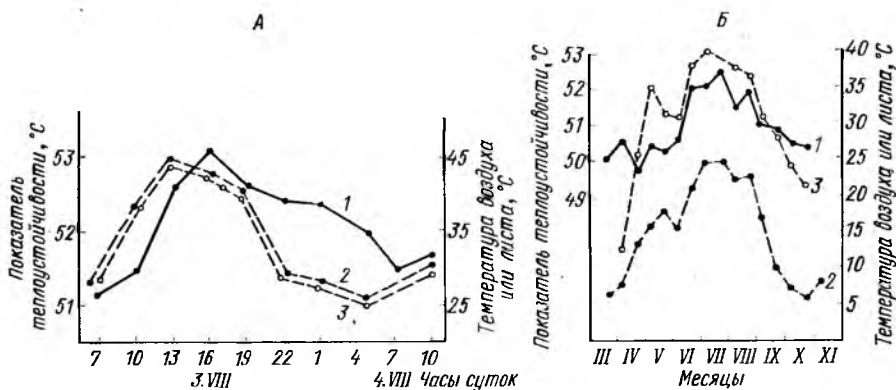


Рис. 61. Суточные (А) и сезонные (Б) изменения теплоустойчивости клеток листа пустынного злака *Aristida karelini* (по Язкульеву А., 1970):

1 — теплоустойчивость клеток, 2 — температура воздуха, 3 — температура листа

ков — *Aristida karelini*, *Arundo donax*, древесных пород — *Catalpa speciosa*, *Morus alba* и др.) обнаружено, что в результате «тепловой закалки» теплоустойчивость повышается в самые жаркие летние месяцы и часы дня, так что в целом динамика первичной теплоустойчивости клеток хорошо согласуется с ходом температуры в течение не только вегетационного периода, но и в течение дня (рис. 61).

Сезонная динамика устойчивости растений к нагреванию — повышение ее в наиболее жаркий период года — проявляется и во многих других случаях (рис. 62).

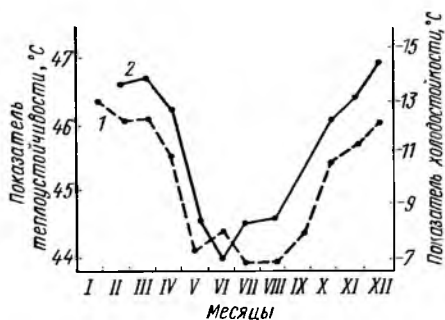


Рис. 62. Сезонная динамика устойчивости клеток ежи сборной *Dactylis glomerata* к высоким температурам (1) и низким температурам (2) (по Александрову В. Я. и др., 1964)

Все сказанное до сих пор относилось к активным фазам жизненных циклов растений. Совершенно особое положение занимают покоящиеся стадии (семена, споры) или растения в состоянии анабиоза. Жаростойкость их очень высока: так, сухие семена способны переносить нагревание до 100—120°C, высушенные лишайники и мхи — до 60—65°C. Однако

устойчивость резко снижается при увлажнении и тем более в начале процессов роста и развития.

ВЛИЯНИЕ ХОЛОДА НА РАСТЕНИЯ И ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К НЕМУ

О пределе холода, который способны вынести растения в естественных условиях, дают представление величины предельно низких температур на земном шаре. Там, где зарегистрирована самая низкая температура (-90°C , станция «Восток» в Антарктиде) растительность отсутствует; а в районах, где живут растения, отмечена температура -68°C (Оймякон в Якутии, область таежных лесов из лиственницы — *Larix dahurica*).

Растительный покров обширных территорий земного шара (умеренные и арктические области, высокогорья) ежегодно в течение нескольких месяцев подвергается действию низких температур. Кроме того, в отдельных районах и в более теплые сезоны растения могут испытывать кратковременные воздействия пониженных температур (ночные и утренние заморозки). Наконец, есть местообитания, где вся жизнь растений проходит на весьма пониженном температурном фоне (арктические снежные и морские водоросли, приснежная — нивальная растительность в высокогорьях). Неудивительно, что естественный отбор выработал у растений ряд защитных приспособлений к неблагоприятному действию холода.

В чем опасность низких температур для растений? При отрицательных температурах замерзает вода вначале в межклетниках, затем внутри клеток, что ведет к обезвоживанию и механическому повреждению клеток, а затем к коагуляции белков и разрушению цитоплазмы. Но и в менее катастрофических случаях холод неблагоприятно сказывается на растениях, поскольку он тормозит основные физиологические процессы (рост, фотосинтез, образование хлорофилла, водообмен и т. д.), снижает энергетическую эффективность дыхания, резко замедляет скорость развития. Отрицательное влияние холода усиливается с увеличением продолжительности его действия. Возможны и механические повреждения: у древесных пород при продолжительных и сильных морозах образуются глубокие трещины в коре, коре и даже в древесине на стволах и крупных ветвях (морозобоины, или морозобойные трещины).

Кроме непосредственного влияния низкой температуры на растения под действием холода возникают и другие неблагоприятные явления. Например, уплотнение и растрескивание замерзшей почвы приводит к разрыву и механическому повреждению корней, образование ледяной корки на поверхности почвы ухудшает аэрацию и дыхание корней. Под толстым и долго лежащим снежным покровом при температуре около 0°C наблюдается зимнее «выпревание», истощение и гибель растений в связи с расходом резервных веществ на дыхание, грибными заболеваниями («снежная плесень») и т. д., а в случае избыточно увлажненной почвы для растений опасно также зимнее «вымокание». В тундре и северной тайге распространено явление морозного «вынирания» растений, которое

вызывается неравномерным замерзанием и расширением почвенной влаги. При этом возникают силы, выталкивающие растение из почвы, в результате чего происходит «выпучивание» целых дернин, оголение и обрывы корней и т. д. вплоть до повала небольших деревьев. Поэтому кроме собственно холодостойкости (или морозостойкости) — способности переносить прямое действие низких температур, различают еще зимостойкость растений — способность к перенесению всех перечисленных выше неблагоприятных зимних условий.

Особо следует остановиться на том, как влияет на растения низкая температура почвы. Холодные почвы в сочетании с умеренно-теплым режимом воздушной среды растений (а иногда и со значительным нагреванием надземных частей растений) — явление нередкое. Таковы условия жизни растений на болотах (см. с. 196) и заболоченных лугах с тяжелыми почвами, в некоторых тундровых и высокогорных местообитаниях и в обширных областях вечной мерзлоты (около 20% всей суши), где в период вегетации оттаивает лишь неглубокий, так называемый «деятельный» слой почвы. В условиях пониженных температур почвы после снеготаяния (0—10°C) проходит значительная часть вегетации ранневесенних лесных растений — «подснежников». Наконец, кратковременные периоды резкого несоответствия холодных почв и прогретого воздуха испытывают ранней весной многие растения умеренного климата (в том числе и древесные породы).

Еще в прошлом веке немецкий физиолог Ю. Сакс показал, что при охлаждении почвы до околонулевых температур (обкладывание горшка льдом) может наступить завядание даже обильно политых растений, поскольку при низких температурах корни не способны интенсивно всасывать воду. На этом основании в экологии распространилось мнение о «физиологической сухости» местообитаний с холодными почвами (т. е. недоступности влаги растениям при ее физическом обилии). При этом упускали из виду, что Сакс и другие физиологи свои опыты производили с достаточно теплолюбивыми растениями (огурцы, тыква, салат и др.) и что в природных холодных местообитаниях растения, для которых низкие температуры почв служат естественным фоном, возможно, реагируют на них совсем иначе. Действительно, современные исследования показали, что у большинства растений тундр, болот, у ранневесенних лесных эфемероидов отсутствуют те явления угнетения (затруднение всасывания воды, расстройств водного режима и т. д.), которые могли бы быть вызваны «физиологической сухостью» холодных почв. Это же показано и для многих растений в областях вечной мерзлоты. Вместе с тем нельзя полностью отрицать угнетающее влияние низких температур на всасывание влаги и другие стороны жизнедеятельности корней (дыхание, рост и др.), а также на активность почвенной микрофлоры. Оно без сомнения имеет значение в комплексе трудных условий для жизни растений в холодных местообитаниях. «Физиологическая сухость», «физиологическая засуха» из-за низкой температуры почв возможны в жизни растений в

наиболее трудных условиях, например при выращивании на холодных почвах теплолюбивых растений или ранней весной для древесных пород, когда еще необлиственные ветви сильно нагреваются (до 30—35°C) и увеличивают потерю влаги, а интенсивная работа корневых систем еще не началась.

Каких-либо специальных морфологических приспособлений, защищающих от холода, у растений нет, скорее можно говорить о за-

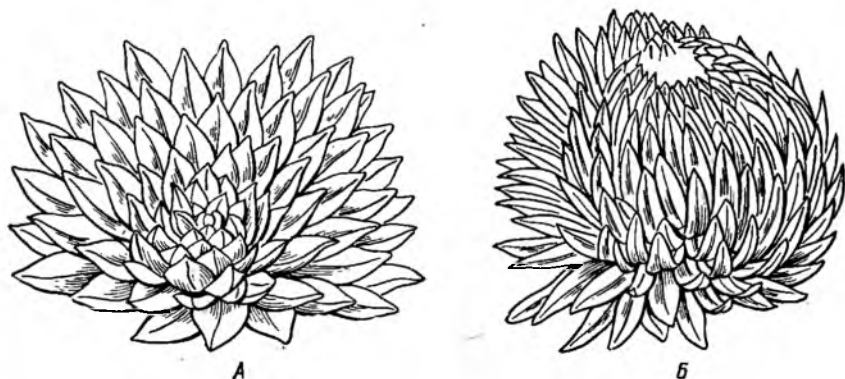


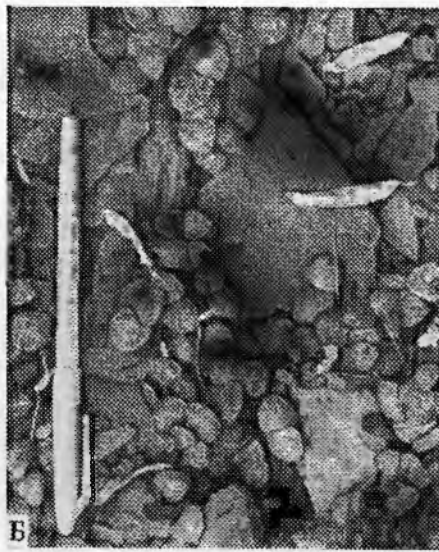
Рис. 63. Розетка листьев древовидного растения *Lobelia keniensis* (высокогорья Кении, 4500 м, Восточная Африка) (по Hedberg O., 1964). А — днем, Б — ночью

щите от всего комплекса неблагоприятных условий в холодных местообитаниях, включающего сильные ветры, возможность иссушения и т. д. У растений холодных областей (или у переносящих холодные зимы) часто встречаются такие защитные морфологические особенности, как опушение почечных чешуй, зимнее засмоление почек (у хвойных), утолщенный пробковый слой, толстая кутикула, опушение листьев и т. д. Однако их защитное действие имело бы смысл лишь для сохранения собственного тепла гомеотермных организмов, для растений же эти черты, хотя и способствуют терморегуляции (уменьшение лучеиспускания), в основном важны как защита от иссушения. В растительном мире есть интересные примеры адаптаций, направленных на сохранение (хотя и кратковременное) тепла в отдельных частях растения. В высокогорьях Восточной Африки и Южной Америки у гигантских «розеточных» деревьев из родов *Senecio*, *Lobelia*, *Espeletia* и других от частых ночных морозов существует такая защита: ночью листья розетки закрываются, защищая наиболее уязвимые части — растущие верхушки (рис. 63). У некоторых видов листья опушены снаружи, у других в розетке скапливается выделяемая растением вода; ночью замерзает лишь ее поверхностный слой, а конусы нарастания оказываются защищенными от мороза в своеобразной «ванне».

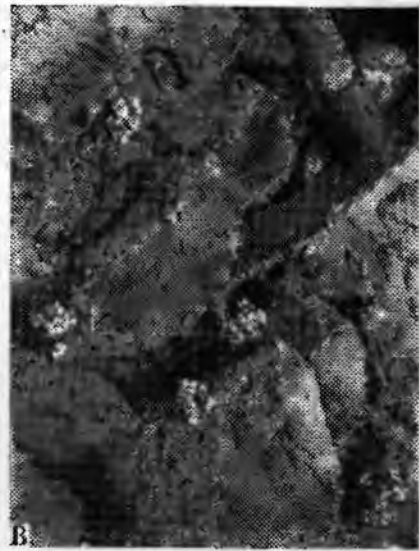
Среди морфологических адаптаций растений к жизни в холодных местообитаниях важное значение имеют небольшие размеры и особые формы роста. Не только многие травянистые многолетни-



А



Б



В

Рис. 64 Нанизм высокогорных растений. А — В — растения альпийского пояса Западного Кавказа, 3000—3500 м над уровнем моря (фото Прима В. М.). А — *Jurinea filicifolia*; Б — *Valdivia formosa*, В — *Arabis caucasica*; Г — карликовая ива — *Salix herbacea* (Восточные Карпаты, 1600 м над уровнем моря)



Рис. 64. Продолжение

ки, но также кустарники и кустарнички полярных и высокогорных областей имеют высоту не более нескольких сантиметров, сильно сближенные междоузлия, очень мелкие листья (явление *н а н и з м а*, или карликовости) (рис. 64). Кроме хорошо известного примера — карликовой березки (*Betula nana*), можно назвать карликовые ивы (*Salix polaris*, *S. arctica*, *S. herbacea*) и многие другие. Обычно высота этих растений соответствует глубине снежного покрова, под которым зимуют растения, так как все части, выступающие над снегом, гибнут от замерзания и высыхания. Очевидно, в образовании карликовых форм в холодных местообитаниях немалую роль играют и бедность почвенного питания в результате подавления активности микробов, и торможение фотосинтеза низкими температурами. Но независимо от способа образования карликовые формы дают известное преимущество растениям в приспособлении к низким температурам: они располагаются в припочвенной экологической микронше, наиболее прогреваемой летом (см. рис. 51), а зимой хорошо защищены снежным покровом и получают дополнительный (хотя и небольшой) приток тепла из глубины почвы.

Другая адаптивная особенность формы роста — переход сравнительно крупных растений (кустарников и даже деревьев) от ортотропного (вертикального) к плагнотропному (горизонтальному) росту и образование стелющихся форм — стланцев, стлаников, стланичков. Такие формы способны образовывать кедровый стланник (*Pinus pumila*), можжевельник (*Juniperus sibirica*, *J. com-*

munis, *J. turkestanica*), рябина и др. Ветви стланцев распластаны по земле и приподнимаются не выше обычной глубины снежного покрова. Иногда это результат отмирания ствола и разрастания нижних ветвей (например у ели, рис. 65), иногда это рост дерева как бы «лежа на боку» с плагитропным, укоренившимся во многих

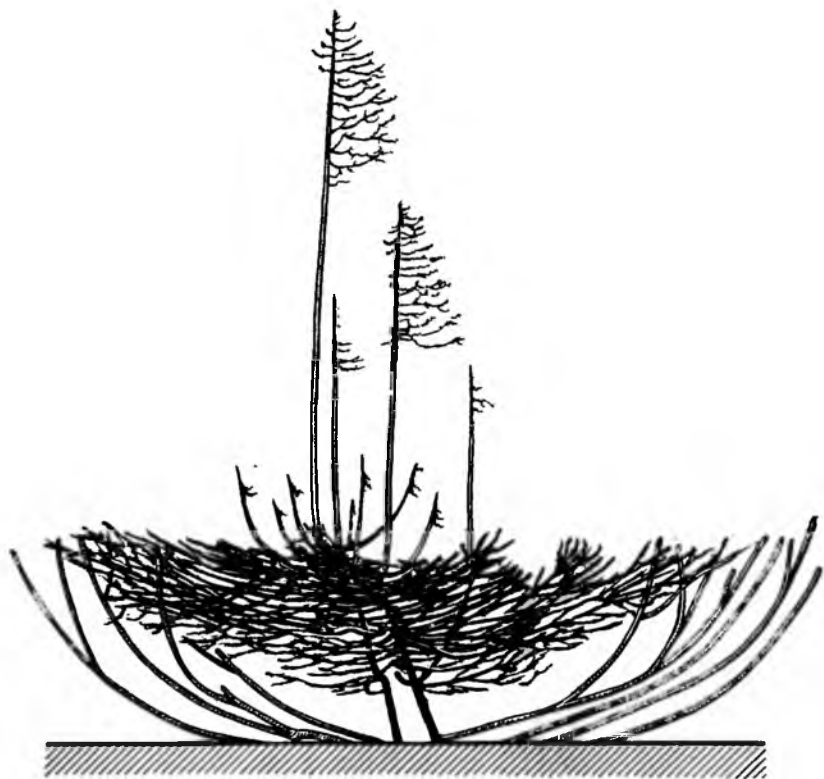


Рис. 65. Ветвление ели и переход к стланиковой форме в местообитаниях с сильными ветрами на верхней границе леса (Высокие Татры, Чехословакия) (по Plesnik P., 1971)

местах стволом и приподнимающимися ветвями (кедровый стланник, рис. 66). Интересная особенность некоторых древесных и кустарниковых стлаников — постоянное отмирание старой части ствола и нарастание «верхушки», в результате чего трудно определить возраст особи.

Стланики распространены в высокогорных и полярных областях, в условиях, которых уже не выдерживают древесные породы (например, на верхней границе леса). Своеобразные «стланиковые» формы в крайних условиях встречаются и у кустарничков (рис. 67), и даже у видов лишайников, обычно имеющих прямостоячий кустистый рост: на скалах Антарктиды они образуют стелющиеся слоевища.

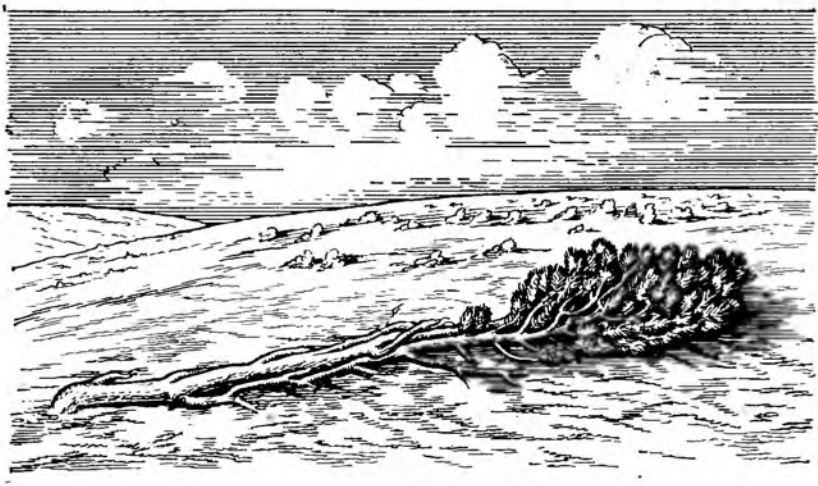


Рис. 66. Кедровый стланик — *Pinus pumila* (по Тихомирову Б. А. из Шенникова А. П., 1950)



Рис. 67. Арктический шпалерный кустарничек курпаточья трава — *Dryas punctata* (по Тихомирову Б. А., 1963)

В зависимости от условий возможны видоизменения роста одного и того же вида (рис. 68). Но есть виды, целиком перешедшие к форме стланика, например горный сосновый стланик, произрастающий в Альпах и Карпатах — *Pinus mughus*, выделенный в качестве самостоятельного вида из сосны горной — *Pinus montana*.

К числу форм роста, способствующих выживанию растений в холодных местообитаниях, принадлежит еще одна чрезвычайно

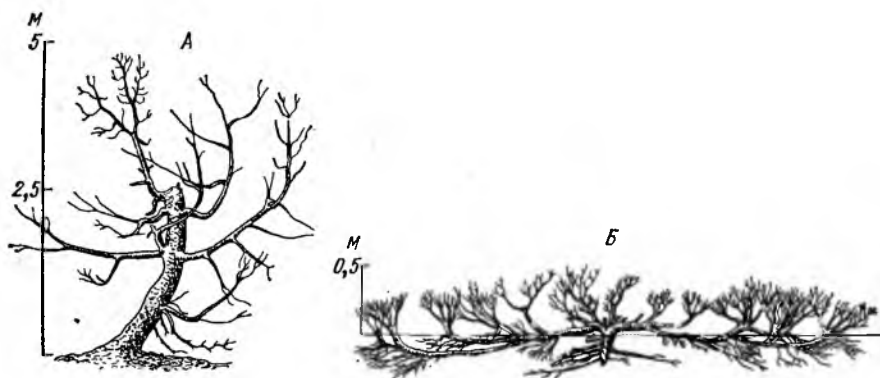


Рис. 68. Можжевельник туркестанский — *Juniperus turkestanica* на склонах хребта Терской-Алатау (по Серебрякову И. Г., 1955). А — древовидная форма (лугово-лесной пояс, 2900 м над уровнем моря); Б — стланик (субальпийский пояс, 3200 м над уровнем моря)

своеобразная — подушковидная. Форма растения-подушки (рис. 69) образуется в результате усиленного ветвления и крайне замедленного роста скелетных осей и побегов. Мелкие ксерофильные листья и цветки расположены по периферии подушки. Между отдельными ветвями скапливаются мелкозем, пыль, мелкие камни. В результате некоторые виды растений-подушек приобретают большую компактность и необычайную плотность: по таким растениям можно ходить, как по твердой почве. Таковы *Silene acaulis*, *Gypsophila aetnoides*, *Androsace helvetica*, *Acantholimon diapensoides*. Издали их трудно отличить от валунов. Менее плотны колючие подушки из родов *Eurotia*, *Saxifraga*.

Растения-подушки бывают разных размеров (до 1 м в поперечнике) и разнообразных очертаний: полушаровидные, плоские, вогнутые, иногда довольно причудливых форм (в Австралии и Новой Зеландии их называют «растительными овцами»).

Благодаря компактной структуре растения-подушки успешно противостоят холодным ветрам. Поверхность их нагревается почти так же, как и поверхность почвы, а колебания температуры внутри менее выражены, чем в окружающей среде. Отмечены случаи значительного повышения температуры внутри подушки; например, у наиболее распространенного вида высокогорий Центрального Тянь-Шаня *Dryadanthe tetrandra* при температуре воздуха 10°C внутри

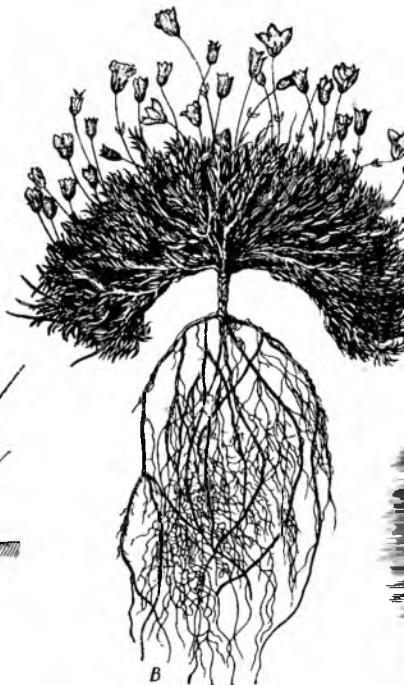
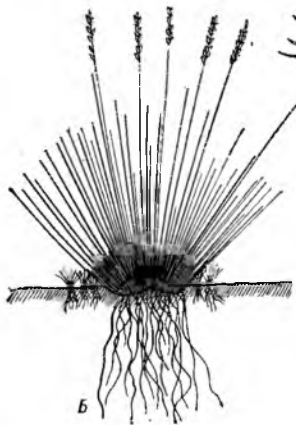
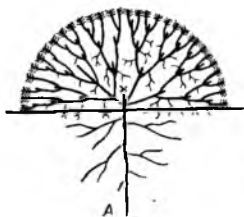




Рис. 69. Растения-подушки
(по Кернеру А., 1896; Зален-
скому О. В., 1948; Тихомиро-
ву Б. А., 1963; Strasburger E.
et al., 1962; Hedberg O.,
1964). А — схема ветвления
растения-подушки; Б — вы-
сокогорный африканский
злак — *Festuca pilgeri* с по-
душкообразной дерниной; В
— арктическое растение-по-
душка — *Minuartia arctica*;
Г — высокогорное памирс-
кое растение-подушка —
Acantholimon diapensioides;
Д — гигантские подушки
(«растения-овцы») в горах
Австралии

подушки температура доходила до 23°C благодаря аккумуляции тепла в этом своеобразном «парнике». В связи с медленным ростом растений-подушки по долговечности вполне сравнимы с деревьями. Так, на Памире подушка *Acantholimon hedinii* диаметром 3 см имела возраст 10—12 лет, при 10 см — 30—35 лет, а возраст крупных подушек достигал не одной сотни лет.

В пределах общей формы растений-подушек существует экологическое разнообразие: например в горах, окружающих Средиземное море, распространены менее компактные по строению ксерофильные «колючие подушки», которые не встречаются высоко в горах, так как малоустойчивы к холоду, но зато очень устойчивы к засухе. Рыхлое строение подушки здесь оказывается более выгодным для растения, чем компактное, так как в условиях летней засухи и сильной инсоляции снижает опасность перегрева ее поверхности. Температура поверхности средиземноморских подушек обычно ниже температуры воздуха благодаря сильной транспирации, а внутри подушки создается особый микроклимат; например, влажность воздуха держится на уровне 70—80% при влажности наружного воздуха 30%. Таким образом, здесь форма подушки — это приспособление к совсем иному комплексу факторов, отсюда и ее иная «конструкция».

Среди других особенностей роста, помогающих растениям преодолевать действие холода, следует еще упомянуть различные приспособления, направленные на углубление зимующих частей растений в почву. Это развитие **контрактильных** (сократительных) корней — толстых и мясистых, с сильноразвитой механической тканью. Осенью они высыхают и сильно сокращаются в длину (что хорошо заметно по поперечной морщинистости), при этом возникают силы, стягивающие в почву зимующие почки возобновления, луковичы, корни, корневища (рис. 70).

Контрактильные корни встречаются у многих растений высокогорий, тундр и других холодных местообитаний. Они позволяют, в частности, успешно противостоять морозному выпиранию растений из почвы. В последнем случае они не только стягивают почку возобновления, но и ориентируют ее перпендикулярно поверхности, если растение повалено. Глубина стягивания контрактильными корнями варьирует от сантиметра до нескольких десятков сантиметров в зависимости от особенностей растения и механического состава почвы.

Адаптивное изменение формы как защита от холода — явление, ограниченное в основном холодными районами. Между тем действие холода испытывают и растения более умеренных областей. Гораздо более универсальны физиологические способы защиты. Они направлены прежде всего на снижение точки замерзания клеточного сока, предохранение воды от вымерзания и т. д. Отсюда такие особенности холодостойких растений, как повышение концентрации клеточного сока, главным образом за счет растворимых углеводов. Известно, что при осеннем повышении холодостойкости («закаливании») крахмал превращается в растворимые сахара. Другая черта

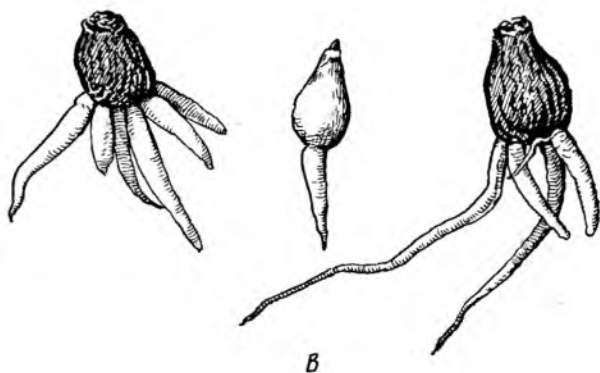
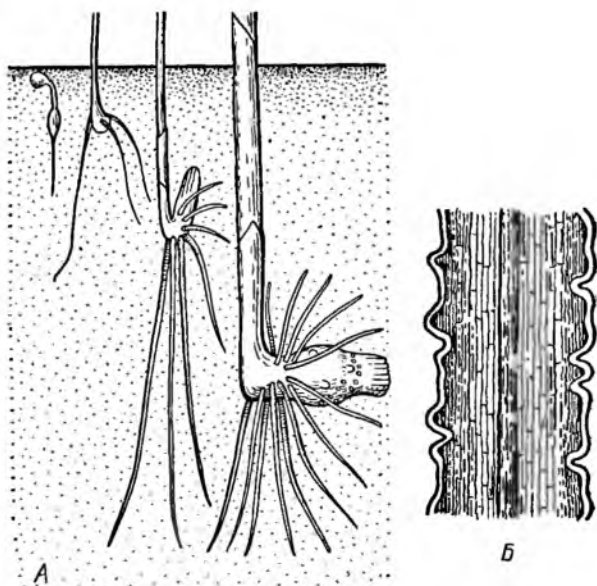


Рис. 70. Контрактивные корни. А — *Arum maculatum* (углубление в почву от прорастания семени до взрослого растения); Б — участок корня *Lilium martagon* с поперечными морщинами (по Strasburger E. et al., 1962); В — луковицы *Scilla sibirica*

холодостойких растений — повышение доли коллоидно-связанной воды в общем водном запасе.

При медленном снижении температуры растения могут вынести охлаждение ниже точки замерзания клеточного сока в состоянии переохлаждения (без образования льда). Как показывают эксперименты, уровень точек переохлаждения и замерзания тесно связан с

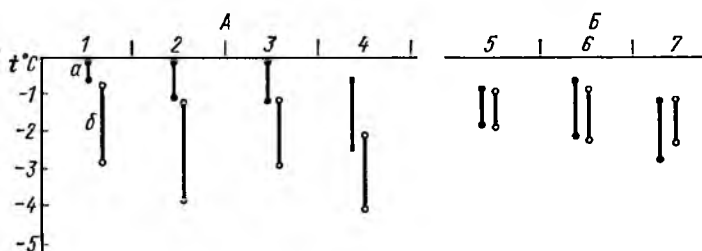


Рис. 71. Точки переохлаждения и замерзания у дубравных растений. А — ранневесенние эфемероиды; Б — летневегетирующие виды:

1 — *Scilla sibirica*, 2 — *Corydalis halleri*, 3 — *Gagea lutea*, 4 — *Ficaria verna*, 5 — *Aegopodium podagraria*, 6 — *Asarum europaeum*, 7 — *Stellaria holostea*.

а — подземные органы, б — листья. На каждой вертикальной линии нижняя точка — температура переохлаждения, верхняя — температура замерзания

температурными условиями обитания (рис. 71). Однако у растений состояние переохлаждения возможно лишь при небольшом холоде (несколько градусов ниже нуля). Гораздо более действенным этот путь адаптации оказывается у других пойкилотермных организмов — насекомых, у которых роль антифризов играют глицерин, трегалоза и другие защитные вещества (открыто зимующие насекомые могут вынести переохлаждение клеточных соков без замерзания до -30°C).

Многие растения способны сохранять жизнеспособность и в промерзшем состоянии. Есть виды, замерзающие осенью в фазе цветения и продолжающие цвести после оттаивания весной (мокрица — *Stellaria media*, маргаритка — *Bellis perennis*, арктический хрен — *Cochlearia fenestrata* и др.). Ранневесенние лесные эфемероиды («подснежники») в течение короткой вегетации неоднократно переносят весенние ночные заморозки: цветки и листья промерзают до стекловидно-хрупкого состояния и покрываются инеем, но уже через 2—3 ч после восхода солнца оттаивают и возвращаются в обычное состояние. Хорошо известна способность мхов и лишайников переносить длительное промерзание зимой в состоянии анабиоза. В одном из опытов лишайник *Cladonia* замораживали при -15°C на 110 недель (более двух лет!). После оттаивания лишайник оказался живым и вполне жизнеспособным, у него возобновились фотосинтез и рост. Очевидно, у лишайников в крайне холодных условиях существования периоды такого анабиоза очень длительны, а рост и активная жизнедеятельность осуществляются лишь в короткие благоприятные периоды (причем не каждый год). Такое частое

прерывание активной жизни на долгие сроки, по-видимому, объясняет колоссальный возраст многих лишайников, определенный радиоуглеродным методом (до 1300 лет у *Rhizocarpon geographicum* в Альпах, до 4500 лет у лишайников в Западной Гренландии).

Анабиоз — «крайняя мера» в борьбе растения с холодом, приводящая к приостановке жизненных процессов и резкому снижению продуктивности. Гораздо большее значение в адаптации растений к холоду имеет возможность сохранения нормальной жизнедеятельности путем снижения температурных оптимумов физиологических процессов и нижних температурных границ, при которых эти процессы возможны. Как видно на примере оптимальных температур для фотосинтеза (рис. 72) и его нижних температурных порогов, эти явления хорошо выражены у растений холодных местообитаний. Так, у альпийских и антарктических лишайников для фотосинтеза оптимальна температура около 5°C; заметный фотосинтез удается обнаружить у них даже при —10°C. При сравнительно низких температурах лежит оптимум фотосинтеза у арктических растений, высокогорных видов, ранневесенних эфемероидов. Зимой при отрицательных температурах способны к фотосинтезу многие хвойные древесные породы. У одного и того же вида температурные оптимумы фотосинтеза связаны с изменением условий: так, у альпийских и арктических популяций травянистых многолетников — *Oxuria digyna*, *Thalictrum alpinum* и других видов они более низкие, чем у равнинных. Показательно в этом отношении и сезонное смещение оптимума по мере повышения температуры от весны к лету (рис. 73, А) и снижения от лета к осени и зиме (рис. 73, Б).

При низких температурах для растений чрезвычайно важно сохранить достаточный уровень дыхания — энергетической основы роста и репарации возможных повреждений холодом. На примере ряда растений памирских высокогорий показано, что в этих условиях довольно интенсивное дыхание сохраняется после действия температуры от —6 до —10°C (рис. 74).

Еще один пример устойчивости физиологических процессов к холоду — зимний и предвесенний подснежный рост у растений тундр,

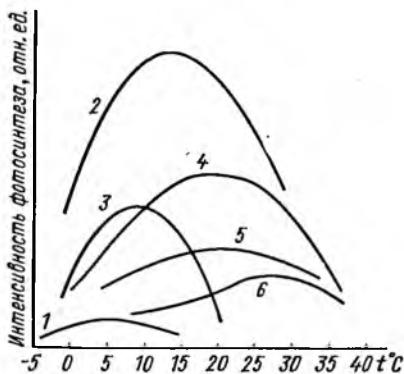


Рис. 72. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений различных по тепловому режиму местообитаний (по данным разных авторов, схематизировано):

1 — субарктический лишайник — *Nephroma arcticum* (Сев. Финляндия), 2 — осока — *Carex melanostachya* (высокогорная криофильная пустошь, Гиссарский хребет, Таджикистан), 3 — арктический вид — *Oxytropis tschuktschorum* (о. Врангеля), 4 — ранневесенний эфемероид — *Leucojum vernum* (Австрия), 5 — лиственница — *Larix decidua* (Австрия), 6 — лимон — *Citrus limonum* (культура с зимней защитой от морозов)

высокогорий и других холодных местообитаний с коротким вегетационным периодом, обусловленным заблаговременной подготовкой. Это явление чрезвычайно ярко выражено у эфемероидов лесостепных дубовых лесов (пролески — *Scilla sibirica*, хохлатки — *Corydalis halleri*, гусиного лука — *Gagea lutea*, чистяка — *Ficaria*

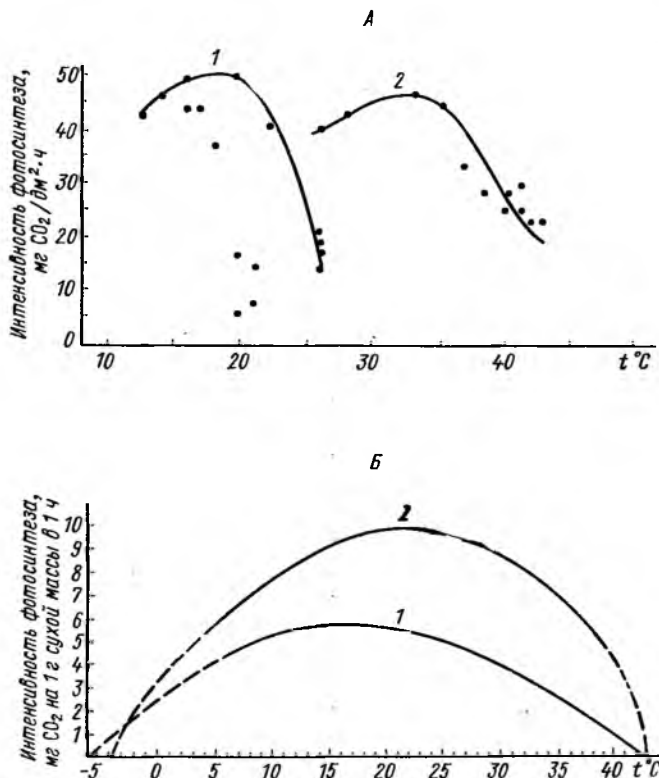


Рис. 73. Сезонное смещение температурного оптимума фотосинтеза. А — полынь — *Artemisia turanica* (юго-западные Кызылкумы, по Захарьянцу И. Л. и др., 1973):

1 — весна (конец апреля), 2 — лето;

Б — лавровишня — *Laurocerasus officinalis* (вечнозеленый кустарник, Австрия, по Pisek A. et al., 1969):

1 — зима, 2 — лето

verna и др.), у которых уже в начале зимы начинается рост побегов со сформированными внутри бутонами (вначале в промерзшей почве, а затем над почвой, внутри снежного покрова — рис. 75). Не прекращается у них зимой и формирование генеративных органов. По мере приближения сроков снеготаяния скорость подснежного роста заметно возрастает. В пору раннего «предвесенья», когда лес кажется еще совсем безжизненным, под снеговым покровом над почвой уже возвышаются тысячи ростков пролески и гусиного лука,

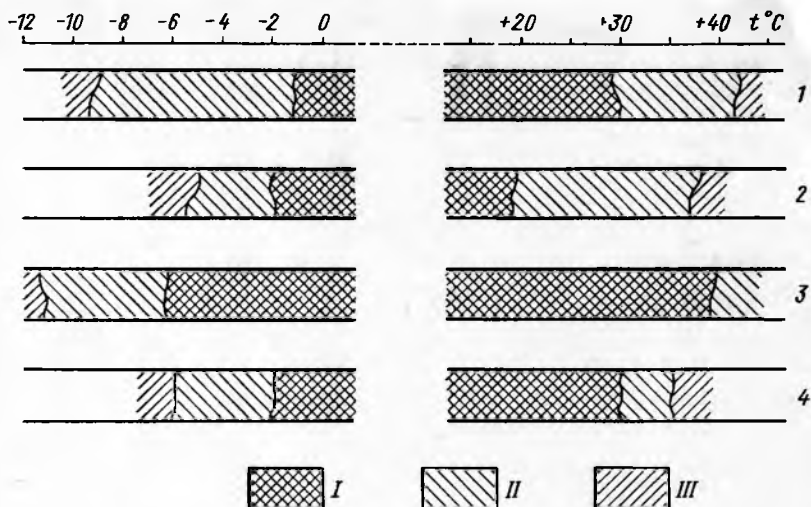


Рис. 74. Температурные зоны дыхания некоторых высокогорных растений Восточного Памира (по Семихатовой О. А., 1956). Зоны: *I* — нормального дыхания, *II* — обратимого изменения дыхания, *III* — подавленного дыхания:

Виды: *1* — горец — *Polygonum viviparum*, *2* — первоцвет — *Primula pamirica*, *3* — полынь — *Artemisia rhodantha*, *4* — терескен — *Eurotia ceratoides*



Рис. 75. Подснежный рост ранневесенних эфемероидов в дубовом лесу. Раскопка снега в марте. Видны ростки ветреницы лютичной и хохлатки Галлера (Ув.)

достигающих к этому времени 2—7 см высоты и готовых начать цветение, как только сойдет снег. Образование хлорофилла у ранневесенних эфемероидов также начинается при низких температурах порядка 0°C, еще под снегом.

Экологические различия холодостойкости растений. В экологии и экологической физиологии в качестве одного из показателей устойчивости к холоду используется способность растения переносить низкую температуру в экспериментальных условиях в течение определенного срока. Накоплено много данных, позволяющих сравнивать растения различных по температурным условиям местобитаний. Однако эти данные не всегда строго сравнимы, поскольку температура, которую способно вынести растение, в числе прочих причин зависит и от продолжительности ее действия (так, небольшой холод порядка —3—5°C умеренно теплолюбивое растение способно вынести в течение нескольких часов, но та же температура может оказаться губительной, если будет действовать несколько суток). В большинстве экспериментальных работ принято охлаждение растений в течение суток или близкого срока.

Как видно из нижеследующих данных и рис. 76, холодостойкость растений весьма различна и зависит от условий, в которых они обитают.

**Холодостойкость растений различных экологических групп
(по Библию Р., 1965, с использованием данных разных авторов)**

<i>Группа растений</i>	<i>Уровень холодостойкости, °С</i>
Водоросли тропических морей . . .	5—14
Низшие термофильные грибы . . .	5—6
	(в течение 2—4 суток),
	15—17
	(в течение 15—20 суток)
Оранжевые 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, зимнезеленые листья	» — 11,5 » —20
Лиственные деревья, зимующие почки	» — 19 » —40
Лиственные деревья, распускающиеся листья	» — 2,5 » —5,5
Карликовые кустарнички альпийской зоны	» — 28 » —36
Хвойные деревья, верхняя граница леса	» — 34 » —47

Один из крайних примеров холодостойкости — так называемый «криопланктон». Это снежные водоросли, живущие в поверхностных слоях снега и льда и при массовом размножении вызывающие его окрашивание («красный снег», «зеленый снег» и т. д.). В актив-

ных фазах они развиваются при 0°C (летом на оттаявшей поверхности снега и льда). Пределы устойчивости к низким температурам от —36°C у *Chlamydomonas nivalis* до —40, —60°C у *Pediastrum boryanum*, *Hormidium flaccidum*. Столь же велика холодостойкость фитопланктона полярных морей, нередко зимующего в корке льда.

Большой холодостойкостью отличаются альпийские карликовые кустарнички — *Rhododendron ferrugineum*, *Erica carnea* и др. (—28,

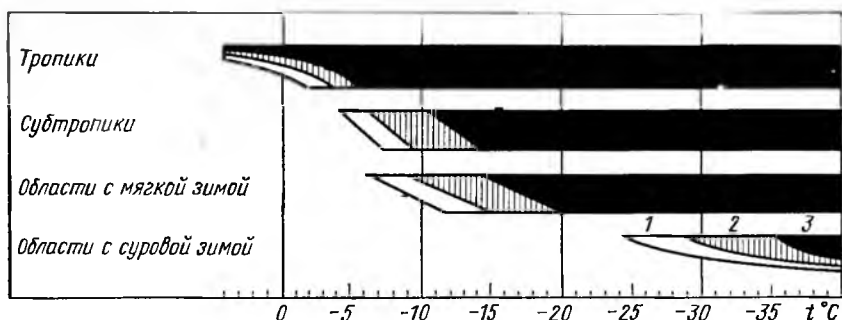


Рис. 76. Чувствительность к холоду древесных растений из различных климатических областей (по Larcher W., 1971).

Степень повреждения в эксперименте: 1 — начало повреждения, 2 и 3 — гибель 50 и 100% экземпляров. Верхний край полосы соответствует наиболее чувствительному виду, нижний край — наименее чувствительному

—36°C), хвойные древесные породы: так, для сосны *Pinus strobus* в Тирольских Альпах в экспериментах отмечена рекордная температура: —78°C.

Совсем небольшая холодостойкость у растений тропических и субтропических областей, где они не испытывают действия низких температур (за исключением высокогорий). Так, для водорослей тропических морей (особенно мелководных районов) нижняя температурная граница лежит в пределах 5—14°C (вспомним, что для водорослей арктических морей верхняя граница составляет 16°C). Саженьцы тропических древесных пород гибнут при 3—5°C. У многих тропических термофильных растений, например декоративных оранжерейных видов из родов *Gloxinia*, *Coleus*, *Achimenes* и др., понижение температуры до нескольких градусов выше нуля вызывает явления «простуды»: при отсутствии видимых повреждений через некоторое время останавливается рост, опадают листья, растения завядают, а затем и гибнут. Известно это явление и для теплолюбивых культурных растений (огурцов, томатов, фасоли).

Очень невелика устойчивость к холоду у термофильных плесневых грибов из родов *Mucor*, *Thermoascus*, *Anixia* и др. Они гибнут за три дня при температуре 5—6°C и даже температуру 15—17°C не могут выносить дольше 15—20 дней.

В связи с неравномерностью прихода солнечного тепла в разные сезоны года в умеренных и высоких широтах период, обеспеченный теплом для активной жизнедеятельности растений, ограничен лишь определенным отрезком года — вегетационным сезоном. В годовой динамике температур четко выражен более или менее продолжительный холодный период, когда преобладают отрицательные температуры и активная жизнедеятельность растений невозможна.

В качестве основной адаптации к этому сезонному ритму климатических условий у растений и других пойкилотермных организмов (а также некоторых гомеотермных) в годичном цикле развития чередуются активные и покоящиеся фазы. Однолетние растения после завершения вегетации переживают осень и зиму в виде семян, многолетние переходят в состояние осенне-зимнего покоя.

Состояние покоя у растений характеризуется рядом физиологических особенностей, дающих возможность переносить холод и все другие невзгоды осенне-зимнего периода. Потеря листьев при осеннем листопаде деревьев, кустарников, кустарничков, отмирание надземных частей многолетних травянистых растений — это сокращение транспирирующей поверхности, необходимое зимой, когда корни не способны пополнять большие потери воды, а также сокращение излишних расходов запасных веществ на дыхание листьев.

У зимующих частей растений уменьшается содержание воды (особенно ее свободной формы) и проницаемость цитоплазмы, резко замедляется скорость окислительно-восстановительных процессов (снижается интенсивность дыхания), значительно падает содержание ауксинов и других ростовых веществ. Все эти изменения в целом означают понижение интенсивности обмена веществ и блокирование (если не полное, то частичное) путей взаимодействия с окружающей средой, что уменьшает восприимчивость растений к неблагоприятным и повреждающим влияниям.

В состоянии покоя растения обладают повышенной устойчивостью к различным экстремальным факторам: нагреву, высушиванию и т. д., а также к ядам и другим неэкологическим воздействиям. Но особенно важно то, что в это время значительно увеличивается холодостойкость. Многочисленные исследования на самых разных растительных объектах позволили установить соответствие сезонного хода температур уровню холодостойкости (рис. 77). В состоянии покоя растения способны выдерживать длительное и сильное охлаждение. Не защищенные снеговым покровом почки лиственных деревьев и кустарников, хвоя и почки хвойных в областях с суровыми зимами выносят 40°-ные морозы. В опытах с глубоким охлаждением было показано, что ветви древесных пород в состоянии зимнего покоя выдерживают кратковременное пребывание при —200°С, а покоящиеся семена и споры — от —190 до —197°С. По окончании покоя, когда в растении возобновляются активные процессы сокодвижения, деления клеток, роста и т. д., холодостойкость резко падает. Так, у европейских лиственных древесных по-

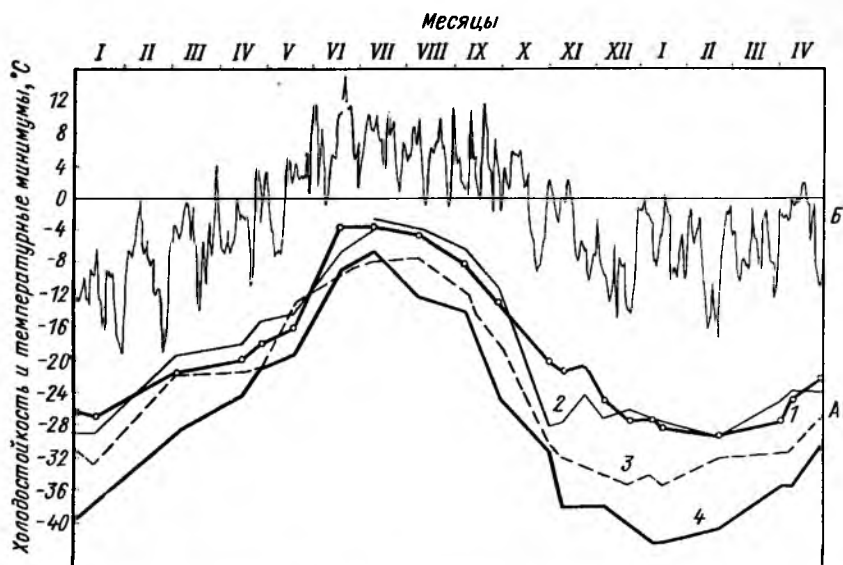


Рис. 77. Сезонное изменение морозостойкости вечнозеленых альпийских растений (А) и суточные минимумы температур в их местообитаниях (Б) (по Ulmer W., 1937):

1 — *Calluna vulgaris*, 2 — *Rhododendron ferrugineum*, 3 — *Loiseleuria procumbens*, 4 — *Pinus cembra*

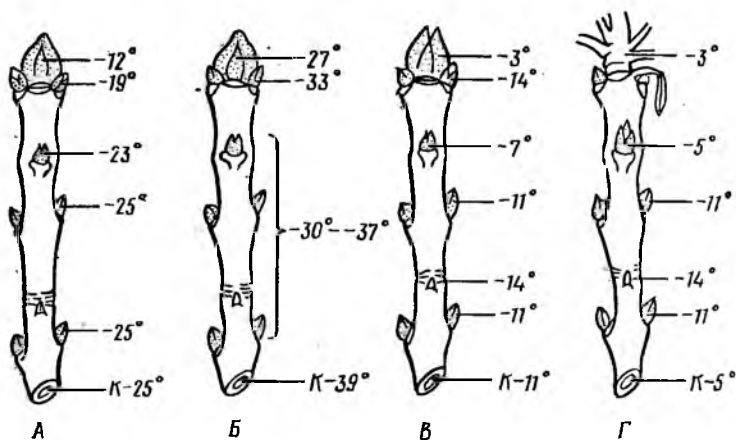


Рис. 78. Устойчивость к холоду зимующих почек ясеня *Fraxinus ornus* и ее сезонные изменения (по Maïr В., 1968). А — конец ноября; Б — декабрь; В — начало апреля (набухание); Г — середина апреля (развертывание). Цифрами с буквой К обозначена устойчивость камбия

род зимующие почки могут вынести морозы от -20 до -30°C , а для распускающихся листьев уже -3 , -4°C могут быть губительными (рис. 78). Известно, как легко побиваются поздневесенними заморозками почки, тронувшиеся в рост.

В течение всего осенне-зимнего периода покоящиеся растения в большинстве случаев не обнаруживают никаких внешних призна-

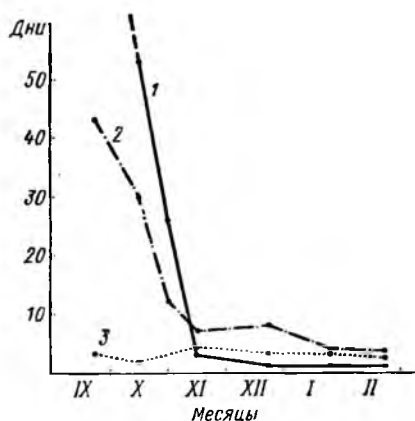


Рис. 79. Динамика глубины осенне-зимнего покоя у дубравных растений: 1 — *Scilla sibirica*, 2 — *Asarum europaeum*, 3 — *Aegorodium podagraria*. По оси ординат — число дней от перенесения из природных условий в тепло до начала развития

ков изменения. Однако в этот период в растениях происходят глубокие внутренние сдвиги, и их состояние в конце зимы сильно отличается от осеннего. Это хорошо видно по изменению способности растений реагировать на оптимальные тепловые условия (рис. 79). Если на первом этапе покоя (осенью или в начале зимы) поставить в воду срезанную ветку дерева или выкопать из-под снега травянистый многолетник и поместить их в тепло, то почки не раскрываются очень долго (а у некоторых не раскрываются совсем). В это время не удастся вывести растения из состояния покоя и другими воздействиями, например теплыми ваннами, химическими или механическими раздражителями. Эта фаза полу-

чила название глубокого, или органического, покоя. Уже в декабре — начале января срок от момента внесения в тепло до распускания почек сокращается, т. е. покой становится менее глубоким. Начиная с середины — конца января, растения реагируют на действие тепла очень быстро: почки распускаются через 2—3 дня, и в последующие месяцы это состояние уже не меняется. Иными словами, растения готовы к возобновлению развития, глубокий покой окончен, но начало развития в природе невозможно из-за низких зимних температур, и потому эту фазу называют вынужденным покоем.

Сопоставление сроков смены глубокого и вынужденного покоя с ходом природных температур показывает, что у большинства растений умеренных широт покой, по существу, кончается не весной, а в самый разгар зимы, тогда, когда обычно наступают сильные холода. Однако не следует забывать об особенностях того природного режима температур, на фоне которого складывалась смена фаз покоя. Осенний период с его неустойчивым температурным режимом, частой сменой похолоданий и потеплений опасен для растений тем, что кратковременные потепления могут вызвать возобновление роста и развития и стать толчком к началу новой вегетации. Нетрудно представить губительные последствия таких про-

вокаций в последующие зимние месяцы. Адаптивный смысл глубокого покоя как раз и заключается в защите против возможных осенних провокаций преждевременного начала развития. Когда наступают устойчивые холода, необходимость в глубоком покое отпадает, поскольку теперь от возобновления развития растения достаточно надежно предохраняют низкие зимние температуры. Не случайно у большинства растений умеренных широт переход от глубокого покоя к вынужденному обычно совпадает с тем временем, когда прекращаются оттепели и устанавливаются устойчивые низкие температуры.

Фаза глубокого покоя выражена не у всех растений: некоторые травянистые многолетники способны продолжать развитие в тепле и осенью (рис. 79, 3), т. е. в течение всего осенне-зимнего периода в природных условиях они находятся в состоянии вынужденного покоя. Обычно это сравнительно теплолюбивые растения, и от осеннего возобновления вегетации их предохраняют высокие температурные пороги начала развития.

Подготовка растений к состоянию покоя происходит заблаговременно (так же, как и у животных, впадающих в спячку или диапаузу). Задолго до наступления холодов начинаются пожелтение и сбрасывание листьев у деревьев и кустарников, процессы «вызревания» побегов (одревеснение, утолщение пробкового слоя). У многолетних травянистых растений и озимых культур происходит закаливание — накопление растворимых углеводов и других защитных веществ, повышающих морозостойкость. Зимующие почки водных растений опускаются на дно водоемов. Эта заблаговременность обеспечивается природным сигналом, вслед за которым неизбежно наступает понижение температуры, — изменением фотопериода, т. е. осенним сокращением дня. Экспериментально показано, что именно осенний фотопериод вызывает начало листопада, увеличение морозостойкости (рис. 80), вызревание древесных побегов и другие формы подготовки растений к покою, так же как и предзимние явления в животном мире: отлет птиц, впадение насекомых в диапаузу, животных в спячку.

Сокращение дня служит очень удачным сигналом, поскольку оно ежегодно наступает с астрономической точностью. Однако это не означает, что и осенние явления в растительном мире каждый год наступают в одни и те же календарные даты. Это связано с тем, что приуроченность осенних явлений к конкретным условиям года регулируется не только световым, но и температурным фактором, который вносит определенную «поправку» к восприятию фотопериода. Есть данные, показывающие, что одна и та же длина дня в теплую осень воспринимается как более длинная (т. е. как продолжение лета), а при похолоданиях — как более короткая.

Окончание состояния покоя и начало нового вегетационного периода (начало сокодвижения у деревьев, раскрытие почек, отрастание побегов, бутонизация и т. д.) происходят под действием весеннего повышения температуры, т. е. гораздо позже, чем заканчивается фаза глубокого покоя у растений (в середине зимы).



Рис. 80. Пример влияния фотопериодического режима на подготовку растений к зиме (по Мошкову Б. С., 1961). Саженьцы амурского бархата в Ленинграде, выращенные на естественном дне (А), полностью вымерзли при перезимовке; выращенные на искусственно укороченном дне (Б) сохранились

Что же здесь служит сигнальным фактором? Им могло бы быть предвесеннее удлинение фотопериода, однако большинство растений в это время находится в безлистном состоянии, а фотопериодическая информация, как известно, воспринимается зеленым листом. Понять, какие влияния среды необходимы для выхода растений из глубокого покоя, помогает анализ поведения растений при различном температурном режиме в эксперименте (рис. 81). Если, начиная с осени, содержать растения не на естественном температурном фоне, а при комнатной температуре (иными словами, лишить его холода осенью и в начале зимы), то выход из состояния покоя сильно задерживается и дальнейшее развитие тормозится (в частности, у многих видов выпадают генеративные фазы). Потребность растений умеренных широт в осенних пониженных температурах для нормального цикла

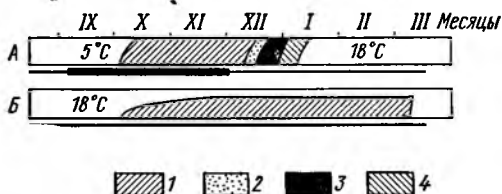


Рис. 81. Опыт, демонстрирующий необходимость осеннего холода для прохождения годичного цикла развития (на примере хохлатки *Corydalis halleri*).

А — растения, содержащиеся осенью при температуре 5°C, нормально цветут и плодоносят при выгонке в тепле; Б — задержка развития после теплой осени (18°C).

Фенофазы: 1 — прорастание, 2 — бутонизация, 3 — цветение и плодоношение, 4 — отмирание. Жирная линия — период холода

развития была многократно показана на самых разных объектах¹. Для некоторых культурных растений (например, озимых злаков) она получила название яровизации: если проросшие семена не подвергнутся действию осеннего холода, в следующее лето не наступит колошение.

В экспериментах показано, что потребность в пониженных температурах у зимующих растений приурочена именно к осенним месяцам. Продолжительность действия холода должна быть не менее 2—3 месяцев, а температура не выше 3—5°C.

В природных условиях необходимую дозу холода растение получает к началу зимы и, возможно, это является своеобразным сигналом окончания того периода, когда необходимо защитное действие глубокого покоя против преждевременных потеплений, провоцирующих развитие. По-видимому, здесь действует механизм накопления информации из внешней среды до определенной величины, после чего эта информация (доза холода) срабатывает как сигнал для перехода из состояния глубокого покоя в состояние вынужденного.

Потребность в пониженных температурах в осенний период и в

¹ Аналогичное явление, получившее название «реактивации», существует и у других живых организмов — насекомых, впадающих в осенне-зимнее покоящееся состояние (диапаузу).

тепле в период вегетации означает, что для растений умеренных широт имеет значение не только общий уровень тепла, но и определенное распределение его во времени. Так, если в опыте (рис. 82) растениям дать одинаковое количество тепла, но по-разному распределенное: одному теплое лето и холодную зиму, а другому соответ-

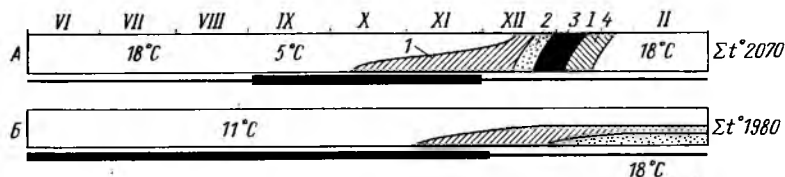


Рис. 82. Схема сезонного термопериодизма на примере пролески *Scilla sibirica*. А — нормальная сезонная смена температур: теплое лето и холодная осень;

Б — постоянная средняя температура.

Фенофазы: 1 — прорастание, 2 — бутонизация, 3 — цветение и плодоношение, 4 — отмирание. Жирные линии — периоды холода или средней температуры. Выгонка при 18°C

ствующую постоянную среднюю температуру, то нормальное развитие будет только в первом случае, хотя общая сумма тепла в обоих вариантах одинакова. Потребность растений умеренных широт в чередовании в течение года холодных и теплых периодов получила название сезонного термопериодизма.

Кроме того, для растений безразлично и распределение температур в течение суток: известно, например, что развитие многих культурных растений более успешно идет не на постоянном температурном фоне в течение вегетации, а при ночных понижениях температуры. Это явление, получившее название суточного термопериодизма, впервые было обнаружено в Нидерландах на примере культуры томатов в закрытом грунте: лучший урожай получали более беспечные хозяева, не топившие свои теплицы по ночам.

ВОДА В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Вода — важнейший экологический фактор для всего живого на Земле. Для процессов обмена веществ со средой, составляющих основу жизни, необходимо участие воды в качестве растворителя и метаболита. Так, у растений вода участвует в реакциях фотосинтеза; минеральные соли поступают в растение из почвы только в виде водных растворов и т. д. Вода — главная составная часть тела растения (от 30—40 до 95%). Даже находясь в анабиозе (например, глубокий покой семян), растения содержат воду. Особая роль воды для наземных растений заключается в постоянном пополнении больших трат ее на испарение в связи с развитием большой фотосинтезирующей поверхности. Вода, обуславливая необходимое тургорное давление, определенным образом участвует и в поддержании формы наземных растений как организмов, не имеющих опорного скелета. Наконец, для большой группы растений, живущих в водоемах, морях и океанах, вода является непосредственной средой обитания.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА

Основной источник воды для наземных растений — атмосферные осадки. Обеспеченность растительного покрова влагой в первую очередь зависит от общеклиматической характеристики местности. Есть районы, где в год выпадает несколько тысяч миллиметров осадков (области экваториального и муссонно-тропического климатов), а есть и такие, где среднегодовое количество осадков меньше 100 мм в год, причем дожди выпадают не каждый год (климат тропических пустынь).

Для оценки водообеспеченности растений мало знать только годовое количество осадков, поскольку одно и то же их количество может характеризовать и пустынный климат (в субтропиках), и очень влажный (в Арктике). Большую роль играет соотношение осадков и испаряемости (суммарного годового испарения со свободной водной поверхности), также весьма неодинаковой в разных районах земного шара. Области, в которых эта величина превышает годовую сумму осадков, относят к аридным (сухим, засушливым); здесь растения испытывают недостаток влаги в течение большей части вегетационного периода. Области, где растения достаточно обеспечены влагой, называют гумидными (влажными). Следует заметить, что граница между аридными и гумидными местообитаниями весьма условна. Иногда выделяют еще переходные — семиаридные (полуаридные) местообитания. В слу-

чае крайне засушливых районов говорят об экстремаридных условиях.

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

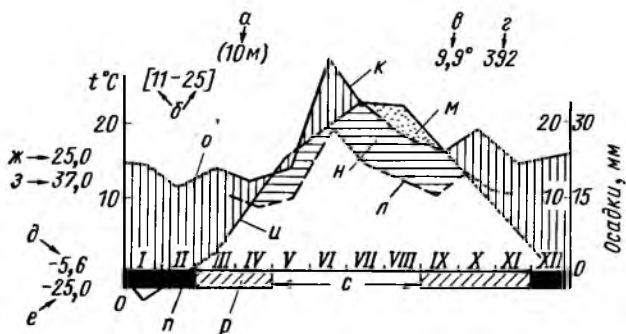


Рис. 83. Климатодиаграмма, по Вальтеру — Госсену, для Одессы (по Вальтеру Г., 1968):

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°C , *р* — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже 0°C , *с* — безморозный период. По оси абсцисс — месяцы

ратуры. Сочетание обеспеченности растений влагой и теплом хорошо отражают климатодиаграммы, составленные по способу Вальтера — Госсена, на которых в определенных масштабах сопоставлен годовой ход температуры воздуха с ходом выпадения осадков (рис. 83). Масштаб, при котором на оси ординат 10°C соответствуют 20 мм осадков, позволяет выявить засушливый период года, когда кривая осадков (рис. 83, *к*) лежит ниже температурной кривой (рис. 83, *и*). Для наглядности площадь, ограниченная их пересечением, выделяется особой штриховкой (рис. 83, *м*). При ином масштабе ($10^{\circ}\text{C}=30$ мм) в районах с непродолжительной засухой можно выделить также полузасушливый период (рис. 83, *н*). В районах, где вегетационный период достаточно обеспечен влагой, кривая осадков обычно располагается над кривой хода температуры (рис. 84, *Д*, *Е*, *З*). В климатодиаграммах 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. 84, *Г*). Таким обра-

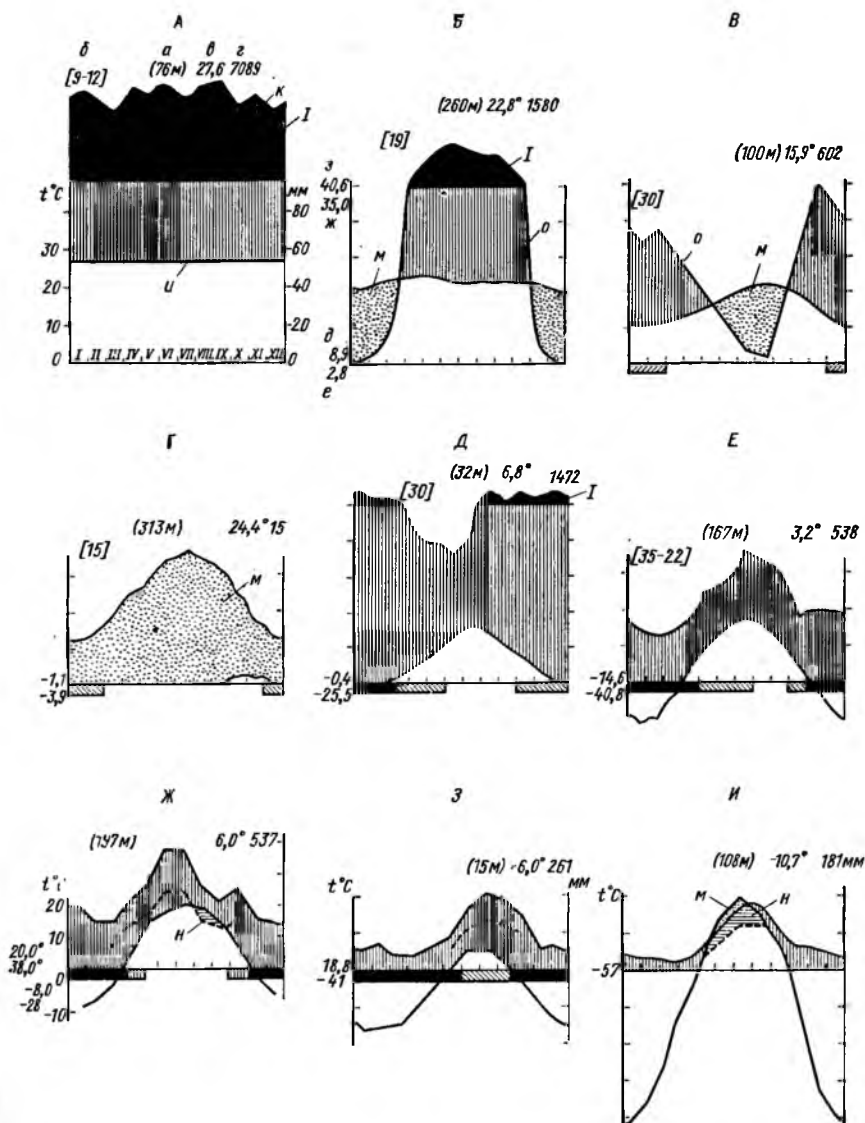


Рис. 84. Примеры климатодиаграмм для районов с различным климатом (по Вальтеру Г., 1968):

А — Андаколько (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, бореальный умеренно-холодный климат; Ж — Борисовка (Белгородская область), умеренный климат с полузасушливым периодом в конце лета (по Нешатаеву Ю. Н. и др., 1974); З — о. Новая Земля, арктический климат; И — Якутск, бореальный холодный, резко континентальный климат. I — среднее месячное количество осадков, превышающее 100 мм (масштаб сокращен до 1/10).

Остальные обозначения те же, что на рис. 83.

зом, 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.

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

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

Вода в почве находится в раздробленном состоянии: она вкраплена в поры разных размеров и форм и имеет огромную поверхность раздела с почвой, содержит ряд катионов и анионов. Поэтому почвенная влага весьма неоднородна по физическим и химическим свойствам. Различают три основные категории почвенной воды, отличающиеся по механизму удержания ее почвой: гравитационную, капиллярную и связанную (рис. 85).

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

Капиллярная вода заполняет тончайшие промежутки между частицами почвы и удерживается капиллярными силами сцепления. Обычно «капиллярная кайма» хорошо выражена над горизонтом грунтовых вод, выше могут находиться горизонты «подвешенной» капиллярной воды, не связанной с грунтовыми водами. Под влиянием испарения с поверхности почвы капиллярная вода может подтягиваться вверх, создавая восходящий ток влаги. Возможны и горизонтальные перемещения капиллярной влаги в почве под действием менисковых сил.

Связанная вода удерживается

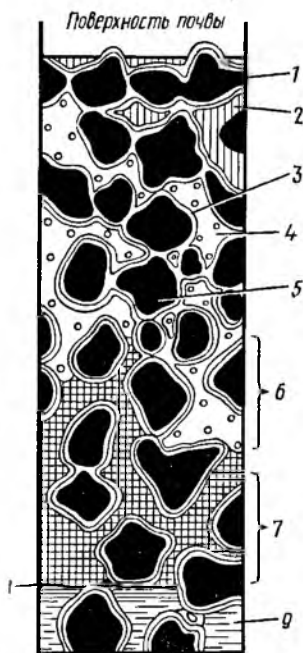


Рис. 85. Вода в почве (по Качинскому Н. А., 1975):

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

на поверхности почвенных частиц адсорбционными силами. Количество ее значительно благодаря огромной поверхности почвенных частиц. Различают прочно связанную воду, находящуюся непосредственно на поверхности почвенных частиц, и рыхло связанную, находящуюся в более удаленных от частиц слоях. Первая неподвижна и не растворяет электролиты, вторая обладает пониженной подвижностью и слабой растворяющей способностью.

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

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

Ниже это различие иллюстрируется на примере влажности устойчивого завядания (в % к абсолютно сухой массе) — агрогидрологической константы, характеризующей тот предел влажности почвы, при котором у сельскохозяйственных культур теряется тургор листьев и прекращается прирост органического вещества (по Вериго С. А. и Разумовой П. А., 1973):

<i>Почва</i>	<i>Влажность устойчивого завядания, %</i>
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

Таким образом, одно и то же количество влаги в почве означает совсем разные условия водоснабжения для растений песчаных дюн или торфяных болот.

Кроме поглощения почвенной влаги возможен еще один путь поступления воды в растение — поглощение надземными частями капельно-жидкой влаги, выпадающей в виде дождя, а также парообразной влаги из воздуха.

У высших растений это явление довольно ограничено и встречается в основном у эпифитов тропических лесов, поглощающих вла-

гу всей поверхностью листьев и воздушных корней. У эпифитных орхидей воздушные корни одеты многослойным эпидермисом — веламеном, который при дожде впитывает воду, как губка; в сухую погоду клетки его заполнены воздухом. У многих эпифитов развита специальная водозапасающая ткань.

Есть данные о том, что капельно-жидкую влагу способны поглощать колючки некоторых кактусов, имеющие свойства капилляров благодаря особенностям микроскопического строения. Нанесенную на колючки воду с радиоактивной меткой вскоре удастся обнаружить в тканях стебля кактуса.

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

В некоторых высокогорных областях земного шара (Ю. Америка, Африка) в так называемом поясе туманов парообразная влага составляет весьма существенную часть водного обеспечения растений.

У высших споровых и особенно низших растений поглощение влаги надземными частями — обычный способ водного питания. Известно, что при недостатке влаги мхи, лишайники, некоторые водоросли способны переживать длительное время в состоянии, близком к воздушно-сухому, впадая в анабиоз. В сухую погоду в лишайниковых борах напочвенный покров из «оленьего мха» (*Cladonia sylvatica* и др.) хрустит под ногами; скручиваются листочки зеленых мхов, добела высыхает сфагнум; в степях черной хрустящей пленкой выглядят колонии синезеленой водоросли *Nostoc* на почве и т. д. Но стоит пройти дождю, и эти растения быстро впитывают влагу всеми надземными частями, приобретают мягкость, восстанавливают тургор, возобновляют процессы фотосинтеза и роста. Нередко удается «оживить» путем смачивания даже гербарные экземпляры. Быстрому впитыванию воды способствует ряд морфологических и анатомических особенностей: большая поглощающая поверхность кустистых лишайников, система пустых (гиалиновых) клеток у сфагновых мхов, микроскопические волоски на листьях некоторых зеленых мхов, отсутствие или слабое развитие покровных тканей и т. д. Впитывается не только капельно-жидкая, но и парообразная влага. В экстрааридных условиях (пустыни Калифорнии, Сев. Африки) она составляет существенный источник водного питания лишайников, позволяющий в ранние утренние часы обеспечить оводненность тканей, необходимую для поддержания фотосинтеза с положительным балансом (см. рис. 57).

Содержание водяных паров в воздухе (влажность воздуха) имеет большое экологическое значение как фактор, в большой степени определяющий скорость потери воды растениями. Влаж-

ность воздуха весьма неодинакова в местообитаниях с разным водоснабжением, как показывает следующий ряд примеров:

Воздух	Относительная влажность, %
Насыщенный влагой (туман)	100
Под пологом тропического леса	90—95
Под пологом леса в умеренных широтах	60—80
В степи (в полдень)	25—30
В пустыне	10—15

В дневные часы влажность воздуха обычно снижается, особенно резко в засушливых и сильно нагреваемых местообитаниях (рис. 86).

Снег играет в жизни растений двойную роль. С одной стороны, сильные снегопады способны причинить механические повреждения

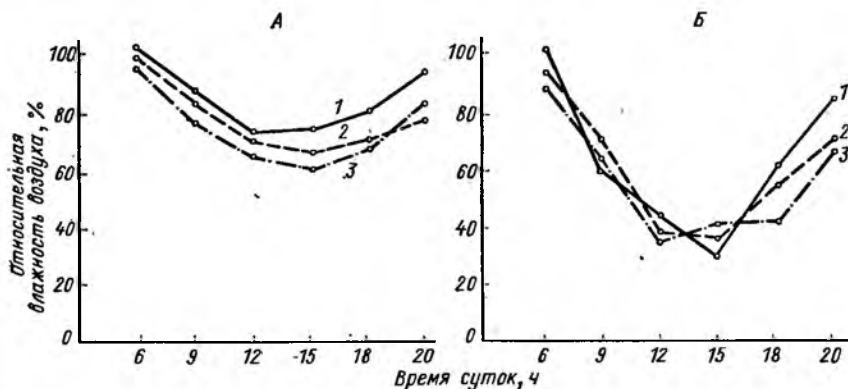


Рис. 86. Дневной ход относительной влажности в приземном слое воздуха.

А — под пологом дубового леса; Б — на открытом месте.

Высота: 1 — 5 см, 2 — 30 см, 3 — 120 см

(снеголом), которым часто подвержены деревья с густой, компактной кроной, например ель и пихта. Меньше страдают лиственные породы, которым листопад помогает избавиться от излишней поверхности (эта роль листопада становится ясна при внезапных и сильных ранних снегопадах, когда ветви деревьев с еще не опавшими листьями ломаются под тяжестью снежных пластов). С другой стороны, в жизни напочвенных растений снег играет положительную роль, защищая их зимующие части от холода, а почву — от глубокого и сильного промерзания (см. с. 92). Велика роль снежного покрова в накоплении влаги, в обеспечении влагой вегетационного периода растений, особенно на первых этапах.

Лед оказывает на растения в основном неблагоприятное влияние. Образование ледяной корки на поверхности почвы прекращает

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

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

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

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

Чтобы судить о зависимости жизнедеятельности растения от условий увлажнения, недостаточно знать лишь эти условия — необходимо представлять и водный режим растения, характеризующийся целым комплексом физиологических показателей. Эти показатели отражают поступление воды в растение, скорость ее расхода, соотношение между потерей и поступлением, содержание воды в тканях. На всех этих показателях отражается степень обеспеченности растения влагой, в зависимости от которой варьируют их величины и динамика во времени.

Поступление воды в растение. Количество влаги, поступающее в растение через корни, редко удается определить (для этого нужно срезать растение и измерить скорость выделения пасоки из пенька или корневое давление). Обычно пользуются показателем, дающим представление о водоотнимающей силе растения, — величиной осмотического давления клеточного сока, выражаемой в Паскалях (ранее — в атмосферах)¹. Как видно на рис. 87 и из нижеприведенных данных разных авторов, в зависимости от условий оно варьирует от 500—700 до 7000—9000 кПа (а в отдельных случаях достигает 10 000 кПа и более).

¹ 1 атм = 10^5 Паскалей (Па) = 10^2 кПа.

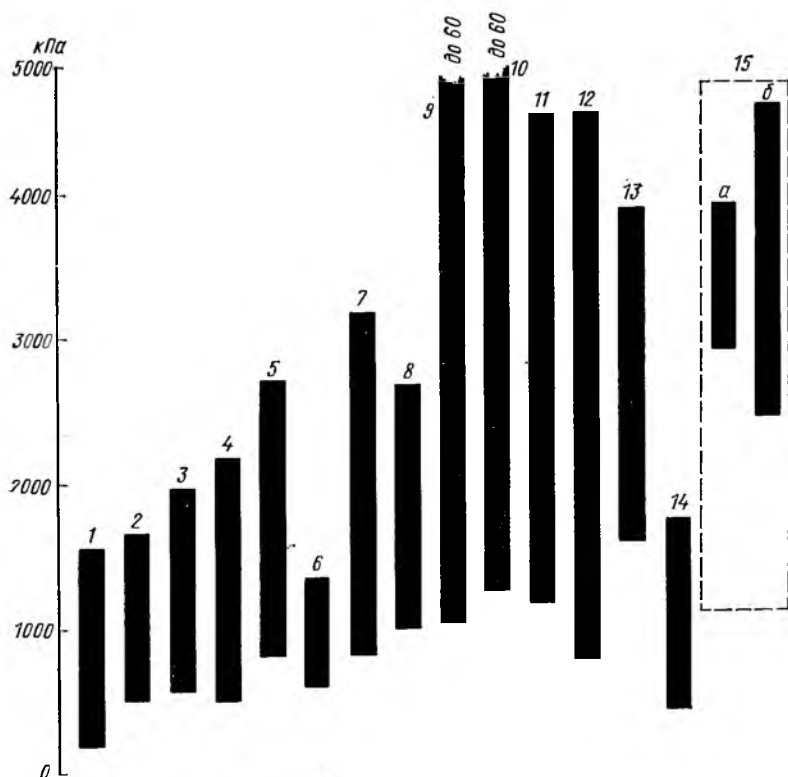


Рис. 87. Амплитуды осмотического давления клеточного сока в листьях растений различных экологических типов (по Walter H., 1960).

Растения: 1 — водные, 2 — весенние эфемеронды, 3 — луговые, 4 — культурные, 5 — сорняки, 6 — травы влажных лесов, 7 — травы сухих лесов, 8 — лиственные деревья и кустарники, 9 — хвойные деревья, 10 — жестколистныe средиземноморские древесные породы, 11 — кустарники, 12 — растения степные, 13 — пустынные, 14 — суккуленты, 15 — галлофиты (а — растения мангров, б — растения засоленных лугов)

Растительное сообщество или местообитание растений	Осмотическое давление, кПа
Тундра (Хибины)	800—2000
Болото (восточноевропейская лесотундра)	1600—3000
Водные растения	500—1200
Лесостепная дубрава, древесные породы	1800—2200
Лесостепная дубрава, травы	800—1200
Субальпийские луга (Центральный Кавказ)	700—1600
Высокогорные скальные растения (Скалистые горы, США)	800—1800
Горное криволесье — хвойные (Скалистые горы, США)	3000—3600
Пустыни (Израиль и Египет)	7000—9000

Таблица 10. Осмотическое давление (ОД) клеточного сока в листьях растений Памира при различных условиях увлажнения (по Свешниковой В. М., 1956)

Увлажнение

избыточное	ОД, кПа	умеренное	ОД, кПа	недостаточное	ОД, кПа
<i>Phragmites communis</i>	930	<i>Primula sibirica</i> . .	1440	<i>Potentilla pamir- roalaica</i>	2690
<i>Primula nivalis</i>	1050	<i>Swertia marginata</i> .	1620	<i>Ephedra fed- tschenko</i>	2760
<i>Hippuris vulgaris</i>	1120	<i>Polygonum pamiri- cum</i>	1810	<i>Stipa glareosa</i> . .	3470
<i>Polygonum viviparum</i>	1230	<i>Ranunculus pulchellus</i>	1910	<i>Eurotia ceratoides</i>	3840
<i>Triglochin palustris</i>	2030	<i>Astragalus chodschenticus</i>	2260	<i>Nitraria schoberi</i>	4180
		<i>Hordeum turkestanicum</i>	2260	<i>Sympegma regelii</i>	5780

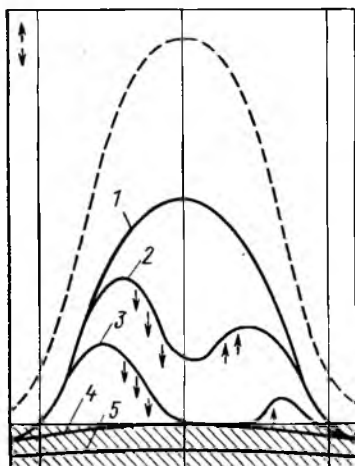


Рис. 88. Схема суточного хода транспирации при разной водообеспеченности растений (по Stocker O., 1956):

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 водной поверхности. Штриховка — область кутикулярной транспирации

Связь величин осмотического давления со степенью увлажнения хорошо иллюстрирует также табл. 10.

Расход воды растением. Испарение влаги надземными частями растения — транспирация — в первую очередь характеризует влияние условий на водный режим растений. Растение, развивающее для газообмена огромную поверхность соприкосновения со средой, вынуждено терять через нее большие количества воды и, по образному выражению К. А. Тимирязева, постоянно находится «между Сциллой голода и Харибдой жажды». Особенно важно знать величины транспирации в местобитаниях с резким недостатком влаги.

В экологических работах определяется интенсивность транспирации — количество испаренной за 1 ч воды в расчете на единицу массы растения (листа) в граммах сырой или сухой массы или на единицу площади листа (дм^2). Определение проводят путем быстрых повторных взвешиваний срезанных частей растений через короткий промежуток времени (1—3 мин); таким

путем удается уловить потерю массы на испарение. Есть и другие методы, в том числе косвенные. Можно измерить транспирацию не только зеленых частей растений (листьев, хвой), но и ветвей в безлистном состоянии. В этом случае говорят о «зимнем испарении» ветвей, но так как оно очень невелико, то потери воды учитывают за более длительные промежутки — дни или недели.

Ниже показана интенсивность транспирации растений в дневные часы (по данным разных авторов; дан диапазон наиболее часто встречающихся величин):

<i>Растительное сообщество или местообитание</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
Ореховые леса Средней Азии, деревья и кустарники	400—960
Лесостепные дубравы:	
деревья и кустарники	150—600
ранневесенние 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

Экологическую значимость имеют не только величины транспирации, но и характер ее изменений во времени: дневной (суточный) ход и сезонный ход. Как видно на рис. 88, форма дневной кривой транспирации тесно связана с условиями увлажнения. При обильном или достаточном водоснабжении ход транспирации в целом следует дневным изменениям метеорологических факторов (освещенности, температуры, влажности воздуха). При недостатке влаги в полуденные часы наблюдается падение (депрессия) транспирации, что объясняется закрыванием устьиц при начинающемся подвядании листа. В особо засушливых условиях пик транспирации смещен на ранние утренние часы.

Сезонная динамика транспирации (рис. 89) также отражает определенные особенности условий увлажнения: чем быстрее расходуются весенние запасы влаги и чем сильнее выражена летняя засуха, тем раньше наступает снижение транспирации и тем сильнее оно выражено. В отдельных случаях смещение сезонного пика транспирации (рис. 89, 4) связано с ходом температуры (поздним прогреванием почвы).

Представление о потере воды целыми растительными сообществами (или их участками) дают данные о транспирационном

расходе воды, выраженном в миллиметрах на 1 га за весь вегетационный сезон (или его определенные периоды).

Растительное сообщество	Транспирация, мм
Холодные высокогорные пустыни (Памир)	19—44
Заросли саксаула в пустыне (Каракумы)	65
Заросли саксаула в пойме Сырдарьи	208
Ковыльно-типчаковая степь	78—99
Разнотравная степь	415
Североамериканская прерия	254—763
Насаждения древесных пород (тополь, тамарикс и др., южная часть степной зоны, близкий уровень грунтовых вод)	572—1143
Заросли тростника, там же	1509
Посадки древесных пород в степи (глубокий уровень грунтовых вод)	150—280
Сосновые леса, зона смешанных лесов	120—270
Сосновые леса, северная тайга	90—200
Лиственничный лес с подростом из рододендрона (о-ва оз. Байкал)	205
Широколиственные леса	250—400
Жестколистные древесные и кустарниковые породы (Средиземноморье)	200—400
Верещатники (Альпы)	513
Луга (Московская обл.)	430
Растения приморских дюн и засоленных лугов:	
суккулентные галофиты	120—360
галоксерофиты и мезофиты	500—1000
Заросли прибрежных трав у пресноводных водоемов (Средняя Европа)	1300—1600

Это важная гидрологическая характеристика, входящая в уравнение водного баланса данной территории и используемая в различных проектных расчетах и мелиоративных работах. Для ее оп-

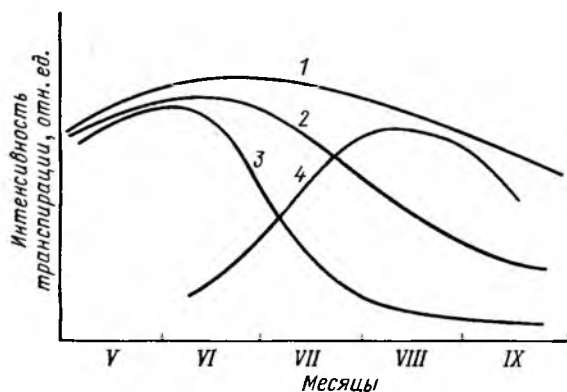


Рис. 89. Сезонный ход транспирации в местообитаниях с различными режимами увлажнения (по данным разных авторов, схема).

Местообитания: 1 — с достаточным увлажнением в течение всего лета (таежная зона), 2 — с засушливыми периодами во второй половине лета (лесостепная зона), 3 — с летней засухой (степная зона), 4 — в районах с поздним прогреванием почвы (высокогорья, области вечной мерзлоты и др.)

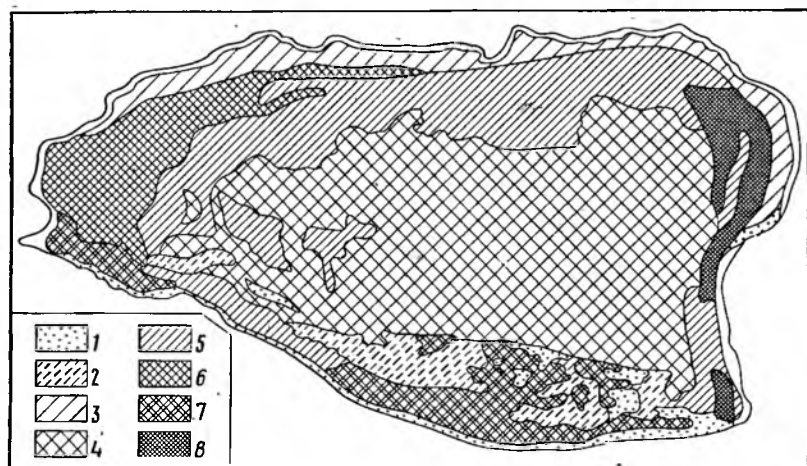


Рис. 90. Карта расхода растительным покровом воды на транспирацию за вегетационный сезон на территории о. Б. Ушканьего (оз. Байкал) (по Паутовой В. Н., 1969).

Расход воды (в мм): 1 — степные сообщества, 0—25; 2 — остепненные сосновые и лиственные леса, 75—100; 3—7 — лиственные 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 — лиственный лес с разнотравьем, более 225 мм. Среднегодовая сумма осадков 262 мм

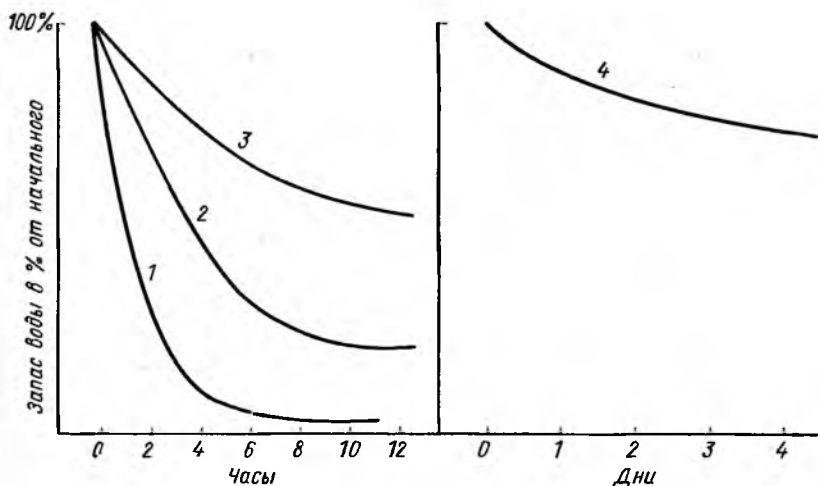


Рис. 91. Скорость расхода воды при завядании листьев растений разных экологических типов (схема по данным разных авторов):

1 — гигрофиты, 2 — мезофиты, 3 — ксерофиты, 4 — суккуленты

ределения необходимо знать интенсивность транспирации растений и ее изменения в течение вегетации, а также транспирирующую массу и продолжительность вегетационного сезона. Пространственные изменения расхода воды растительным покровом хорошо отражают транспирационные карты (рис. 90), на которые наносятся участки растительности с разной величиной транспирации. В аридных районах выявлена корреляция величин расхода воды растительностью с глубиной залегания и доступностью грунтовых вод.

Поскольку часто необходимо определить общий расход влаги на испарение с единицы площади территории, то наряду с транспирационным расходом определяют также эвапотранспирацию (транспирация + физическое испарение влаги с почвы и растительности).

В эколого-физиологических работах существует еще один способ характеристики расхода воды растением: определение скорости потери воды срезанными частями (листьями, ветвями) в процессе завядания. В отличие от транспирации этот показатель определяется за длительные промежутки времени (часы, дни); он отражает не реальную величину испарения влаги живым растением, а способность клеток и тканей противостоять потере воды при высушивании (в связи с чем этот показатель иногда отождествляют с их водоудерживающей способностью). На рис. 91 показано, что растения из разных по водообеспеченности местообитаний при завядании отдают воду с неодинаковой скоростью. Эту скорость определяют путем периодического взвешивания срезанных растений или их частей, обычно в более или менее постоянных условиях (в лаборатории).

Содержание воды (оводненность, влажность). Известно, что вода составляет большую часть тела растения. Однако у растений разных экологических групп содержание ее сильно варьирует.

<i>Растительное сообщество или местообитание</i>	<i>Содержание воды, % к сырой массе</i>
Пустыни, сухие степи	30—65
Высокогорные пустыни (Памир)	47—75
Субнивальный пояс Кавказа (Эльбрус, 3500 м)	53—90
Альпийские луга (Памир)	68—78
Субальпийские луга (Кавказ)	61—82
Ксерофильная дубрава, деревья и кустарники (Молдавия)	55—75
Австралийские сухие леса («керри»), деревья и кустарники	42—63
Лесостепные дубравы:	
древесные породы	70—85
ранневесенние эфемероиды	78—91
летневегетирующие травы	75—84
Еловые леса, травяной покров	70—90
Заросли высокотравья (Камчатка)	71—94
Лесотундра, кустарнички	57—66
Болото, кустарнички и травы (восточноевропейская лесотундра)	59—70
Растения приморских побережий и дюн:	
суккулентные галофиты	77—89
галохсерофиты и мезофиты	65—75

Здесь, правда, нет прямой связи с водообеспеченностью местобитания, поскольку оводненность растения очень сильно зависит от его анатомо-морфологических особенностей (прежде всего от количества механических, проводящих, покровных тканей). Но поскольку эти особенности, как будет показано ниже, в значительной степени определяются условиями увлажнения, в целом можно отметить довольно четкое соответствие содержания воды в тканях растения условиям водного питания.

Содержание воды в тканях растений непостоянно. Наиболее резко оно колеблется у пойкилогидридных растений (рис. 92, А). В условиях устойчивого водоснабжения растений оно более или менее стабильно (рис. 92, Б), а при недостатке влаги снижается в дневные часы, в период наибольшей транспирации. В связи с этим суточный ход содержания воды в листьях часто противоположен динамике температуры и освещенности (рис. 92, В). В сезонном ходе содержания воды обычно отмечается падение его к концу вегетации, которое может быть связано как с ухудшением условий водоснабжения, так и с возрастными изменениями листьев (старением).

Вода в растении содержится в двух формах: свободной и коллоидно-связанной. Соотношение этих двух форм, определяемых раздельно, дает известное представление о напряженности водного режима растения: обычно доля связанной воды велика у растений, испытывающих по тем или иным причинам затруднение в пополнении расходов воды, что может рассматриваться как своего рода защитная реакция растения против излишней транспирации (напомним, что испаряется в основном свободная вода). Одна-

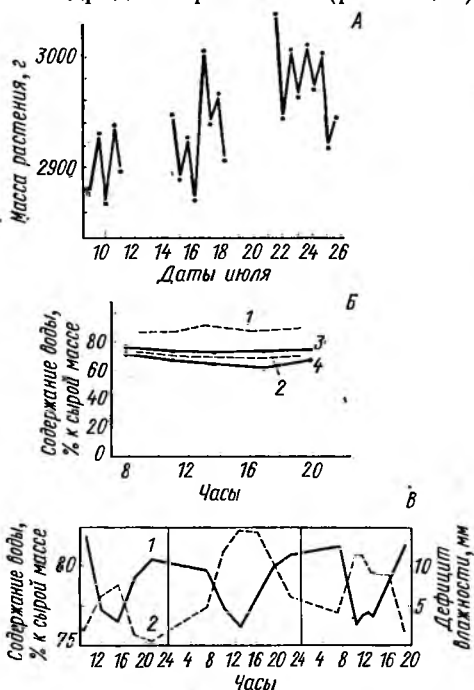


Рис. 92. Изменение содержания воды в листьях растений. А — *Tillandsia straminea* в прибрежной пустыне Перу (по Вальтеру Г., 1968): верхние точки — сырая масса растения в 9 ч утра, после выпадения росы, нижние точки — масса в 17 ч; Б — травянистые растения дубового леса (по Горышиной Т. К. и др., 1963):

1 — копытень — *Asarum europaeum*, 2 — ооска волосистая — *Carex pilosa*; луговые травы (по Алексеенко Л. Н., 1976): 3 — клевер — *Trifolium medium*, 4 — тимфеевка — *Phleum pratense*;

В — изменение содержания воды в течение трех суток у *Zygophyllum fabago* в окрестностях Тбилиси (по Максимова Н. А., 1916): 1 — содержание воды, 2 — дефицит насыщения воздуха влагой

ко к этому показателю следует подходить с большой осторожностью, поскольку граница между двумя формами воды достаточно условна (зависит от метода определения) и между ними возможны взаимные переходы.

Водный дефицит. Случаи полного насыщения растений водой в природных наземных местообитаниях довольно редки. Обычно

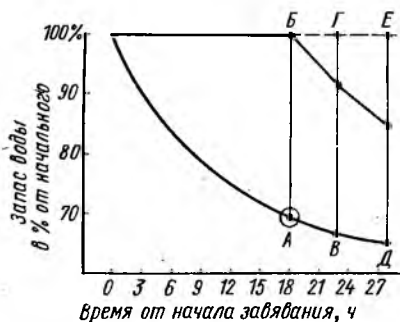


Рис. 93. Экспериментальное определение сублетального водного дефицита растений. Отделенные от растения листья или ветви постепенно теряют воду (нижняя кривая), что регистрируется путем периодического определения содержания воды. Через определенные промежутки времени пробы листьев из общего образца ставят во влажную камеру черешками в воду. В результате на первых этапах завядания листья восстанавливают тургор, и содержание воды достигает начального (верхняя кривая). При более длительном завядании, когда влажность листьев падает ниже критической (точка А), потеря воды при насыщении уже не восстанавливается, и завядание становится необратимым. Отрезок АБ — величина сублетального водного дефицита. Большие величины (ВГ, ДЕ и т. д.) уже летальны

днем в результате расходов на транспирацию растения несколько недонасыщены водой. Величина этого недонасыщения называется водным дефицитом. Он определяется, как разность между наибольшим содержанием воды в растении в состоянии насыщения (ранним утром или при искусственном донасыщении срезанных листьев во влажной камере) и реальным содержанием воды в растении в момент определения. Водный дефицит в природных условиях (называемый еще реальным водным дефицитом) — величина изменчивая, зависящая от конкретных условий водоснабжения или погоды в тот или иной период, она хорошо отражает динамику условий увлажнения и отчасти соотношение между расходом и поступлением воды в растения. Так, в жаркие и сухие периоды реальный водный дефицит растений сильно возрастает, а после продолжительных дождей или обильных рос падает до нуля.

Для характеристики выносливости растений к потере воды более употребителен другой показатель — сублетальный вод-

ный дефицит (рис. 93), выражающий ту предельную величину потери воды, при которой растение еще сохраняет жизнеспособность и возможность восстановления нормальной оводненности тканей. Величина сублетального водного дефицита определяется в искусственных условиях, в процессе завядания растения (или листьев). Тем не менее она служит весьма выразительной экологической характеристикой водного режима растений (табл. 11). Эта величина достаточно постоянна и не зависит от кратковременных изменений водоснабжения.

Таблица 11. Примеры водного дефицита в листьях растений различных местообитаний (по данным разных авторов)

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	11—13	—
кустарнички и травы	3—10	—
Еловый лес, кустарнички и травы	0,1—12	14—55
Вечнозеленые леса: Средиземноморье	12—55	—
Юж. Чили	—	42—78
Луга: Воронежская обл.	14—20	—
Заросли крупнотравья: Камчатка	от 5—8 до 20—47	—
Лесостепная дубрава: ранневесенние эфемероиды	1,5—13	26—41
летневегетирующие травы	3—40	40—68
Субальпийские луга: Зап. Кавказ	0,3—15	—
Субнивный пояс (2500—3000 м):		
Центр. Кавказ	25—32	—
Сухие степи	2—25	35—80
Пустыни Средней Азии	от 3 до 25—30	46—53
Пустыни Сев. Африки	46—70	—

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ НАЗЕМНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ОТНОШЕНИЮ К ВОДЕ

Соответственно способу регулирования водного режима все наземные растения делятся на две основные группы.

Пойкилогидридные растения — это виды, не способные активно регулировать свой водный режим. У них нет каких-либо особенностей анатомического строения, способствующих защите от испарения (у большинства отсутствуют устьица). Они отдают или поглощают воду как физическое тело, и транспирация у них равна простому испарению. Содержание воды в клетках находится в равновесии с давлением паров в окружающем воздухе (т. е. определяется его влажностью) и зависит от его колебаний. К пойкилогидридным растениям относятся наземные водоросли, грибы, лишайники, некоторые мхи, а также некоторые высшие споровые растения — тонколистные папоротники тропических лесов; немногочисленную группу составляют цветковые растения, имеющие устьица, — отдельные представители семейства геснериевых, обитающие в расщелинах скал на Балканах и в Южной Африке, а также среднеазиатская пустынная осока — *Carex physodes*. Считают, что у них пойкилогидридность — вновь приобретенный признак.

Листья этих видов способны высыхать почти до воздушно-сухого состояния, но после смачивания вновь «оживают» и зеленеют.

Гомеогидридные растения составляют огромное боль-

шинство высших сосудистых растений. Они способны в определенных пределах регулировать потерю воды путем закрывания устьиц и складывания листьев. В их клеточных оболочках откладываются водонепроницаемые вещества (суберин, кутин), поверхность листьев покрыта кутикулой и т. д. Благодаря этому у гомеогидридных растений поддерживается на довольно постоянном уровне содержание воды в клетках и давление водяных паров в межклетниках. Транспирация по величине, дневной и сезонной динамике значительно отличается от свободного испарения смоченного физического тела. Именно эта группа растений составляет основную массу растительного покрова Земли (иначе вместо зеленеющих лесов и лугов даже в умеренных широтах мы наблюдали бы свежую зелень только после дождей).

По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения и выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основных экологических типа: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты.

Гигрофиты. Это растения избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы. При довольно большом разнообразии местообитаний, особенностей водного режима и анатомо-морфологических черт всех гигрофитов объединяет отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность выносить даже незначительную ее потерю. Ярко выраженные гигрофиты — травянистые растения и эпифиты влажных тропических лесов, не выносящие сколько-нибудь заметного понижения влажности воздуха. (Недаром в оранжереях многие виды приходится культивировать только под стеклом или в специальных влажных боксах.) Даже в разгар сезона дождей мелкие эпифитные папоротники на стволах деревьев теряют тургор и засыхают, если на них в течение 2—3 ч падают солнечные лучи. В эксперименте папоротники из семейства *Nymphaeaceae* погибали уже при снижении относительной влажности воздуха до 90%.

Весьма гигрофильны плесневые грибы из родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Уже при влажности воздуха 95—96% рост их резко замедляется, а при 85% почти останавливается. Много гигрофильных видов среди шляпочных грибов, мхов, в том числе живущих в тропических лесах или близ источников (хороший пример представляют виды, поселившиеся на стенках фонтанов под струями каскадов в Новом Петергофе).

Черты гигрофитов (хотя и не столь выраженные) имеют травянистые растения темнохвойных лесов (*Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Circaea alpina* и др.). К гигрофитам можно отнести и виды, растущие на открытых и хорошо освещенных местообитаниях, но в условиях избытка почвенной влаги — близ водоемов, в дельтах рек, в местах выхода грунтовых вод и т. д. В отличие от лесных гигрофитов А. П. Шенников называет их «световыми гигрофитами». В наших широтах примером могут служить прибрежные виды: калужница — *Caltha palustris*, плакун-трава — *Lythrum salicaria*, а в странах жаркого климата — папирус, болотные пальмы.

Из культурных растений к таким «световым гигрофитам» относится рис, культивируемый, как известно, на полях, залитых водой.

Характерны структурные черты гигрофитов — тонкие нежные листовые пластинки с небольшим числом устьиц, не имеющие толстой кутикулы, рыхлое сложение тканей листа с крупными межклетниками, слабое развитие водопроводящей системы, тонкие слаборазветвленные корни. Способность гигрофитов к регуляции водного режима ограничена: устьица большей частью широко открыты, так что транспирация мало отличается от физического испарения. Благодаря беспрепятственному притоку воды и отсутствию защитных приспособлений интенсивность транспирации очень высока: у световых гигрофитов (с. 120) в дневное время листья могут терять за час количество воды, в 4—5 раз превышающее массу листа. Высокая оводненность тканей гигрофитов поддерживается в основном за счет постоянного притока влаги из окружающей среды. Поэтому из группы гомеогидридных растений гигрофиты можно считать наиболее близкими к пойкилогидридным.

Другие характерные физиологические черты гигрофитов, обусловленные легкой доступностью влаги, — низкое осмотическое давление клеточного сока (см. рис. 87), незначительная водоудерживающая способность, приводящая к быстрой потере запасов воды (см. рис. 91) (хорошо известно, как быстро вянут в руках цветы, собранные по берегам водоемов). Особенно показательны для гигрофитов небольшие величины сублетального водного дефицита (см. табл. 11): так, для кислицы и майника потеря 15—20% запаса воды уже необратима и ведет к гибели.

В некоторых случаях у растений сильно увлажненных местообитаний возникает необходимость удаления избытка влаги. Обычно это бывает, когда почва хорошо прогрета и корни активно всасывают воду, а транспирация отсутствует (например, утром или при тумане, когда влажность воздуха 100%). Избыточная влага удаляется путем гуттации (рис. 94, 95) — выделения воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю (или на острье) листа. К гуттации способны не только гигрофиты, но и многие мезофиты: так, в украинских степях гуттация обнаружена более



Рис. 94. Типы гуттации у разных растений (по Гродзинскому А. М., 1965):

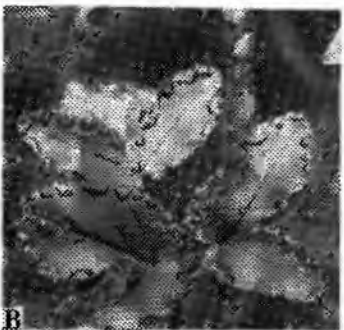
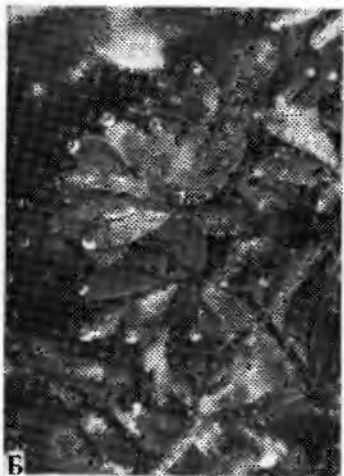
1 — у злаков, 2 — у земляники, 3 — у тюльпана, 4 — у молочая, 5 — у белле-
валии сарматской, 6 — у клевера

чем у половины всех видов (многие луговые травы гуттируют столь сильно, что увлажняют поверхность почвы). По словам А. Фрей-Вислинга (1949), при более точном наблюдении можно установить, что большая часть «росы», увлажняющей по утрам наши луга, не падает с неба, а выделяется самими луговыми травами.

Избыточное увлажнение почвы может сказываться на растениях и отрицательно, поскольку затрудняет аэрацию, а следовательно, дыхание и всасывающую деятельность корней. Борьба растений с избыточной влагой — это прежде всего борьба за доступ воздуха. У многих травянистых видов избыточно увлажненных местообитаний (прибрежных, болотных) хорошо развита система воздушных полостей в листьях и стеблях, а также специальная воздухоносная ткань — аэренхима (рис 96). Благодаря этому создается непрерывный путь от надземных частей к корням, по которому подземные части растений снабжаются воздухом. Так, экспериментально показано передвижение кислорода вниз по стеблям прибрежных трав (манника — *Glyceria aquatica*, камыша — *Scirpus sylvaticus* и др.), у которых стебель представляет собой полую трубку с тонкими стенками.

Влияние избытка влаги в почве испытывают и леса: на севере и северо-западе европейской части СССР заболоченные леса и насаждения с постоянным или временным (весной и осенью) избытком влаги занимают около 60% всех лесных площадей. В таких местообитаниях на древесные породы угнетающе действует недостаток или

Рис. 95. Утренняя гуттация у растений дубового леса. А — гусиный лук — *Gagea minima*; Б — хохлатка — *Corydalis halleri* (фото Самойлова Ю. И.); В — сныть — *Aegopodium podagraria*



полное отсутствие в воде свободного кислорода, а также появление в ней ряда недоокисленных соединений, накопление токсических веществ— CO_2 , H_2S и др., что приводит к снижению поглощения корнями влаги и минеральных веществ из почвенного раствора, затруднению аэробного дыхания корней, сокращению фотосинтеза и другим нарушениям.

Ксерофиты. Это растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги — почвенную и атмосфер-

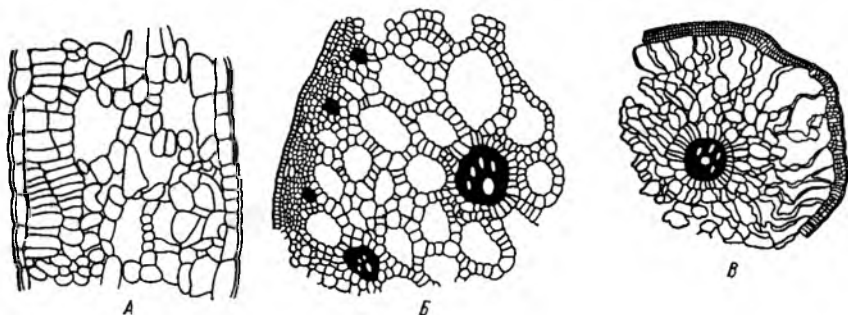


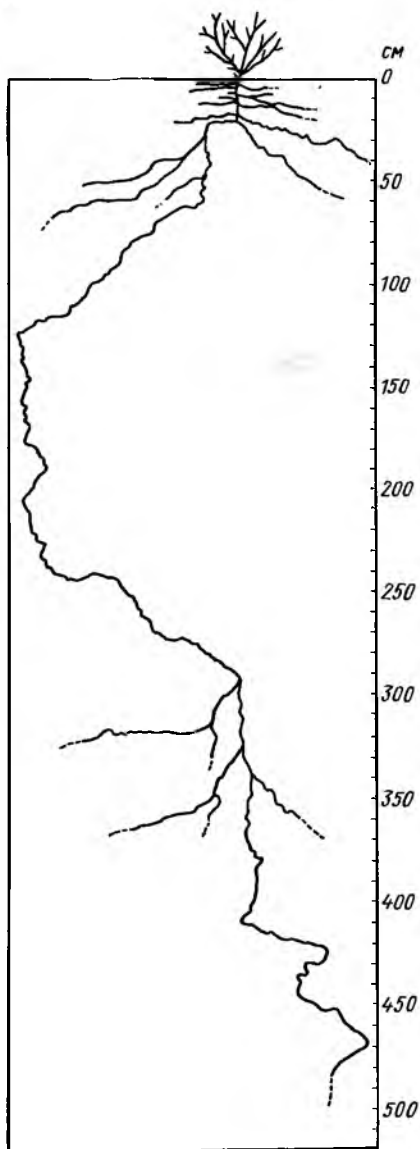
Рис. 96. Рыхлые ткани с системой межклетников на поперечных срезах прибрежного растения *Alisma plantago-aquatica* (по Василевской В. К., из Шенникова А. П., 1950). А — лист; Б — стебель; В — корень

ную засуху. Они распространены, обильны и разнообразны в областях с жарким и сухим климатом. К этой группе принадлежат виды пустынь, сухих степей, саванн, колючих редколесий, сухих субтропиков и т. д. В более гумидных районах ксерофиты участвуют в растительном покрове лишь в наиболее прогреваемых и наименее увлажненных местообитаниях (например, на склонах южной экспозиции, на скалах и т. д.).

Неблагоприятный водный режим растений в сухих местообитаниях обусловлен, во-первых, ограниченным поступлением воды при ее недостатке в почве и, во-вторых, увеличением расхода влаги на транспирацию при большой сухости воздуха и высоких температурах. Следовательно, для преодоления недостатка влаги возможны разные пути: увеличение ее поглощения и сокращение расхода, кроме того, способность переносить большие потери воды. Все это используется ксерофитами при адаптации к сухости, но у разных растений в неодинаковой степени, в связи с чем некоторые авторы различают два основных способа преодоления ксерофитами засухи: возможность противостоять иссушению тканей, или активное регулирование водного баланса, и способность выносить сильное иссушение.

Большое значение для ксерофитов имеют разнообразные структурные приспособления к условиям недостатка влаги.

Корневые системы обычно сильно развиты (рис. 97), что помогает растениям увеличить поглощение почвенной влаги. По общей массе корневые системы ксерофитов нередко превышают надземные части, иногда весьма значительно. Так, у многих травянистых



и кустарниковых видов среднеазиатских пустынь подземная масса больше надземной в 9—10 раз, а у ксерофитов памирских высокогорных холодных пустынь — в 300—400 раз. Корневые системы ксерофитов часто бывают экстенсивного типа (рис. 98, А), т. е. растения имеют длинные корни, распространяющиеся в большом объеме почвы, но сравнительно мало разветвленные. Проникновение таких корней на большую глубину позволяет ксерофитам (например, многим пустынным кустарникам) использовать влагу глубоких почвенных горизонтов, а в отдельных случаях — и грунтовых вод. Встречаются и широкораскинутые поверхностные корневые системы, приспособленные к поглощению скудных атмосферных осадков, смачивающих лишь верхние горизонты почвы.

У других видов (например, степных злаков) корневые системы интенсивного типа (рис. 98, Б): они охватывают относительно небольшой объем почвы, но благодаря очень густому ветвлению максимально используют почвенную влагу. Корни ряда ксерофильных видов имеют специальные приспособления для запасаания влаги («корневые шишки» у степной таволги — *Filipendula hexapetala*, получившей из-за этого название «земляные орешки»; утолщенные и деформированные корни пустынных кустарников из рода *Calligonum*).

Надземные органы ксерофитов также отличаются своеобразными (так называемыми ксеро-

Рис. 97. Корневая система пустынно-го кустарника *Pituranthos tortuosus* (по Вальтеру Г., 1968)

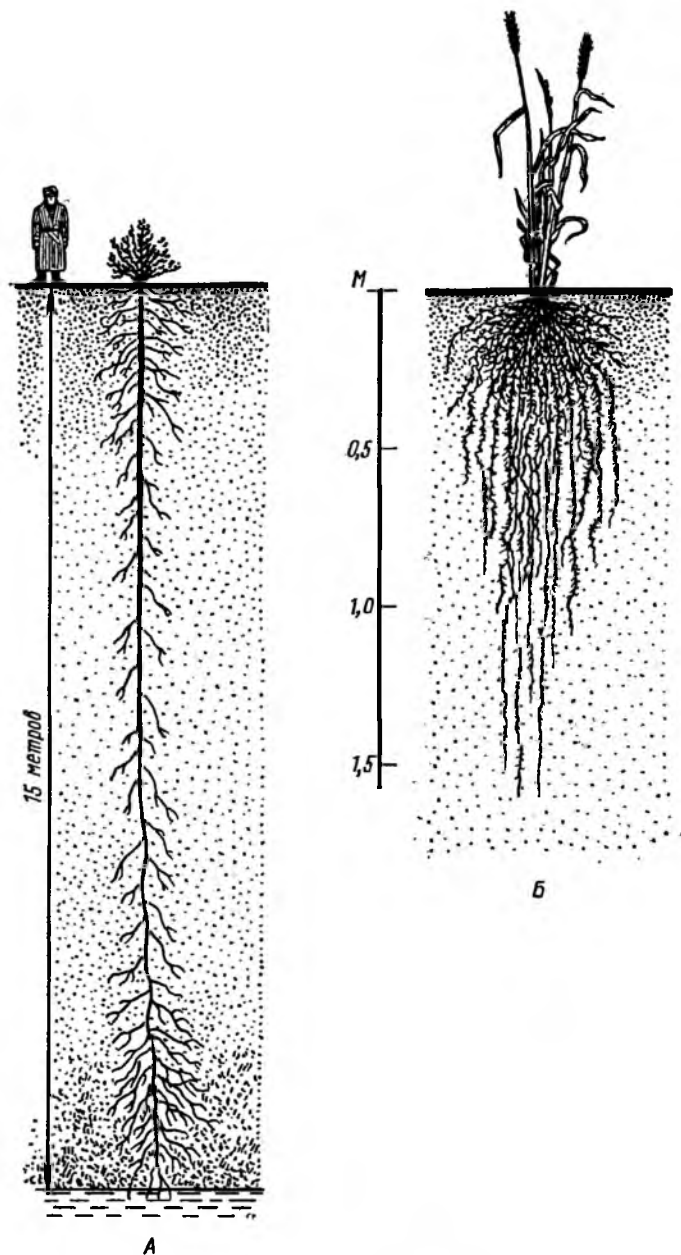


Рис. 98. Различные типы корневых систем. А — экстенсивный (верблюжья колючка *Alhagi camelorum*); Б — интенсивный (пшеница)

морфными) чертами, которые носят отпечаток трудных условий водоснабжения. У них сильно развита водопроводящая система, что хорошо заметно по густоте сети жилок в листьях (рис. 99), под-

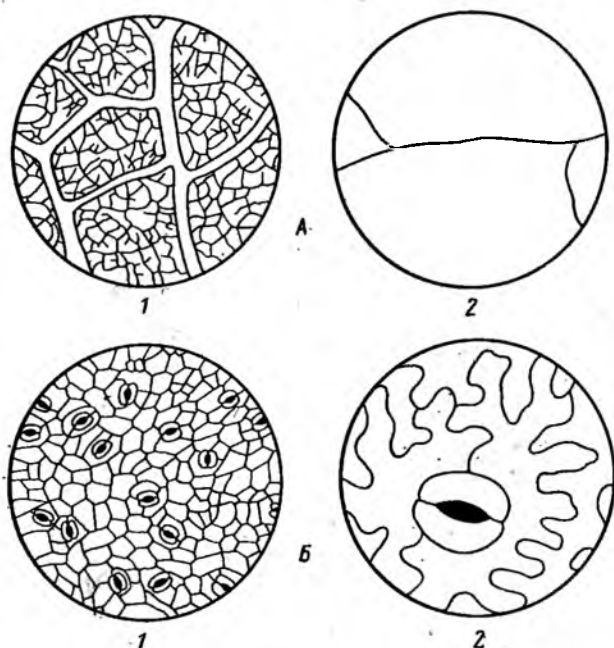


Рис. 99. Различия жилкования (А), размеров и числа устьиц (Б) у ксерофитов и мезофитов (по Келлер Э. Ф., из Шеиникова А. П., 1950);

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

водящих воду к тканям. Эта черта облегчает ксерофитам пополнение запасов влаги, расходуемой на транспирацию.

Ниже показана густота жилкования в листьях растений различных местообитаний (по данным разных авторов):

Вид	Длина жилок, мм/см ²
Бук, световые листья	1220
теневые листья	880
Дуб, световые листья	790
теневые листья	590
Бересклет — <i>Euonymus verrucosa</i>	320
Ранневесенние эфемероиды дубовых лесов:	
<i>Corydalis halleri</i>	440
<i>Anemone ranunculoides</i>	340
Летневегетирующие травы дубовых лесов:	
<i>Asperula odorata</i>	240

<i>Polygonatum multiflorum</i>	250
уидровые кустарнички:	
<i>Betula nana</i>	690
<i>Dryas punctata</i>	220
<i>Salix polaris</i>	180
Пустынный кустарник — <i>Rosa persica</i>	3130

Разнообразные структурные приспособления защитного характера, направленные на уменьшение расхода воды, в основном сводятся к следующему:

1. Общее сокращение транспирирующей поверхности. Многие ксерофиты имеют мелкие, узкие, сильно редуцированные листовые пластинки. Это особенно наглядно при сравнении облика родственных видов из сухих и влажных местообитаний: достаточно вспомнить, например, мелкие рассеченные листья степной таволги — *Filipendula hexapetala* и крупные листовые пластинки лабазника — *F. ulmaria*, обитающего на сырых лугах и опушках; узкие проволоковидные листья степного типчака — *Festuca sulcata* и листья луговой овсяницы — *Festuca pratensis* и т. д. В особо засушливых пустынных местообитаниях листья некоторых древесных и кустарниковых пород редуцированы до едва заметных чешуек (рис. 100). У таких афилльных (безлистных) видов фотосинтез осуществляют зеленые ветви (например, саксаулы — *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum* и др., кустарниковые солянки из рода *Salsola*, кандым — *Caligonum*, хвойник — *Ephedra* и т. д.). По данным Г. Вальтера, в аридных областях в результате сильного сокращения общей испаряющей массы растительного покрова на единицу количества выпадающих осадков приходится примерно столько же транспирирующей поверхности, сколько в гумидных областях, и в целом расходы воды на единицу листовой площади довольно близки.

2. Уменьшение листовой поверхности в наиболее жаркие и сухие периоды вегетационного сезона (рис. 101). Для многих кустарников среднеазиатских, североафриканских и других пустынь, а также для некоторых видов сухих субтропиков Средиземноморья характерен сезонный диморфизм листьев: ранней весной при еще благоприятном водном режиме образуются относительно крупные листья, которые летом, при наступлении жары и сухости, сменяются мелкими листьями более ксероморфного строения с меньшей интенсивностью транспирации. У деревьев в тропических областях с ярко выраженным сухим периодом распространен летний листопад.

3. Защита листьев от больших потерь влаги на транспирацию. Она достигается благодаря развитию мощных покровных тканей — толстостенного, иногда многослойного эпидермиса, часто несущего различные выросты и волоски, которые образуют густое «войлочное» опушение поверхности листа. Сильно опушенные листья имеют степные ксерофиты: коровяк, или «медвежье ухо» — *Verbascum thapsus*, вероника — *Veronica incana*, котовик — *Nepeta cataria*, многие полыни, шалфеи и др. У других видов поверхность покрыта водонепроницаемым слоем толстой кутикулы или воскового налета. Развитие защитных покровов на листьях — причина того, что степ-



Рис. 100. Афилльный ксерофит — *Ephedra strobilacea* (пустыня Каракумы)

ной травостой имеет тусклые, седоватые оттенки, резко отличающиеся от яркой зелени лугов.

Устьица у ксерофитов обычно защищены от чрезмерной потери влаги, например расположены в специальных углублениях в ткани листа («погруженные устьица»), иногда снабженных волосками и прочими дополнительными защитными устройствами. У ковылей и других степных злаков существует интересный механизм защиты устьиц в самые жаркие и сухие часы дня: при больших потерях воды крупные тонкостенные водоносные клетки эпидермиса теряют тургор, и лист свертывается в трубку (рис 102, 103); так устьица оказываются изолированными от окружающего сухого воздуха внутри замкнутой полости, где благодаря транспирации создается

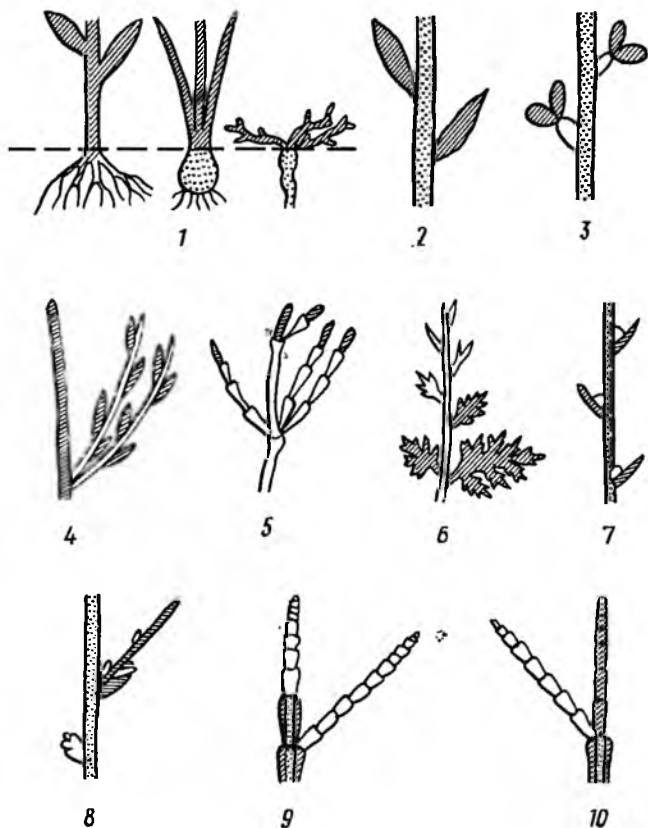


Рис. 101. Морфологические типы растений засушливых областей (по Вальтеру Г., 1968):

1 — эфемеронды, 2 — *Lycium*, 3 — *Zygophyllum*, 4 — *Retama*, 5 — *Ephedra*, 6 — *Artemisia*, 7 — *Reaumuria*, 8 — *Noaea*, 9 — *Anabasis*, 10 — *Haloxylon persicum*. Штриховка — ассимилирующие части, отмирающие при недостатке влаги; белый цвет — части, сохраняющиеся при засухе; точки — неассимилирующие части

повышенная влажность. Во влажную погоду клетки эпидермиса восстанавливают тургор, и листовая пластинка вновь разворачивается.

4. Усиленное развитие механической ткани (которое некоторые авторы рассматривают как приспособление, предупреждающее обвисание листовых пластинок при больших потерях воды).

Клетки тканей листьев у ксерофитов отличаются мелкими размерами и весьма плотной упаковкой, т. е. малым развитием меж-

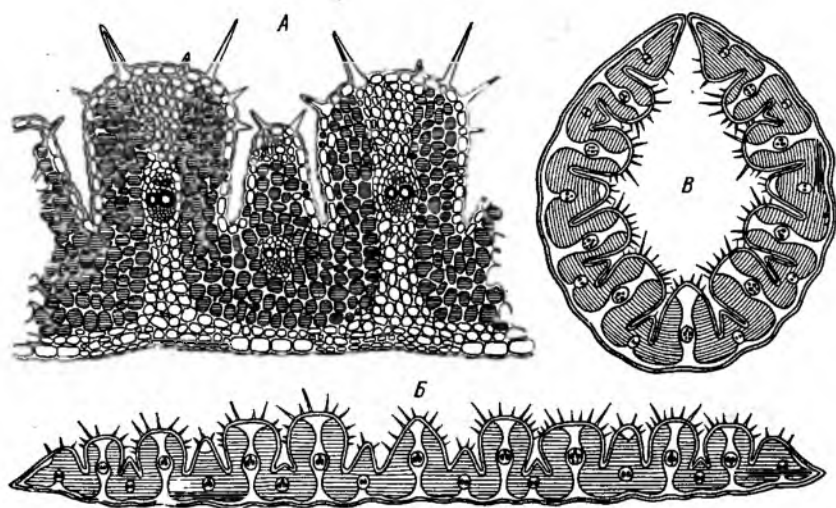


Рис. 102. Поперечный срез листа ковыля-волосатика — *Stipa capillata* (по Кернеру А., 1896). А — участок среза при большом увеличении; В — во влажную погоду (пластинка листа развернута); В — при засухе (лист свернут)

клетников, благодаря чему сильно сокращается внутренняя испаряющая поверхность листа. Поскольку ксерофиты обычно обитают на открытых, хорошо освещенных местообитаниях, многие черты ксероморфной структуры листа — это одновременно и черты световой структуры. Так, у многих видов листья имеют мощную, иногда многорядную палисадную паренхиму, часто расположенную с обеих сторон (изопалисадные листья) (рис. 104). Формирование некоторых черт ксероморфной структуры (в частности, мелких размеров клеток) — прямое следствие недостатка воды, тормозящего растяжение клеток в растущем листе.

Ксерофиты с наиболее ярко выраженными ксероморфными чертами строения листьев, перечисленными выше, имеют своеобразный внешний облик, за что получили название склерофитов. Облик типичного склерофита легко представить на примере чертополоха — *Carduus crispus*, степных и пустынных полыней, ковылей, саксаулов.

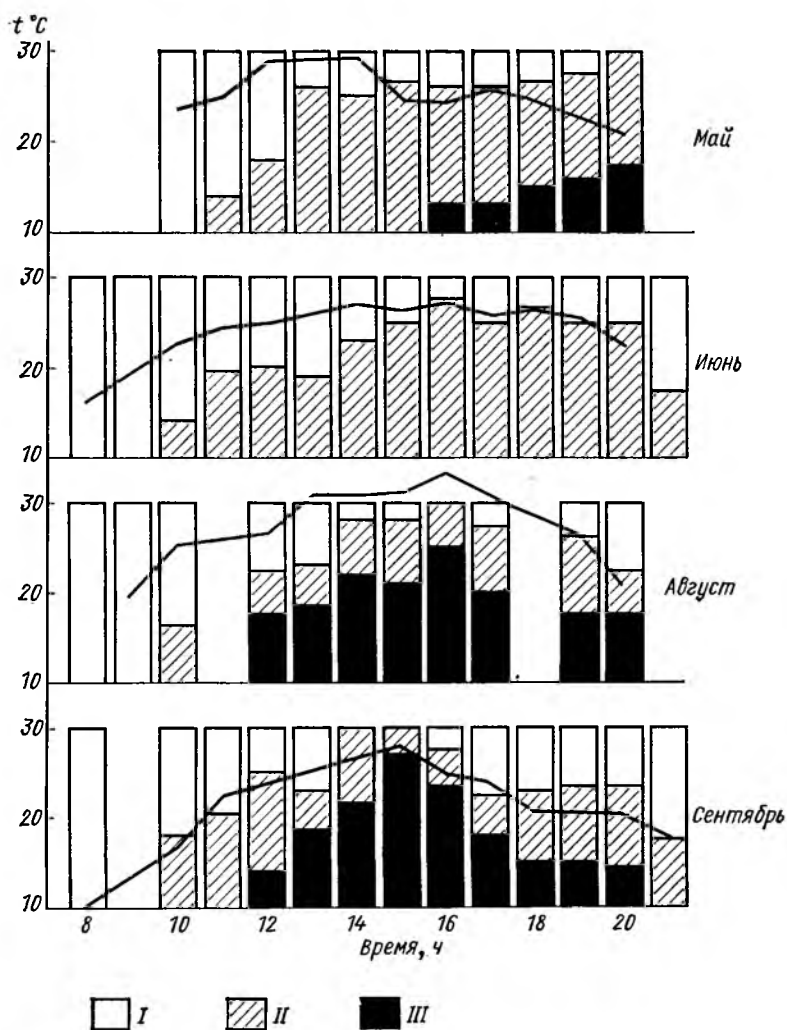


Рис. 103. Дневные ритмы свертывания листовых пластинок ковыля — *Stipa rubens* в казахстанских степях (по Свешниковой В. М. и Бобровской Н. И., 1973). Пластинки: I — полностью раскрыты, II — полусвернуты, III — свернуты. Кривая — дневной ход температуры воздуха

Разнообразны физиологические адаптации ксерофитов, помогающие им успешно выдерживать недостаток влаги.

У ксерофитов обычно повышено осмотическое давление клеточного сока, позволяющее всасывать воду даже при больших водотнимающих силах почвы, т. е. использовать не только легкодоступную, но и труднодоступную почвенную влагу. Оно измеряется

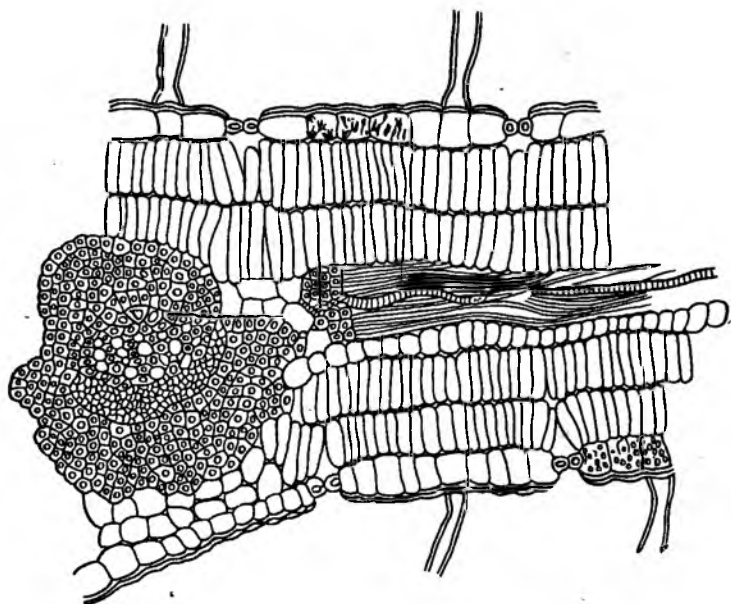


Рис. 104. Поперечный срез листа пустынной древесной породы — песчаной акации — *Ammodendron conollyi* (по Шенникову А. П., 1950)

тысячами килопаскалей, а у некоторых пустынных кустарников зарегистрированы цифры, достигающие 10 000—30 000 кПа.

С давних пор пристальное внимание привлекала проблема расхода воды ксерофитами на транспирацию. Казалось бы, многочисленные анатомические приспособления, достаточно надежно защищающие надземные части ксерофитов от сильного испарения, должны способствовать значительному снижению транспирации. Такая точка зрения была высказана австрийским экологом А. Ф. Шимпером в начале нынешнего века, когда еще не существовало методов определения транспирации в естественных условиях. Однако в последние десятилетия, когда было накоплено много данных о водном обмене растений в природных местообитаниях, выяснилось, что в действительности это не так. При достаточном водоснабжении большинство ксерофитов имеет довольно высокую транспирацию¹

¹ Заметим, что при обычных способах расчета потерь воды на транспирацию (на 1 г массы листа) не учитывают, что в навесках листьев ксерофитов доля поч-

(с. 113), но при наступлении засушливых условий (в жаркие и сухие полуденные часы, в периоды длительных летних засух) они сильно сокращают ее. При этом играет роль и закрывание устьиц, и сильное обезвоживание листа при начинающемся подвядании. Поэтому дневные и сезонные кривые транспирации имеют столь асимметричный ход (см. рис. 88, 89). Что касается анатомо-морфологических защитных приспособлений, то они, несомненно, имеют определенное значение (ясно, что без них потеря воды была бы еще выше и незащищенные растения быстро бы высохли), но основную роль в засухоустойчивости ксерофитов в настоящее время отводят физиологическим механизмам.

К числу этих механизмов принадлежит высокая водоудерживающая способность тканей и клеток, обусловленная рядом физиологических и биохимических особенностей (содержание «защитных веществ», высокая вязкость и эластичность цитоплазмы, большая доля связанной воды в общем водном запасе и т. д.). Более медленная потеря воды листьями ксерофитов при завядании по сравнению с листьями мезофитов и гигрофитов хорошо иллюстрируется рис. 91.

Большое значение для выживания ксерофитов при резком недостатке воды имеет их способность переносить глубокое обезвоживание тканей без потери жизнеспособности и возможности восстановления нормального содержания воды в растении при возобновлении благоприятных условий. В опытах были неоднократно установлены большие величины водного дефицита, которые могут вынести ксерофиты сухих степей и пустынь. Как видно из табл. 11, сублетальный водный дефицит составляет у разных видов от 35 до 75—80%. Иными словами, ксерофиты способны потерять до 3/4 всего водного запаса и тем не менее остаться живыми (причем состояние глубокого обезвоживания может продолжаться много дней и недель). Ярким примером в этом отношении служат пустынные растения (например, *Carex physodes*), которые летом высыхают до состояния, близкого к воздушно-сухому, и впадают в анабиоз, но после дождей возобновляют рост и развитие.

По данным Н. М. Сисакяна (1950), одной из биохимических основ засухоустойчивости растений можно считать сохранение активности ферментов при глубоком обезвоживании, благодаря чему у растений и в такой ситуации процессы синтеза преобладают над процессами распада. Не последняя роль принадлежит и прочной структуре белков, которая не разрушается даже при большой потере воды клетками.

Еще одна система адаптаций, обеспечивающая выживание ксерофитов в аридных условиях, — выработка сезонных ритмов, дающих возможность растениям использовать для вегетации наиболее благоприятные периоды года и резко сократить жизнедеятельность

та не испаряющих — механических и проводящих — тканей гораздо больше, чем в листьях мезофитов и тем более гигрофитов; следовательно, обычно для ксерофитов получают несколько заниженные цифры транспирации.

(вплоть до впадения в состояние покоя или анабиоза) во время засухи. Так, в областях средиземноморского климата с резко выраженным летним сухим периодом (см. рис. 84, В) многие ксерофильные виды (кустарники и травы) имеют «двухтактный» ритм сезонного развития: весенняя вегетация сменяется летним покоем, во время которого растения сбрасывают листву и резко снижают интенсивность физиологических процессов; в период осенних дождей вегетация возобновляется, и затем уже следует зимний покой. Сходное явление наблюдается и у растений сухих степей в середине и конце лета: потеря части листовой поверхности (выгорание и высыхание), приостановка развития, сильное обезвоживание тканей и т. д. Такое состояние, получившее название полупокоя, длится вплоть до осенних дождей, после которых у степных ксерофитов начинают отрастать листья (хотя и не в таком количестве, как весной). В южной части лесостепной зоны, где летние засухи довольно часты и продолжительны, не только у степных растений, но даже у лесных травянистых видов под пологом дубрав наблюдается подобное смещение наиболее активного периода жизнедеятельности на обеспеченную влагой весну.

Летом растения, хотя и не теряют листву, но тоже находятся в состоянии, напоминающем полупокой: в периоды засух теряют тургор и подвывают.

В зависимости от структурных черт и способов регулирования водного режима различают несколько разновидностей ксерофитов (по Генкелю П. А.).

Эуксерофиты опушены, имеют сравнительно неглубокую интенсивную корневую систему и другие ксероморфные черты. В засуху сильно сокращают транспирацию, хорошо выносят глубокое обезвоживание и перегрев. Примеры — полыни, афилльные пустынные кустарники и др.

Гемиксерофиты имеют глубокие корни, нередко достигающие грунтовых вод, транспирация интенсивная, но благодаря бесперебойному снабжению водой потери быстро пополняются. Длительного обезвоживания не выносят, жаростойки (хотя и включают отдельные нежаростойкие виды). Примеры — верблюжья колючка, виды шалфеев и др.

Пойкилоксерофиты — засухоустойчивые растения (в основном споровые), по типу регуляции водного обмена пойкилогидридные. Переносят засуху (впадая в анабиоз при высушивании) и очень глубокое обезвоживание. Из грибов очень засухоустойчивы пекарские дрожжи, клетки которых в высушенном состоянии способны жить 4—5 месяцев. Весьма ксерофильны грибы, обитающие на деревьях (роды *Polyporus*, *Xylaria* и др.); они довольствуются влажностью субстрата всего 17—20% (для нормального развития более влаголюбивых шляпочных грибов необходима влажность почвы 25—40%). Хорошо известна способность лишайников высыхать на длительное время и вновь оживать после увлажнения, причем содержание воды во время анабиоза у них может падать до 7—9 и даже 2—3%. Очень устойчивы к сухости водоросли, обитаю-

щие на деревьях, скалах, крышах (даже на дорожных знаках, окрашенных масляной краской).

Немало пойкилоксерофитов и среди высших споровых растений: ксерофильные папоротники, обитающие на скалах (костенец по-стенный — *Asplenium ruta muraria* и др.), степные мхи (*Tortula ruralis*). Путем увлажнения удастся «оживить» даже экземпляры мхов, пролежавшие более двух лет в гербарии.

К группе ксерофитов относят и суккуленты; однако строение и физиологические адаптации этих растений к засухе столь своеобразны, что их необходимо рассмотреть отдельно.

Суккуленты. Это растения с сочными мясистыми листьями или стеблями, содержащими сильно развитую водоносную ткань. Различают листовые суккуленты (агавы, алоэ, виды из семейства *Crassulaceae*) и стеблевые, у которых листья редуцированы, а надземные части представлены мясистыми стеблями (кактусы, некоторые молочаи и др.). Фотосинтез у стеблевых суккулентов осуществляется периферическим

слоем паренхимы стебля, содержащим хлорофилл. Суккуленты распространены главным образом в аридных областях: пустынях Центральной Америки, Южной Африки, по берегам Средиземного моря. Во флоре умеренных широт суккулентов очень мало — это мелкие растения из родов *Sedum* и *Sempervivum*.

Корневые системы слабые, поверхностные (рис. 105) и, по-видимому, используют не только влагу редко выпадающих дождей, но и росу (поверхностную и внутрипочвенную). Часто корни весьма динамичны во времени: они отмирают в засуху, но после дождей быстро (в течение 2—4 дней) отрастают новые, а в очередной засушливый период опять засыхают.

Основной способ преодоления засушливых условий у суккулентов — накопление больших запасов воды в тканях (например, у крупных экземпляров кактусов из рода *Carnegiea* — до 2—3 тыс. л) и крайне экономное ее расходование. Оводненность тканей суккулентов очень высока (до 95—98%). Значительную часть водного запаса составляет связанная вода.

В условиях жаркого и сухого климата весь водный запас мог бы быть быстро растрочен, но растения имеют защитные приспособления, направленные к сокращению транспирации. Одно из них — своеобразная форма надземных частей суккулентов, демонстрирующая «использование» адаптивной эволюцией законов геометрии. Известно, что из всех геометрических тел наименьшее от-

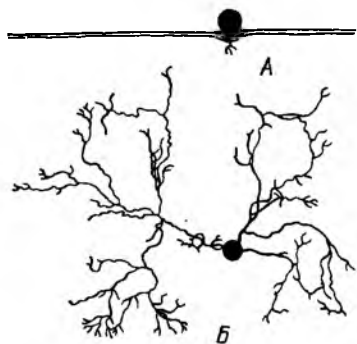


Рис. 105. Корневая система кактуса — *Ferocactus wislizenii* (по Walter H., 1960). А — вид сбоку (корни на глубине около 2 см); Б — вид сверху

ношение поверхности к объему у шара; следовательно, утолщение листьев и стеблей и приближение их к шарообразной форме (а для удлинённых — к цилиндрической) — это способ сокращения транспирирующей поверхности при сохранении необходимой массы. В дополнение к этому у многих суккулентов поверхность защищена восковым налетом, опушением, хотя есть и суккуленты с тонким, незащищенным эпидермисом. Устьица очень немногочисленны, часто погружены в ткань листа или стебля. Днем устьица обычно закрыты, и потеря воды идет в основном через покровные ткани.

Транспирация у суккулентов чрезвычайно мала. Ее трудно уловить за короткий период и приходится определять расход воды не за час, а за сутки или за неделю. Например, в калифорнийских пустынях крупные кактусы из рода *Carnegiea* транспирируют 1—3 мг воды на 1 г сырой массы в сутки, *Echinocactus* — 0,5—5,0 мг, *Opuntia* — до 5 мг и т. д. (это на несколько порядков меньше, чем у обычных ксерофитов). Вододерживающая способность тканей у суккулентов значительно выше, чем у растений других экологических групп (см. рис. 91, 4), благодаря содержанию в клетках гидрофильных веществ (в том числе слизистых). Поэтому и без доступа влаги суккуленты расходуют водный запас очень медленно и долго сохраняют жизнеспособность даже в гербарии (хорошо известно, например, что *Sedum acre* перед закладкой в гербарий нужно опарить, иначе он месяцами продолжает расти и становится неузнаваемым). Поразительный пример живучести был получен в известном опыте с гигантской *Carnegiea*, которую не поливали 6 лет и которая не только осталась жива, но и потеряла за это время не более 11% массы. В длительных опытах без полива содержание воды в тканях суккулентов снижается столь незначительно, что это наводит на мысль о возможном использовании растениями собственной воды, образующейся в процессе обмена веществ (так называемой метаболической), подобно тому как это происходит у пустынных животных.

Ограничения, обусловленные особенностями водного режима суккулентов, создают и другие трудности для жизни этих растений в аридных условиях. Слабая транспирация сводит к минимуму возможность терморегуляции, с чем связано сильное нагревание массивных надземных органов суккулентов (см. с. 68). Затруднения создаются и для фотосинтеза, поскольку днем устьица обычно закрыты, а открываются ночью. Поглощение CO_2 может идти в основном только ночью, следовательно, доступ углекислоты и света не совпадают во времени. Поэтому у суккулентов выработался особый путь фотосинтеза, при котором в качестве источника CO_2 частично используются продукты дыхания (CO_2 , выделяющаяся на свету при разложении недоокисленных продуктов дыхания — органических кислот). Иными словами, в крайних условиях растения частично используют принцип замкнутой системы с реутилизацией отходов метаболизма.

В силу всех этих ограничений интенсивность фотосинтеза суккулентов невелика, рост и накопление массы идут очень медленно,

вследствие чего они не отличаются высокой биологической продуктивностью и не образуют сомкнутых растительных сообществ.

Мезофиты. Эта группа включает растения, произрастающие в средних (т. е. достаточных, но не избыточных) условиях увлажнения. Сюда относятся растения лугов, травяного покрова лесов, лиственные древесные и кустарниковые породы из областей умеренно влажного климата, а также большинство культурных растений (хлебные злаки, овощные культуры, плодово-ягодные, декоративные и т. д.).

Основные морфолого-анатомические и физиологические черты мезофитов — средние между чертами гигрофитов и ксерофитов, так называемые мезофильные. Мезофиты имеют умеренно развитые корневые системы как экстенсивного, так и интенсивного типа, со всеми переходами между ними. Для листа характерна дифференцировка тканей на более или менее плотную палисадную паренхиму (за исключением листьев ярко выраженного теневого характера) и рыхлую губчатую паренхиму с системой межклетников. Сеть жилок сравнительно негустая. Покровные ткани могут иметь отдельные ксероморфные черты (чаще всего редкое опушение), но не столь ярко выраженные, как у ксерофитов.

Физиологические показатели водного режима мезофитов (см. с. 110—119, табл. 10, 11) подтверждают их промежуточную пози-

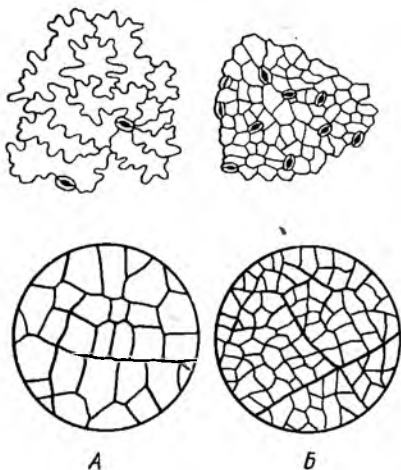


Рис. 106. Нижний эпидермис и густота жилкования в листьях ясеня. А — в лесу; Б — на полезащитной полосе

Таблица 12. Различие анатомо-физиологических показателей листьев на разных сторонах кроны дерева, растущего на опушке леса.

I — сторона, обращенная к лесу, II — сторона, обращенная к полюну

Древесная порода	Площадь листа, см ²	Число устьиц на 1 мм ²	Содержание воды, %	Содержание хлорофилла, мг/г	Средняя интенсивность фотосинтеза, мг СО ₂ /дм ² · ч	Толщина листа, мм
Дуб — <i>Quercus robur</i>						
I	42	45	61	3,0	1,9	97
II	18	125	54	2,4	2,3	181
Ляпа — <i>Tilia cordata</i>						
I	38	38	71	3,6	1,6	93
II	24	45	62	2,0	1,1	106

цию: для них характерны умеренные величины осмотического давления, содержания воды в листьях, предельного водного дефицита. Что касается транспирации, то ее величина в большой степени зависит от условий освещенности и других элементов микроклимата; у луговых растений она больше, под пологом лесов — гораздо меньше.

Один и тот же мезофильный вид, попадая в разные по водоснабжению условия, обнаруживает известную пластичность, приобретая в сухих условиях более ксероморфные, а во влажных — более гигроморфные черты. Это хорошо иллюстрируют рис. 106 и 107, показывающие, что с усилением сухости и освещенности у мезофитов наблюдается не только определенная ксерофилизация листа, но изменяется и интенсивность физиологических процессов (водного режима, дыхания и др.).

Пластичность листьев проявляется не только в разных местобитаниях, но даже у одной и той же особи. Например, у деревьев

на опушке леса листья на стороне, которая обращена в сторону леса, имеют более мезофильный и теневой характер по сравнению с несколько ксероморфными листьями внешней стороны дерева (рис. 108, табл. 12). Листья разных высотных ярусов одних и тех же

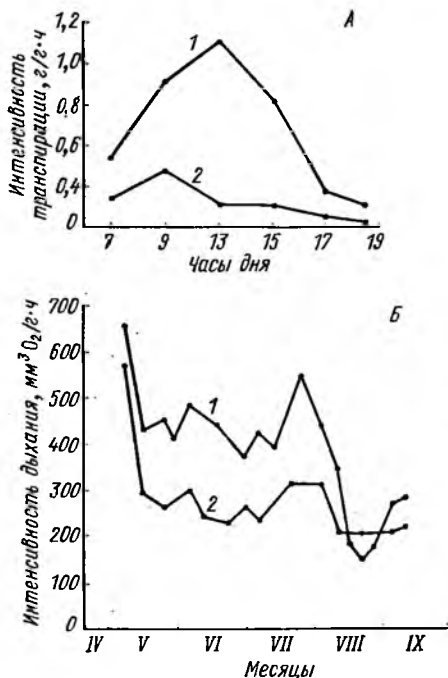


Рис. 107. Изменение интенсивности физиологических процессов у травянистых растений-мезофитов в местообитаниях с различным микроклиматом. А — дневной ход транспирации у сныти — *Aegopodium podagraria*; Б — сезонный ход дыхания листьев у ежи — *Dactylis glomerata*: 1 — на открытой лесной поляне, 2 — под пологом дубового леса

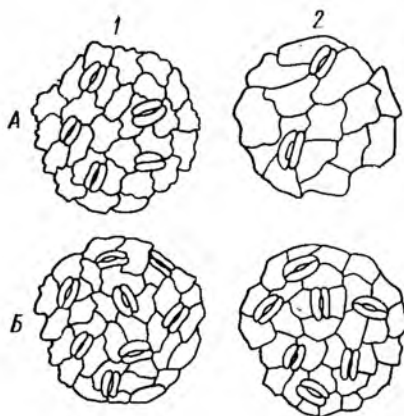


Рис. 108. Нижний эпидермис листьев на разных сторонах кроны дерева, растущего на опушке леса. А — сторона дерева, обращенная к лесу; Б — сторона, обращенная к полюне: 1 — дуб — *Quercus robur*, 2 — липа — *Tilia cordata*

растений (как травянистых, так и особенно древесных) находятся в неодинаковых условиях водоснабжения, так как поступление воды в верхние части связано с преодолением большего сопротивления (силы тяжести, трения). К тому же у деревьев верхние листья обычно находятся в условиях иного микроклимата (большее осве-

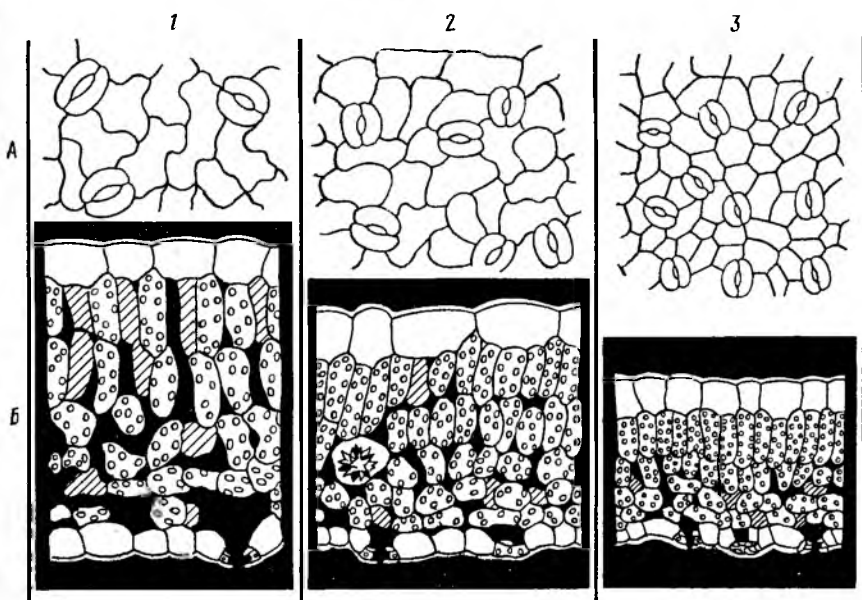


Рис. 109. Различие анатомического строения листьев разных ярусов у таволги *Filipendula ulmaria* (по Уарр R. H., 1912). А — клетки нижнего эпидермиса с устьицами; Б — поперечный срез листа.

Листья: 1 — нижний, 2 — средний, 3 — верхний

щение, нагревание и иссушение, ветер). Поэтому, как правило, верхние листья крупных растений имеют более ксероморфный характер, чем средние и тем более нижние (закон В. Р. Заленского, рис. 109).

Мезофиты — группа весьма разнообразная не только по видовому составу, но и по различным экологическим «оттенкам», обусловленным разным сочетанием факторов в природных местообитаниях. Они связаны переходами с другими экологическими типами растений по отношению к воде, так что четкую границу между ними провести очень трудно. Так, среди луговых мезофитов выделяются виды с повышенным влаголюбием, предпочитающие постоянно сырые или временно заливаемые участки (лисохвост луговой — *Alopecurus pratensis*; канареечник тростниковидный — *Digitaris arundinacea*; бекмания обыкновенная — *Beckmannia eruciformis* и др.). Их объединяют в переходную группу гигромезофитов наряду с некоторыми влаголюбивыми лесными травами, пред-

почитающими наиболее сырые леса, лесные овраги и т. д. (селезеночник — *Chrysosplenium alternifolium*, недотрога — *Impatiens noli tangere*, некоторые лесные мхи и папоротники). С другой стороны, в местообитаниях с периодическим или постоянным (но небольшим) недостатком влаги много мезофитов с теми или иными ксероморфными признаками или с повышенной физиологической устойчивостью к засухе. Эта группа, переходная между мезофитами и ксерофитами, — ксеромезофиты. Примером могут служить многие виды северных («луговых») степей, сухих сосновых боров, песчаных местообитаний: клевер-белоголовка — *Trifolium montanum*, подмаренник желтый — *Galium verum*, и др. Из культурных растений к ксеромезофитам можно отнести люцерну, засухоустойчивые сорта пшениц. Близки к этой группе доминирующие травянистые виды лесостепных дубрав (сныть, копытень, ясменник и др.). Несмотря на вполне мезофильный внешний облик, они способны переносить длительные засухи и состояние завядания.

Особое место среди мезофитов занимают степные и пустынные весенние эфемеры и эфемероиды. К этой группе принадлежат растения, ранней весной покрывающие степи и пустыни разноцветным цветущим ковром (многолетники — тюльпаны, гусиные луки, птицемлечники, гадючий лук; однолетники — крупки, маки, вероники и др.). Это виды с чрезвычайно краткой вегетацией (иногда не более 4—6 недель) и длительным периодом покоя, который однолетние эфемеры переживают в виде семян, а многолетние эфемероиды — в виде покоящихся луковиц, клубней, корневищ. На первый взгляд эти растения трудно отнести к мезофитам, поскольку они в основном распространены в областях жаркого и сухого климата. Однако благодаря очень ранним срокам вегетации эфемерам и эфемероидам удается избежать засухи. Сезонное развитие у степных видов начинается сразу после снеготаяния, а у пустынных эфемеров (в случае мягкой зимы) — еще раньше¹, и заканчивается в конце весны или самом начале лета, еще до наступления сильной жары и засухи; затем следует длительный летний покой. Благодаря такому сдвигу сезонного цикла развития по отношению к обычному климатическому ритму умеренных широт степные и пустынные эфемеры и эфемероиды занимают особую сезонную экологическую нишу, хорошо обеспеченную влагой, и принадлежат к мезофитам. Многие имеют крупные сочные листья (тюльпаны, виды из родов ревень — *Rheum*, смолоносница — *Ferula*), совершенно немыслимые у пустынных растений летом, а также крупные околоцветники (также испаряющие много влаги). Транспирация (см. выше) у эфемеров и эфемероидов, несмотря на низкие температуры ранней весны, в несколько раз выше, чем у ксерофитов, вегетирующих летом на тех же территориях. Другие показа-

¹ Ко многим пустынным однолетникам название «эфемеры» применяется лишь по традиции, так как вегетация у них нередко начинается еще зимой или даже предыдущей осенью и длится в целом несколько месяцев; их «эфемерность», таким образом, состоит не столько в краткости вегетации, сколько в очень раннем ее завершении.

тели водного режима (см. с. 111—119, табл. 10) отражают вполне достаточное водоснабжение и отсутствие необходимости защиты от иссушения.

Кроме весенних, существуют и осенние эфемероиды (виды родов *Crocus*, *Scilla* и др.), произрастающие в районах с климатическим ритмом средиземноморского типа (летней засухой и осенне-зимними осадками). Это тоже растения вполне мезофильной организации.

К мезофитам принадлежат и ранневесенние эфемероиды листовенных лесов (см. с. 52). У этой группы сдвиг вегетации на раннюю весну обусловлен не столько условиями увлажнения, сколько сезонной динамикой освещенности под пологом леса. Вегетируя в условиях изобилия почвенной влаги после снеготаяния, лесные эфемероиды имеют не только типично мезофильные, но отчасти и гигрофильные черты.

По многим особенностям структуры и физиологии близки к ксерофитам растения, которые по тем или иным причинам испытывают недостаток влаги, сопряженный с действием низких температур. Иногда такие виды в качестве особого подразделения включают в группу ксерофитов, иногда выделяют в самостоятельные экологические типы — психрофиты и криофиты.

Психрофиты — растения влажных и холодных почв в холодных местообитаниях высокогорий и северных широт. Несмотря на достаточное увлажнение почвы, они часто испытывают недостаток влаги (или из-за физиологической сухости, вызванной низкими температурами, или в связи с преобладанием в почве недоступной влаги, как, например, на торфянистых почвах). В отдельные периоды возможна и физическая сухость. Среди психрофитов есть травянистые растения (например, злаки северных лугов: белоус — *Nardus stricta*, душистый колосок — *Anthoxanthum odoratum*, луговик извилистый — *Deschampsia flexuosa*; высокогорные кавказские злаки: овсяница пестрая — *Festuca varia* и др., осоки, виды рода *Kobresia*), высокогорные, болотные и тундровые кустарники и кустарнички, как вечнозеленые (дриада — *Dryas octopetala*, брусника — *Vaccinium vitis idaea*, водяника — *Empetrum nigrum*, вереск — *Calluna vulgaris*, кедровый и можжевельниковый стланики), так и с опадающей листвой (карликовые ивы — *Salix polaris*, *S. herbacea*, голубика — *Vaccinium uliginosum* и др.). К психрофитам относятся и хвойные древесные породы умеренных и северных широт. Из низших растений психрофитами являются водоросли, обитающие на снегу и льду, наскальные и напочвенные тундровые лишайники.

Все психрофиты имеют ярко выраженную ксероморфную структуру листа. Так, психрофильные злаки узколистны, имеют хорошо развитую проводящую и механическую ткани; некоторые из них способны к свертыванию листовых пластинок в трубку, напоминая степные ксерофиты. Вечнозеленые кустарнички имеют плотные кожистые листья, иногда с весьма мощной кутикулой, плотной палисадной паренхимой. Нижняя сторона, несущая устьица, часто опущена (багульник — *Ledum palustre*) или покрыта восковым налетом.

том (подбел — *Andromeda polifolia*). Вместе с тем в структуре листа ясно заметны и некоторые гигроморфные черты: главным образом, крупные размеры клеток и развитие больших межклетников в губчатой ткани. Эти особенности отличают листья психрофитов от вечнозеленых ксерофитов (лавров, олеандров и т. д.). Своеобразно строение листа у водяники, вереска и родственных ему растений из

семейства Ericaceae (так называемая эрикоидная структура): листья мелкие, игловидные, но с рыхлой паренхимой. Как видно на рис. 110, благодаря тому что края листа сильно загнуты вниз, нижняя поверхность, несущая устьица, открывается в полость, вход в которую закрыт волосками.

Особо следует отметить ксерофильные черты в строении игл хвойных древесных пород, известные из курса анатомии растений (толстостенный эпидермис с подстилающей его гиподермой, погруженные устьица, закрываемые зимой смоляными пробками, и т. д.).

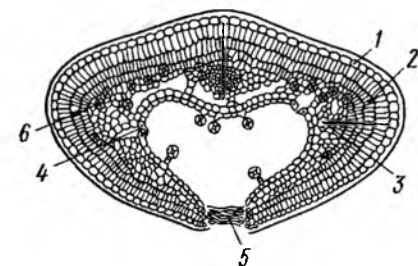


Рис. 110. Строение листа водяники *Empetrum nigrum*:

1 — верхний эпидермис с толстой кутикулой, 2 — палисадная ткань, 3 — губчатая ткань, 4 — нижний эпидермис с устьицами и железами, 5 — закрытый волосками вход в полость свернутого листа, 6 — друзы

Здесь ксероморфоз, возможно, связан не только с условиями обитания, но и с трудностями подачи воды к высоко расположенным кронам через систему трахеид (а не сплошных сосудов, как у покрытосеменных). Ксероморфные черты хвои особенно необходимы зимой, так как предотвращают лишнее испарение в условиях, когда корни почти не всасывают влаги.

Водный режим психрофитов в целом сформировался под влиянием затрудненного поступления воды, а также других неблагоприятных условий северных и высокогорных местообитаний (сильных ветров, низких температур и т. д.). Расход воды на транспирацию у психрофитов относительно невелик (что особенно хорошо видно при сопоставлении транспирации хвойных и лиственных древесных пород, см. с. 114) и способность выносить большие потери воды гораздо меньше, чем у настоящих ксерофитов. По основным физиологическим показателям водного режима психрофиты представляют весьма неоднородную группу: так, растения сравнительно влажных высокогорных областей (Кавказ, Альпы) ближе к мезофитам, чем психрофиты сухих высокогорий или тундры.

Криофиты в экологическом отношении очень близки к психрофитам и связаны с ними переходными формами. Это растения сухих и холодных местообитаний — сухих участков тундр, скал, осыпей и т. д. Обычно они рассматриваются и характеризуются вместе с психрофитами, поскольку у них много сходных морфологических и физиологических черт. Но среди криофитов есть и весьма своеобразные формы — это растения-подушки высокогорных

холодных пустынь (см. с. 86). Как показали исследования на Памире, для водного режима подушек характерны замедленные темпы водообмена, низкая оводненность тканей и весьма экономное расходование воды.

ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Для растений, обитающих в океанах, морях, реках и пресноводных водоемах, вода не только необходимый экологический фактор, но и непосредственная среда обитания, в которой весь комплекс факторов складывается совсем по-иному, чем для сухопутных растений.

Водные растения называют гидрофитами. По образу жизни и строению среди них можно выделить погруженные растения и растения с плавающими листьями. Погруженные растения подразделяют на укореняющиеся в донном грунте и взвешенные в толще воды. Из высших растений к первым принадлежат полушник озерный — *Isoetes lacustris*, телорез — *Stratiotes aloides*, шильник водяной — *Subularia aquatica*, валлиснерия спиральная — *Vallisneria spiralis*, виды из рода уруть — *Myriophyllum* и др. В эту же группу входят водоросли, прикрепленные к грунту.

Из растений, взвешенных в толще воды, можно назвать роголистник погруженный — *Ceratophyllum demersum*, пузырчатку обыкновенную — *Utricularia vulgaris*, а также многочисленные виды планктонных водорослей.

Растения с плавающими листьями используют частично водную, частично воздушную среду. Из них укореняются в грунте кувшинки из рода *Nymphaea*, кубышки из рода *Nuphar*, рдесты (*Potamogeton natans* и другие виды с плавающими листьями), орех водяной — *Trapa natans*, *Victoria regia* и др. Многие виды наряду с плавающими на поверхности воды листьями имеют и подводные. Плавают на поверхности воды, не укореняясь, ряска — *Lemna*, *Spirodela polyrrhiza*, водокрас — *Hydrocharis morsus ranae*, *Salvinia natans*, *Wolffia arrhiza* и др.

К настоящим водным растениям очень близко примыкает и обычно вместе с ним рассматривается группа гелофитов (или амфибий — «земноводных» растений). Это виды береговых и прибрежных местообитаний с избыточным или переменным (в приливно-отливной зоне) увлажнением. Они могут расти как в воздушной среде, так и частично погруженными в воду; могут выносить и полное временное заливание. Как в природе нет резкой границы между водными и наземными местообитаниями для растений, так и группа гелофитов связана незаметными переходами, с одной стороны, с настоящими гидрофитами, с другой — с наземными гигрофитами и гигромезофитами. Примеры гелофитов — растения прибрежной полосы пресноводных водоемов и рек: стрелолист — *Sagittaria sagittifolia*, частуха — *Alisma plantago-aquatica*, сусак — *Butomus umbellatus*, поручейник — *Sium latifolium*, ежеголовка — *Sparganium ramosum*; растения морских литоралей: подорожник солонча-

ковый — *Plantago salsa*, астра солончаковая — *Aster tripolium*, водоросли из родов *Fucus*, *Ascophyllum* и др.

Вода как среда обитания и приспособления к ней. Водная среда существенно отличается от воздушной, поэтому у водных растений существует ряд своеобразных анатомо-морфологических и физиологических адаптивных черт. Интенсивность света в воде сильно ослаблена (рис. 111), поскольку

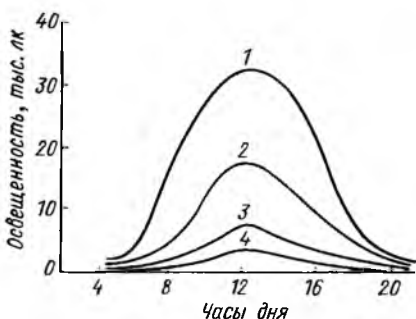


Рис. 111. Освещенность в воде в течение дня. Цимлянское водохранилище (по Потапову А. А., 1956).

Глубина: 1 — на поверхности, 2 — 0,5 м, 3 — 1,5 м, 4 — 2 м

часть падающей радиации отражается от поверхности воды, другая — поглощается ее толщей. Ослабление света связано с прозрачностью воды: так, в океанах с большой прозрачностью на глубину 140 м еще попадает около 1% радиации, а в небольших озерах с несколько замутненной водой уже на глубину 2 м — лишь десятые доли процента. Поскольку лучи разных участков солнечного спектра поглощаются водой неодинаково, с глубиной изменяется и спектральный состав света (см. рис. 37), ослабляются красные лучи, т. е. снижается доля ФАР. Световой день в воде короче (особенно в глубоких слоях), чем на суше.

Если растения, живущие (или имеющие листья) на поверхности воды, не испытывают недостатка света, то погруженные и тем более глубоководные относят к «теневого флоре». Им приходится адаптироваться не только к недостатку света, но и к изменению его состава путем выработки дополнительных пигментов. В общих чертах можно отметить известную закономерность окраски у водорослей, обитающих на разных глубинах. В мелководных зонах, где растениям еще доступны красные лучи, в наибольшей степени поглощаемые хлорофиллом, преобладают зеленые водоросли. В более глубоких зонах встречаются бурые водоросли, содержащие кроме хлорофилла бурые пигменты фикофеин, фукоксантин и др. Еще глубже обитают красные водоросли, имеющие пигмент фикоэритрин. Это явление получило название хроматической адаптации. Однако картина глубинной зональности иногда нарушается: например, в Средиземном море красные водоросли живут в мелководной и литоральной зонах. Интересно, что некоторые красные водоросли на мелководье и на ярком свете зеленеют (теряют фикоэритрин), но на глубине вновь приобретают красную окраску.

В связи с ослаблением света фотосинтез у погруженных растений резко снижается с увеличением глубины (рис. 112).

Глубоководные виды имеют ряд физиологических черт, свойственных теневым растениям; в их числе следует назвать низкую точку компенсации фотосинтеза (30—100 лк), «теневого» характер

световой кривой фотосинтеза с низким плато насыщения (рис. 113), у водорослей — крупные размеры хроматофоров. В то же время у поверхностных и плавающих форм эти кривые более «светового» типа. Считают, что выживанию глубоководного фитопланктона в зонах, где освещенность ниже точки компенсации, способствуют его периодические вертикальные перемещения в верхние зоны, где у

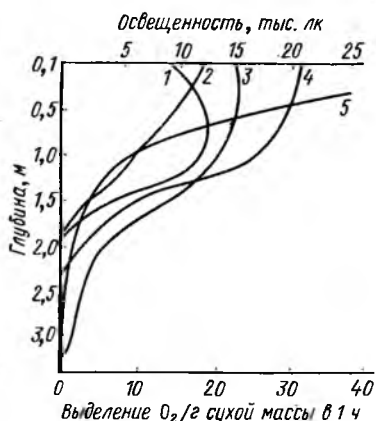


Рис. 112. Максимальный фотосинтез погруженных гидрофитов на разной глубине (по Потапову А. А., 1956): 1 — *Utricularia vulgaris*, 2 — *Ceratophyllum demersum*, 3 — *Cladophora* sp., 4 — *Myriophyllum verticillatum*, 5 — освещенность

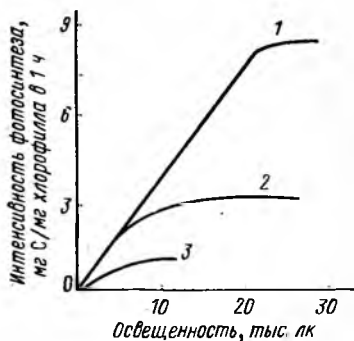


Рис. 113. Световые кривые фотосинтеза фитопланктона (по Raymont A., 1963).

Виды: 1 — тропические поверхностные, 2 — арктические поверхностные, 3 — глубоководные теневые

планктонных растений идет интенсивный фотосинтез и пополнение запасов органических веществ.

В воде кроме недостатка света растения могут испытывать и другое затруднение, существенное для фотосинтеза, — недостаток доступной CO_2 .

Углекислота поступает в воду в результате растворения CO_2 , содержащегося в воздухе, дыхания водных организмов, разложения органических остатков и высвобождения из карбонатов. Содержание CO_2 в воде колеблется в пределах 0,2—0,5 мл/л. При интенсивном фотосинтезе растений идет усиленное потребление CO_2 (до 0,2—0,3 мл/л в 1 ч), в связи с чем легко возникает ее дефицит. На увеличение содержания CO_2 в воде гидрофиты реагируют заметным повышением фотосинтеза (рис. 114). Дополнительным источником CO_2 для фотосинтеза водных растений может служить углекислота, выделяющаяся при разложении двууглекислых солей и переходе их в углекислые, например:



Образующиеся малорастворимые карбонаты оседают на поверхно-

сти листьев в виде известкового налета или корочки, хорошо заметной при обсыхании многих водных растений.

Важный фактор в жизни водных растений — содержание в воде необходимого для дыхания кислорода. Он поступает в воду из воздуха и выделяется растениями при фотосинтезе. Обычные величины содержания O_2 в верхних слоях воды 6—8 мл/л. При застойном

режиме в небольших водоемах вода резко обедняется кислородом. Дефицит его может возникнуть и зимой подо льдом. При концентрации ниже 0,3—3,5 мл/л жизнь аэробов в воде невозможна.

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

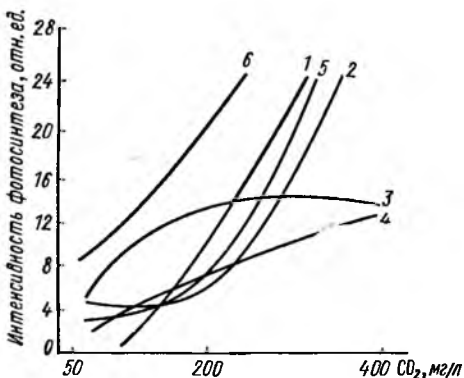


Рис. 114. Увеличение фотосинтеза водных растений с повышением концентрации CO_2 в воде (по Потапову А. А., 1956):

1 — *Potamogeton pectinatus*, 2 — *Myriophyllum verticillatum*, 3 — *P. perfoliatus*, 4 — *P. lucens*, 5 — *Cladophora* sp., 6 — *Utricularia vulgaris*

вия снабжения минеральными солями для гидрофитов, укореняющихся в грунте.

Для поглощения водными растениями растворенных газов и минеральных веществ необходима большая поверхность контакта с водной средой, так же как для использования слабого света в процессе фотосинтеза требуется увеличенная площадь ассимилирующих органов. Листья водных растений, погруженные в воду, сильно рассечены на узкие нитевидные доли (роголистник, уруть, пузырчатка, рис. 115) или имеют очень тонкую просвечивающую пластинку (подводные листья кубышек и кувшинок, листья погруженных рдестов). Подобные черты характерны и для водорослей (например, нитчатые водоросли, рассеченные талломы харовых, тонкие прозрачные талломы многих глубоководных видов, рис. 116). Все это дает возможность гидрофитам увеличить отношение площади тела к объему, т. е. развивать большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы.

У растений, лишь частично погруженных в воду, хорошо выражена гетерофиллия — различие строения надводных и подводных листьев на одной и той же особи. Первые имеют черты, обычные для листьев наземных растений (дорзовентральное строение, хорошо развитые покровные ткани и устьичный аппарат), вторые — рассеченные или очень тонкие листовые пластинки. Гетеро-

филлия отмечена у водного лютика — *Ranunculus diversifolius* (рис. 117), кувшинок и кубышек (различие плавающих и подводных листьев), стрелолиста и других видов. Интересный пример — поручейник — *Sium latifolium*, на стебле которого можно видеть несколько форм листьев, представляющих все переходы от типич-

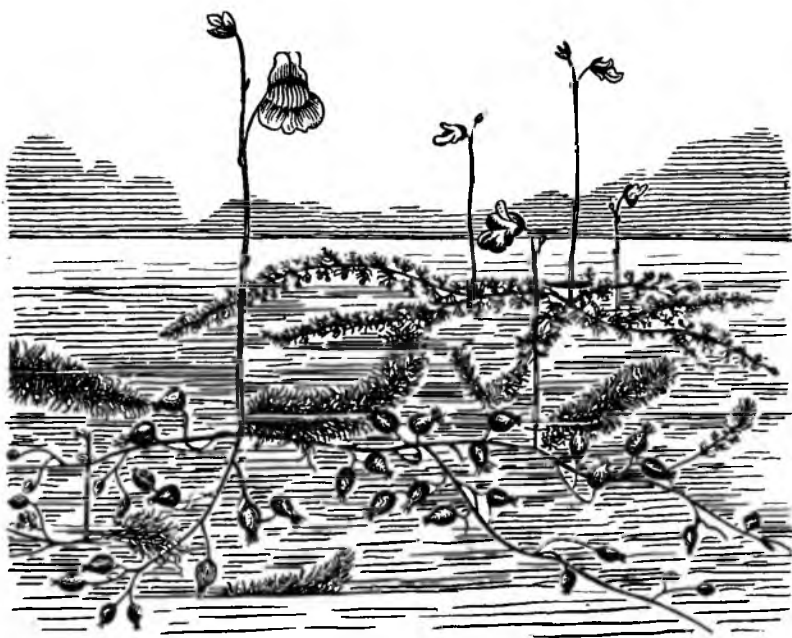


Рис. 115. Пузырчатки: *Utricularia graefiana* (на переднем плане) и *U. minor* (по Кернеру А., 1896)

но надземных до типично водных. Нередко по облику листьев гербарного экземпляра можно достаточно точно определить глубину погружения растения в воду.

Вода отличается от воздуха большей плотностью, что отражается на строении тела гидрофитов. У наземных растений хорошо развиты механические ткани, обеспечивающие прочность стволов и стеблей; расположение механических и проводящих тканей по периферии стебля создает конструкцию «трубы», хорошо противостоящую изломам и изгибам. У гидрофитов, напротив, механические ткани сильно редуцированы, поскольку растения поддерживаются самой водой. Механические элементы и проводящие пучки нередко сосредоточены в центре стебля или листового черешка (рис. 118), что придает способность изгибаться при движениях воды. Погруженные гидрофиты обладают хорошей плавучестью, которая создается как специальными приспособлениями (вздутия, воздушные мешки), так и увеличением поверхности тела. Послед-

нее особенно хорошо видно на примере микроскопических планктонных водорослей, у которых различные выросты тела помогают свободному «парению» в толще воды.

Влияние движения воды (гидродинамический фактор) особенно сказывается на растениях, живущих в прибрежной (прибойной)

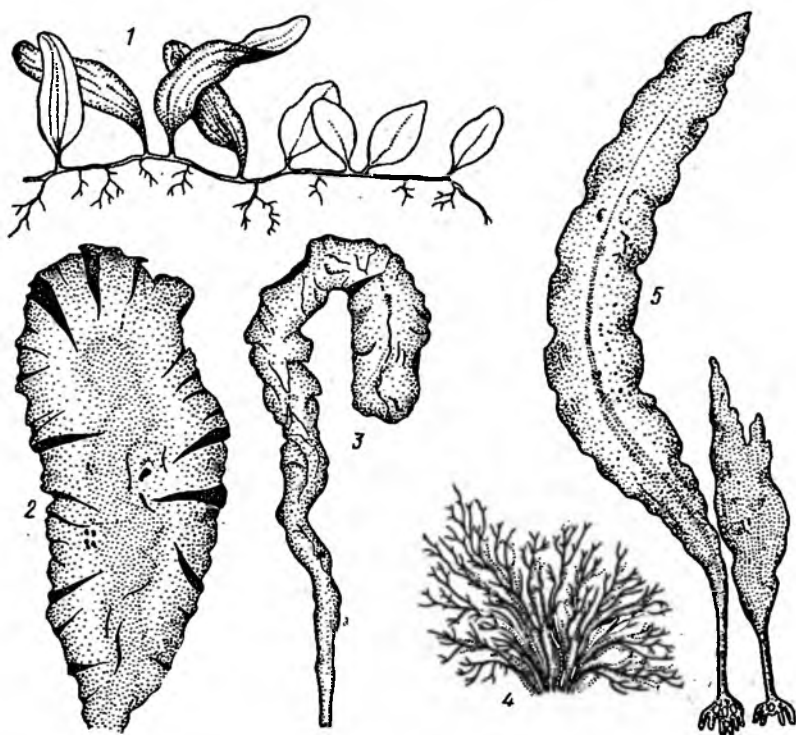


Рис. 116. Различные морские донные водоросли (по Зенкевичу Л. А., 1956):

1 — *Caulerpa*, 2 — *Ulva*, 3 — *Enteromorpha*, 4 — *Ahnfeltia*, 5 — *Laminaria*

полосе. Здесь их ткани приобретают механическую прочность (крепкие ремневидные талломы фукусов, отложения извести у известковых водорослей и т. д.). Особой прочностью обладают кремнеземные скелеты панцирных диатомей, перекачиваемых движением воды по дну.

Температурный режим в воде отличается, во-первых, меньшим притоком тепла, во-вторых, большей стабильностью, чем на суше. Часть тепловой энергии, поступающей на поверхность воды, отражается, часть расходуется на испарение. Высокая теплота парообразования воды предотвращает сильное нагревание поверхности солнечными лучами. Из-за большой удельной теплоемкости воды нагревание и остывание идут медленно. Суточные и годовые колеба-

ния температуры меньше, чем на суше. Годовые амплитуды температуры в континентальных водоемах не более 30—35°C, в поверхностных слоях морей и океанов — 10—15°C, а в глубоких слоях их совсем нет.

Для зимовки многолетних гидрофитов в озерах и реках большое значение имеет вертикальное распределение температур под льдом. Наиболее плотная и наименее холодная вода с температурой 4°C располагается в придонном слое, куда опускаются зимую-

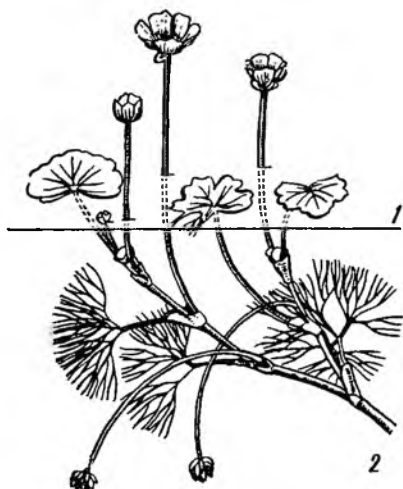


Рис. 117. Гетерофиллия у водного лютика разнолистного — *Ranunculus diversifolius* (по Strasburger E. et al., 1962).

Листья: 1 — надводные, 2 — подводные

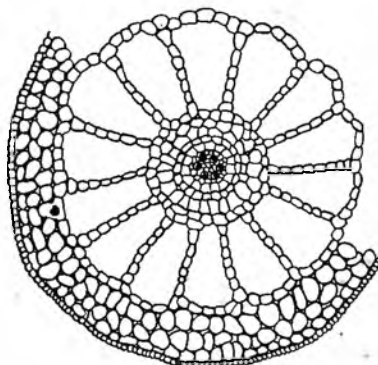


Рис. 118. Поперечный срез стебля урути — *Myriophyllum verticillatum*

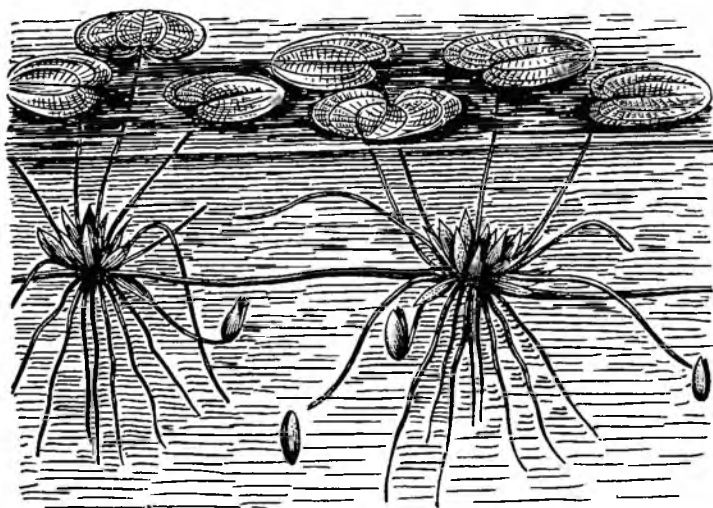


Рис. 119. Водокрас — *Hydrocharis morsus ranae* осенью (по Кернеру А., 1896). Видны зимующие почки, опускающиеся на дно

щие почки (турионы) роголистника, пузырчатки, рдестов, водокраса (рис. 119), а также целые облиственные растения (элодея, ряска) и др. Это погружение связано, очевидно, с накоплением крахмала и утяжелением растений. К весне крахмал превращается в растворимые сахара и жиры, что делает почки легче и дает им возможность снова всплыть.

Для морских растений существенный фактор — соленость воды. Ее принято выражать в промилле (‰), показывающем содержа-

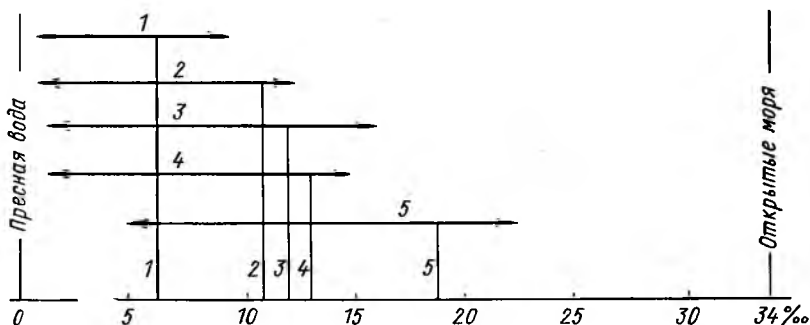


Рис. 120. диапазон колебания солености (горизонтальная линия) и ее средняя величина (вертикальная линия) в морях СССР (по Зенкевичу Л. А., 1956).

Моря: 1 — Балтийское, 2 — Аральское, 3 — Азовское, 4 — Каспийское, 5 — Черное

ние солей в граммах в 1 л воды. Соленость вод Мирового океана около 35 ‰, в окраинных морях значительно ниже (рис. 120). Если разность между концентрацией клеточного сока растений и окружающей морской воды велика (осмотический градиент), то существует опасность либо обезвоживания тканей, либо их избыточного обводнения. У растений концентрация соков и осмотическое давление обычно несколько выше, чем в окружающей морской воде, что обеспечивает тургор тканей. Избыточному обводнению противостоит механическое (тургорное) давление. Интересно, что одни и те же виды водорослей, обитающие в условиях разной солености, имеют разную концентрацию клеточного сока, но превышение ее над концентрацией морской воды примерно одинаково¹.

Вид	Северное море, соленость 30—35‰	Балтийское море, соленость 15—20‰
<i>Ceramium rubrum</i>	1,45 М	0,96 М
<i>Polysiphonia</i> sp.	1,80 М	1,35 М
<i>Actocarpus siliculosus</i>	1,53 М	1,03 М

Морские и приморские растения, выносящие широкий диапазон колебания солености воды, называют эвригалинными, а при-

¹ Концентрация клеточного сока приравнена к раствору NaCl определенной молярности.

уроченные к определенному, более узкому диапазону — стеногалинными. Соответственно степени выносливости к концентрации солей в воде различают растения полигалинные (приспособленные к сильной засоленности) и олигогалинные (обитатели слабосоленоватых вод или прибрежной полосы). Промежуточная группа — мезогалинные растения (рис. 121).

Обитание растений в водной среде, кроме перечисленных выше особенностей, накладывает отпечаток и на другие стороны жизнедеятельности. Интересен водный режим у растений, в буквальном смысле окруженных водой. У погруженных растений транспирации нет, значит нет и «верхнего двигателя», поддерживающего ток воды в растении. Однако этот ток, доставляющий к тканям питательные вещества, существует (хотя и несравненно более слабый, чем у сухопутных растений), причем с явной суточной периодичностью: днем больше, ночью отсутствует. Активная роль в его поддержании принадлежит корневому давлению (у прикрепленных видов) и деятельности специальных клеток, выделяющих воду, — гидатод, или водяных устьиц.

Плавающие или торчащие над водой листья обычно имеют сильную транспирацию (см. выше), хотя и расположены в слое воздуха, который непосредственно граничит с водой и имеет повышенную влажность. Устьица широко открыты и, по наблюдениям Ф. Дарвина, никогда не закрываются полностью, как у наземных растений (за исключением ночных часов).

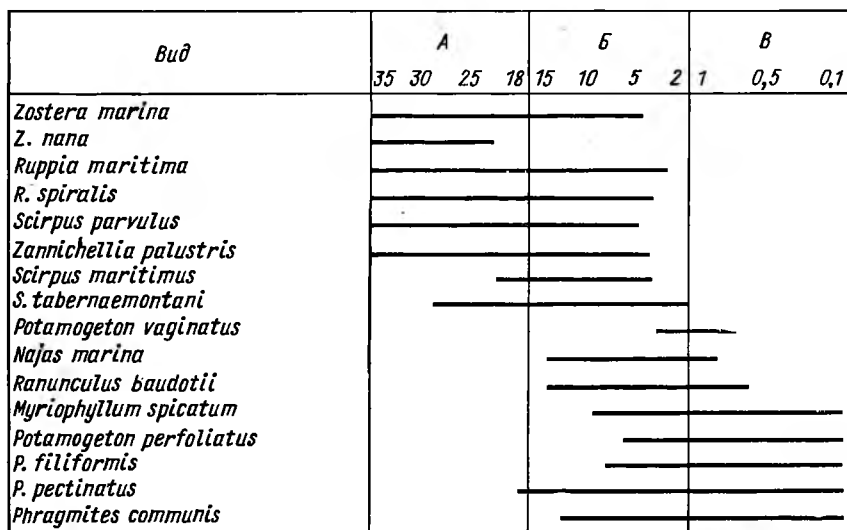


Рис. 121. Схема распространения некоторых водных и прибрежных растений в зависимости от солености воды (по Gessner F., 1957). Группы: А — полигалинная; Б — мезогалинная; В — олигогалинная. Шкала — содержание солей в воде (в ‰)

Столь же велика транспирация у растений — гелофитов (см. с. 143), причем у них значительные количества воды расходуются не только листьями, но и стеблями (например, у нильского папируса даже больше, чем листьями). Транспирационные потери быстро возмещаются, поэтому гидрофиты и гелофиты не способны переносить даже незначительное обезвоживание. Так, если листья кувшинки лишить притока воды от корней, перерезав черешки, то плавающие листья, в изобилии окруженные водой, быстро увянут. Сублетальный водный дефицит у водных и прибрежных растений определяется с трудом, так как даже при самых небольших потерях водного запаса уже начинается подсыхание и отмирание части листовой пластинки. При отмирании 5% площади листа водный дефицит составляет (по Гесснеру Ф., 1959): *Sagittaria sagittifolia* 9,5, *Alisma plantago-aquatica* 10,0, *Eichhornia crassipes* 11,5, *Hippuris vulgaris* 14,5, *Nymphaea sp.* 11,5%.

У гелофитов, выносящих широкую амплитуду увлажнения, соответственно меняется и способность выдерживать обезвоживание: так у *Phragmites communis*, растущего в воде, сублетальный водный дефицит составляет 21%, а в сухопутном луговом травостое — 32%.

Осмотическое давление у водных и прибрежных растений очень низкое, так как им не приходится преодолевать водоудерживающую силу почвы при поглощении воды (см. рис. 87). Ниже дано несколько примеров осмотического давления (в килопаскалях) у водных растений и гелофитов (по Гесснеру Ф., 1959):

Водные растения	Корень	Лист
<i>Hippuris vulgaris</i>	940	1120
<i>Nymphaea dentata</i>	580	760
<i>Victoria regia</i>	580	760
Гелофиты		
<i>Polygonum amphibium</i>	—	950
<i>Lythrum salicaria</i>	—	1190
<i>Menyanthes trifoliata</i>	580	1120
<i>Typha angustifolia</i>	—	880

Анатомо-морфологические черты гидрофитов существенно отличают их от наземных растений. Выше уже упоминалось о заметной редукции механических тканей. Столь же сильно редуцирована и проводящая система. Если у сухопутных мезофитов длина жилок на 1 см² листа составляет около 100 мм и более, а у ксерофитов доходит до 300, то у водных и прибрежных растений она в несколько раз меньше. Вот несколько примеров (по Гесснеру Ф. 1959):

Вид	Плавающие листья, мм	Подводные листья, мм
<i>Nelumbium nuciferum</i>	71	—
<i>Victoria cruciana</i>	41	—
<i>V. regia</i>	20	—
<i>Potamogeton praelongus</i>	—	14

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

Листья погруженных гидрофитов очень тонки и нежны, имеют упрощенное строение мезофилла без заметной дифференциации на палисадную и губчатую паренхиму. Подводные листья без устьиц. В отдельных местах находятся группы клеток эпидермиса с утонченными стенками (так называемые гидропорты). Считается, что они играют большую роль в поглощении воды и растворенных минеральных солей, их всасывающая деятельность хорошо демонстрируется поглощением краски или частиц туши, быстро окрашивающих гидропорты.

ВОЗДУХ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Воздушное питание зеленого растения — фотосинтез — связано с потреблением CO_2 — одного из газов воздуха. Другой компонент воздуха — O_2 необходим растениям (как и всем живым организмам) для дыхания. Поэтому газовая среда, содержащая необходимые компоненты воздуха, является для растений прямодействующим экологическим фактором первостепенного значения.

Но воздух — это также и та материальная среда, которая окружает тело наземных растений; поэтому для растений безразличны и ее механические влияния.

ДВИЖЕНИЕ ВОЗДУХА

Среди свойств воздушной среды, имеющих существенное экологическое значение для растений, следует назвать движение воздуха. Это могут быть конвекционные токи воздуха в вертикальном направлении и горизонтальное перемещение воздушных масс — ветер. Первые влияют главным образом на тепловой режим (перемешивание, стекание холодных масс в депрессии, на лесные поляны и вырубки и т. д.) и непосредственное значение для растений имеют лишь там, где способствуют переносу пыльцы или чрезвычайно мелких семян (например, у орхидных в ельниках с массой семян 0,002 мг). Более существенную роль в жизни растений играет горизонтальное перемещение воздуха — ветер.

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

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

Постоянно дующие односторонние ветры вызывают различные деформации роста деревьев: эксцентричный прирост стволовой древесины (рис. 122), наклон стволов под давлением ветра; однобокость кроны. В особо ветреных местообитаниях (морские берега, горные ущелья) кроны деревьев приобретают «флаговую» форму, вытянутую под влиянием господствующих ветров в подветренную сторону (рис. 123, 124).

Механическое действие ветра на растения усиливается, если ве-

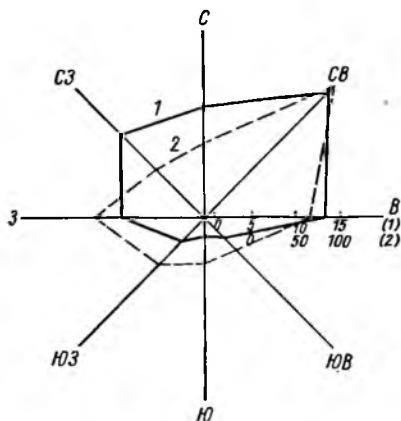


Рис. 122. Деформирующее влияние господствующих ветров на радиальный прирост ствола лиственницы на Таймыре (по Ловеллиусу Н. В., 1973):

1 — величина годичного прироста ствола по румбам, 2 — повторяемость ветров (по направлению)

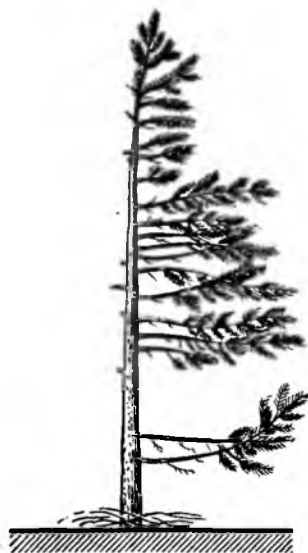


Рис. 123. Ель с односторонней кроной (соответственно направлению господствующих ветров) на верхней границе леса. Высокие Татры, Чехословакия (по Plesník P., 1971)

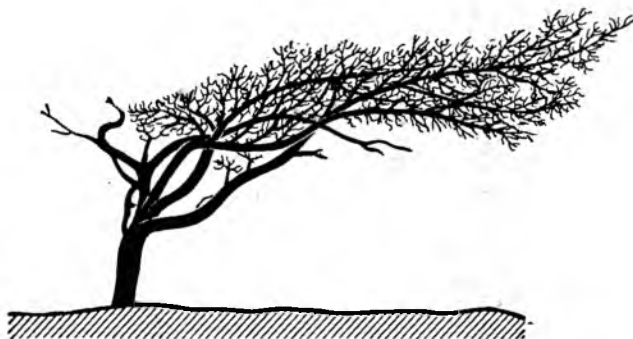
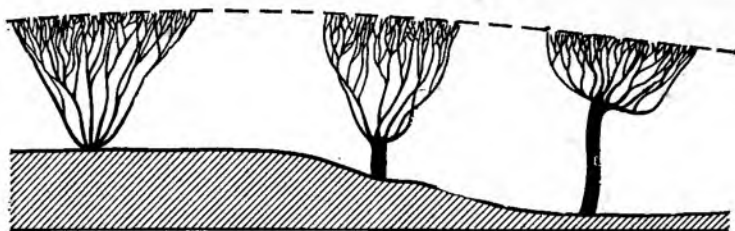


Рис. 124. Флаговая форма сосны на побережье Балтийского моря близ Ростка (по Wachs H., 1953)



А



Б

Рис. 125. Столовые формы древесных пород. А — береза на северной границе леса (по Fries E., 1913); Б — ель на склоне Беланских Татр, Чехословакия (по Plesník P., 1971). Пунктир — граница снежного покрова

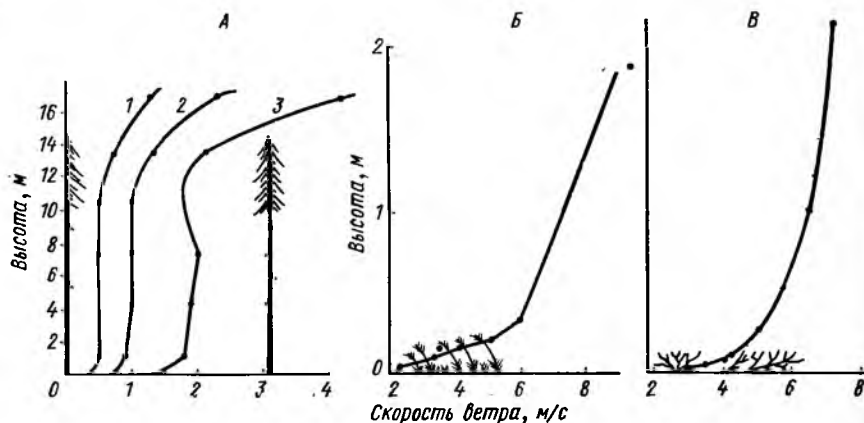


Рис. 126. Изменение скорости ветра в растительном покрове. А — в лесу (по Гейгеру Р., 1960), при скорости ветра над кронами:

1 — 1,5 м/с, 2 — 2,5 м/с, 3 — 4 м/с;

Б — в степи (по Stocker O., 1933); В — в тундре (по Wilson J., 1959)

тер несет мелкие частицы песка или снега (абразивный эффект ветра). Ветропесчаный поток в пустынных областях иссекает листья и ветви, обтачивает кору. Более других страдают виды со сравнительно крупной листовой пластинкой (тополя, а в городских посадках — сирень, белая акация), в то время как мелколистны и афилльные ксерофиты оказываются более устойчивыми.

В арктических и высокогорных местообитаниях, подверженных влиянию ветра, губительное действие оказывает «снежная коррозия» — иссечение растений частицами снега, несущимися с большой скоростью. Под ее влиянием гибнут все части растений, которые зимой выступают над снежным покровом, — происходит «подстрижка» растительного покрова до уровня снега. В высокогорьях «снежная коррозия» приводит к образованию «столовых форм» деревьев и кустарников с плоской и низкой кроной (рис. 125). На Шпицбергене отмечено одностороннее отмирание растений-подушек с наветренной стороны.

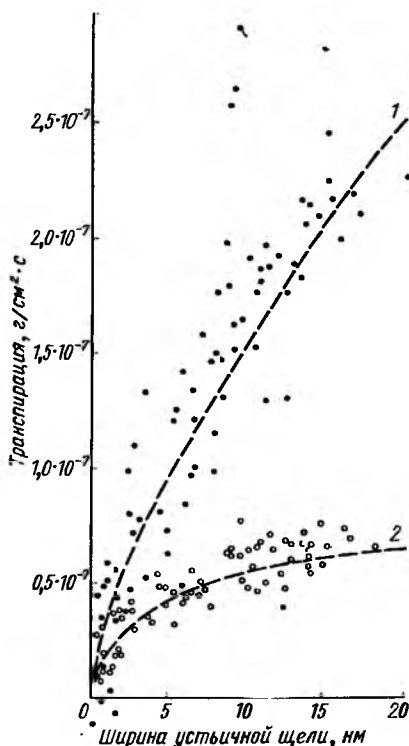


Рис. 127. Влияние ширины устьичных щелей на транспирацию листьев *Zebrina* (по Bange G., 1953):

1 — при ветре, 2 — при штиле

Арктические и горные растения благодаря приземистому росту отчасти избегают влияния сильного ветра (см. с. 83), так как близ поверхности земли происходит сильное торможение ветра (рис. 126). Еще больше торможение усиливается самим растительным покровом. Поэтому даже при штормовых ветрах приземистые облиственные растения редко подвергаются действию ветра со скоростью, большей чем 10 м/с. Но если ползучим побегам карли-

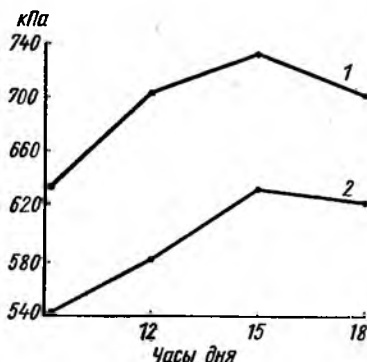


Рис. 128. Различия осмотического давления в листьях на наветренной (1) и подветренной (2) сторонах куста облепихи *Hippophae rhamnoides*, растущего на морском берегу (по Steubing L., 1962)

ковых полярных ив искусственно придать вертикальное положение, они очень быстро погибнут.

Действие ветра сказывается и на физиологических процессах. Хотя существует общее представление об иссушающем влиянии ветра на растения, специальные исследования показывают, что у разных видов транспирация меняется под действием ветра неодинаково (в основном в связи с поведением устьиц): у одних даже небольшой ветер сильно повышает отдачу воды, у других она на ветру не меняется или даже снижается. Как показано на рис. 127, при ветре усиливается регулирующая роль устьиц, тогда как в безветренную погоду она проявляется лишь при сильно суженных устьицах. Однако в особо ветреных местообитаниях (например, на приморских скалах островов Балтийского моря) у растений ясно прослеживаются признаки ксероморфоза и угнетения водного режима (например, повышение осмотического давления), причем они гораздо более заметны на наветренной стороне кустов (рис. 128).

Безлистные растения, лишь в небольшой степени ослабляющие ветер, очевидно, страдают от иссушения сильнее. У пустынных афилльных ксерофитов (саксаулы, черкезы) при сильных ветрах прирост годичных побегов снижается в 2—3 раза по сравнению с посадками в «ветровой тени»; содержание воды при ветре 13 м/с в веточках саксаула падает до 45, у черкеза — до 40% (при штиле — 72 и 65%).

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

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

Но ветер играет в жизни растений и положительную роль. Без него было бы невозможно опыление большой группы анемофильных растений (около 10% всех видов покрытосеменных). К их числу принадлежат многие древесные породы, почти все злаки, осоковые, хмель, конопля и др. Анемофилов довольно много в тех условиях, где насекомые немногочисленны (в высокогорьях у границы снегов, в Арктике).

Анемофилы имеют ряд приспособлений, облегчающих перенос пыльцы ветром: раннее цветение (например, древесных и кустарниковых пород) до распускания листьев, особое устройство цветков или соцветий (качающиеся тычинки у злаков и конопли; тычиночные нити у крапивы, которые с силой раскручиваются и выбрасывают пыльцу; сережки, раскачиваемые ветром, и т. д.). Пыльца легкая, сухая, сыпучая, образуется у некоторых анемофилов в ог-

ромных количествах. Например, у кукурузы в мужской метелке до 50 млн. пылинок (стоит также вспомнить «серный цвет» — пыльцу сосны, иногда покрывающую в период «цветения» почву сплошной пленкой, или рассказ Ч. Дарвина о том, как во время его кругосветного путешествия близ берегов Северной Америки приходилось сметать с палубы целыми ведрами пыльцу хвойных и злаков). Пыльцевые зерна анемофилов имеют тонкую экзину без скульптурных образований, нередко воздушные мешки, что облегчает их массу (рис. 129). Пыльца разносится на далекие расстояния — десятки и сотни километров: так, пыльца дуба обнаружена на о. Гельголанд (Балтийское море), а ближайшая дубовая роща находится на материке (в 60 км). Столь далекий занос не всегда обеспечивает опыление, так как пыльца анемофилов недолговечна (легко высыхает). Сфера эффективного опыления ограничена короткими дистанциями, поэтому для анемофилов большую роль играет их массовое произрастание в сообществах.

Вероятность опыления ветром повышается, если в воздухе много пыльцы. Этому способствует одновременное раскрытие пыльников у растений всей популяции, хорошо изученное у злаков. Есть злаки с утренним, вечерним, дневным цветением. Удивительное явление представляет внезапное, массовое и стремительное раскрытие пыльников (в пределах 3—5 мин) у пырея, костра безостого, типчака.

Ветер распространяет семена и плоды анемохорных растений. Переносу их ветром способствуют очень малые размеры (например, у орхидных, заразиховых, некоторых вересковых), а у более крупных плодов и семян существуют различные «аэродинамические» приспособления, придающие им парусность и летучесть (рис. 130). Это волоски (семена ив, тополей, кипрея), крылатые выросты (клен, ясень, щавель, ель и др.), перистые ости у ковылей и других злаков, вздутые оболочки плодов (смирновия, осока вздутая и др.) и т. п. Дальность переноса семян анемохоров бывает очень велика — до 40 км. Приспособления к перенесению ветром нередко дополняются у семян анемохоров деталями, облегчающими углубление в почву. Так, у ковылей основание перистой ости винтообразно закручено и весьма гигроскопично: при изменении влажности воздуха оно раскручивается, сообщая семени вращательные движения, помогающие ему ввинчиваться в землю (обратному движению мешает венчик волосков на семени, удерживающий его в почве).

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

У некоторых анемохоров приспособления к переносу семян ветром выражаются не только в строении самих семян, но и в облике и форме роста всего растения. Таковы степные и пустынные

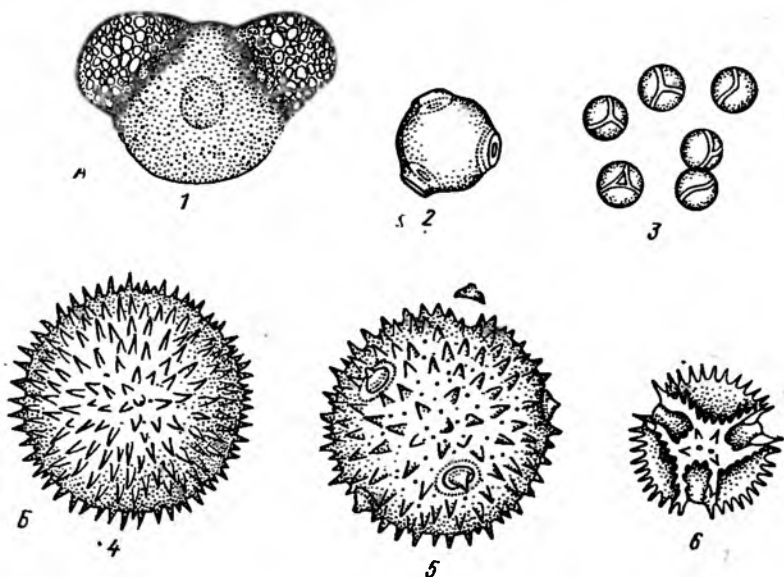


Рис. 129. Различие формы пыльцы у ветроопыляемых (А) и насекомоопыляемых (Б) растений (по Комарову В. Л., 1949):

1 — сосна, 2 — береза, 3 — конопля, 4 — мальва, 5 — тыква, 6 — цикорий

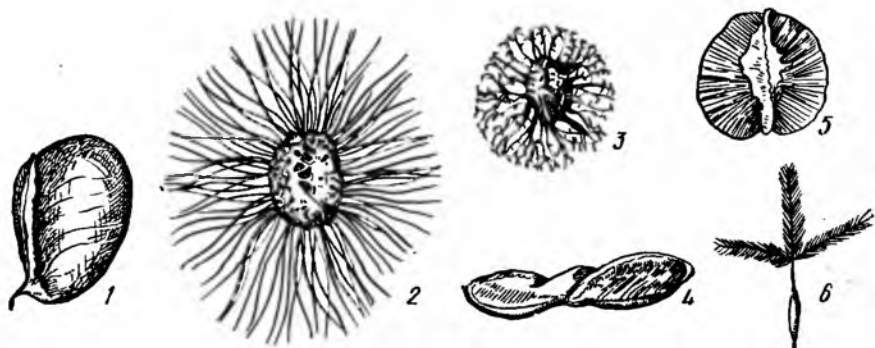


Рис. 130. Плоды анемохорных растений пустыни (по Кожевникову А. В., 1951):

1 — *Smirnowia turkestanica* (тип дирижабля), 2, 3, 5 — разные виды рода *Calligonum* (плоды с выростами и крылатками), 4 — *Ammodendron conollyi* (тип пропеллера), 6 — *Aristida pennata* (тип парашюта)

растения, относимые к группе «перекати-поле» — многолетники из родов качим — *Gypsophila*, кермек — *Limonium*, зопник — *Phlomis*, лук — *Allium* и др., а также некоторые однолетники африканских пустынь, известные под общим названием «иерихонских роз». В результате многократного ветвления стебля и отгибания книзу нижних веточек растения к моменту созревания семян приобретают форму шарообразного куста, представляющего большую парусную поверхность (рис. 131). Такой высохший на корню шар размером от нескольких сантиметров до метра легко отламывается и перекачивается ветром по степи на далекие расстояния, рассеивая по пути созревшие семена. Интересно, что семена высыпаются не сразу, а постепенно, благодаря особым деталям строения коробочек, задерживающим высыпание семян (волоски на внутренних стенках у степной «травы ветра» — *Phlomis herba venti*, узкие щели у качима и др.). Это обеспечивает обсеменение больших территорий. Растения формы «перекати-поле» — обитатели обширных, открытых ветру пространств — степей, пустынь; встречаются они и на приморских пляжах (например, на о. Ява).

Насколько действенна роль ветра в распространении зачатков, свидетельствует история заселения о. Кракатау в Индонезии, на котором извержение вулкана в 1885 г. уничтожило все живое. Этот остров, находящийся на расстоянии 37 км от ближайшего очага растительности, уже через 3 года имел флору из 15, а через 25 лет — из 28 видов, причем все мхи и папоротники и большинство видов цветковых были представлены анемохорами (лишь некоторые цветковые были занесены птицами и океанскими течениями). Через 50 лет после извержения остров уже был покрыт густым лесом.

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



Рис. 131. Кермек *Statice Gmelini* (по Алахину В. В., 1950).

А — в фазе цветения; Б — в фазе плодоношения (растение отломилось и образовало «перекати-поле»)

логический фактор, и косвеннодействующий фактор, определяющий общую экологическую обстановку жизни растений.

ГАЗОВЫЙ СОСТАВ ВОЗДУХА

Содержание кислорода в воздухе (21%) практически постоянно, небольшие его колебания не имеют существенного значения, и можно считать, что наземные растения всегда полностью им обеспечены. Недостаток кислорода могут испытывать лишь их корневые системы (на переувлажненных, заболоченных или слишком уплотненных почвах) или надземные части растений при длительном затоплении (подробнее см. на с. 122).

Газообразный азот воздуха в целом представляет для растений безразличный фактор (исключение составляют лишь виды, живущие в симбиозе с азотфиксирующими бактериями). То же относится и к содержащимся в воздухе инертным газам.

Весьма существенный экологический фактор для зеленых фотосинтезирующих растений — углекислота воздуха. Естественных источников CO_2 несколько (табл. 13), из них наиболее важные — ды-

Таблица 13. Баланс углекислоты на Земле (по Кобак К. И., 1964, с использованием данных разных авторов)

Образование CO_2	Количество, т	%	Потребление CO_2	Количество, т	%
Ювенильная CO_2	$0,014 \cdot 10^{10}$	0,09	При выветривании силикатов	$0,0143 \cdot 10^{10}$	9,09
Пожары в лесах и степях	$0,060 \cdot 10^{10}$	0,38	Ассимиляция наземными растениями	$6,31 \cdot 10^{10}$	40,60
Дыхание, брожение, гниение наземных и морских организмов	$8,91 \cdot 10^{10}$	56,09			
Выделение CO_2 с поверхности почвы .	$5,80 \cdot 10^{10}$	38,00	Ассимиляция морскими растениями	$9,17 \cdot 10^{10}$	59,31
Дыхание животных	$0,22 \cdot 10^{10}$	1,28			
Дыхание людей .	$0,05 \cdot 10^{10}$	0,32			
Сжигание топлива	$0,60 \cdot 10^{10}$	3,08			
Индустриальное сжигание известняка	$0,007 \cdot 10^{10}$	0,04			
Итого . . .	$15,66 \cdot 10^{10}$	100			

хание наземных и водных организмов, гниение органических остатков, брожение и т. д., а также «дыхание почвы» (табл. 14, рис. 132), при котором CO_2 выделяется в процессе жизнедеятельности почвенных микроорганизмов и грибов, разлагающих органические остатки, и в процессе дыхания корней высших растений.

Таблица 14. Ежегодное выделение углекислоты с поверхности почвы на Земле (по Кобак К. И., 1964, с использованием данных разных авторов)

Почвы	Занимаемая площадь, %	Выделение CO_2	
		за сутки, кг/га	за год, кг·10 ⁴
Подзолистые	9	50—80	67
Черноземы и черные тропические . .	6	100	134
Серые и бурые лесные	7	80	92
Каштановые и красно-бурые	7	40	46
Пустынные	17	5—10	38
Красноземы и латериты	19	40	175
Аллювиальные	4	11	10
Горные	16	5	18
Всего			5,8·10¹⁰ т

Содержание CO_2 в атмосферном воздухе составляет в среднем 0,03 об. % (или около 300 ppm¹). Относительное постоянство поддерживается благодаря равновесию всех составляющих биогеохимического круговорота углерода и буферной роли поверхности Мирового океана. Однако в последние десятилетия благодаря интенсивному сжиганию топлива (т. е. поступлению в атмосферу углерода, выведенного из круговорота в прежние геологические эпохи) концентрация содержания CO_2 в воздухе постоянно увеличивается (рис. 133). Средняя цифра на 1970 г. составляет 320 ppm. Согласно прогнозам потребления топлива к 2000 году она может достигнуть 380—400, а к 2300 году — 420—450 ppm.

Концентрация CO_2 в воздухе, окружающем растения, неодинакова на разной высоте. Вертикальный градиент CO_2 хорошо выражен в густом растительном покрове, особенно в лесных сообществах: благодаря интенсивному «дыханию почвы» и разложению подстилки припочвенный слой воздуха обычно обогащен углекислотой (рис. 134), а плотный растительный покров препятствует быстрой диффузии выделяемой углекислоты.

Минимум углекислоты в вертикальном профиле обычно находится в области крон, потребляю-

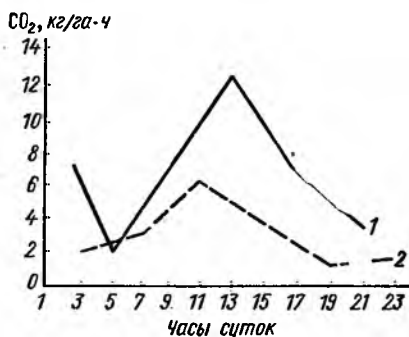


Рис. 132. Выделение CO_2 в лесу с поверхности почвы (по Зонну С. В., 1964).

Почва: 1 — с лесной подстилкой, 2 — оголенная

¹ ppm — одна миллионная доля (part per million).

ших большие количества CO_2 при фотосинтезе. Поскольку баланс CO_2 внутри растительного сообщества зависит от состава почвенной микрофлоры, особенностей почвы и подстилки, ассимиляционной активности и массы растений и ряда других причин, концентрация углекислоты в разных участках растительного покрова весьма различна.

Изменения содержания CO_2 в воздухе в течение суток в первую очередь связаны с ее дневным потреблением на фотосинтез, поэто-

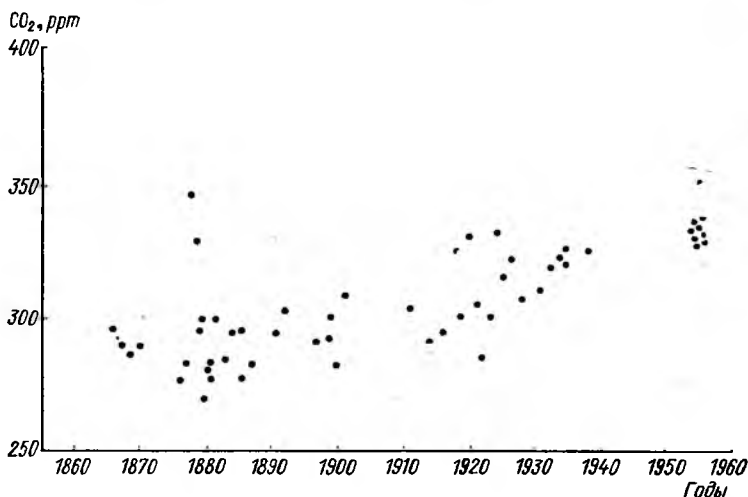


Рис. 133. Изменение содержания углекислого газа в воздухе за столетие 1860—1960 гг. (по Busch K., 1960, с использованием данных многих авторов по европейскому континенту)

му дневное уменьшение CO_2 в растительных сообществах обычно четко прослеживается (рис. 134) и может достигать примерно 25—30% утреннего содержания. На этом явлении основан расчетный аэродинамический метод определения интенсивности фотосинтеза участка растительного покрова (сравнение «потоков углекислоты» в растительном сообществе и вне его). Отмечаются и колебания в течение вегетационного сезона

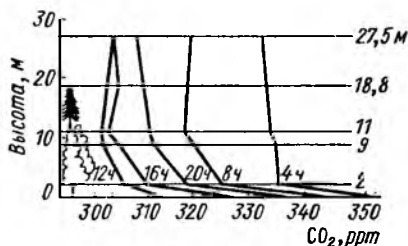


Рис. 134. Вертикальное распределение содержания CO_2 в воздухе в лесу в разные часы суток (по Huber B., 1960)

в течение вегетационного сезона (рис. 135), обусловленные как изменением ассимиляционной деятельности растений, так и динамикой экологических факторов — увлажнения почвы, ее аэрации, температуры, влияющих на деятельность почвенной микрофлоры. Так, замечено, что в северных областях после длительных дождей содержание углекислоты в

приземном слое воздуха снижается, поскольку при насыщении почвы водой для микроорганизмов наступают анаэробные условия. В более южных, сухих областях угнетение «дыхания почвы» и уменьшение CO_2 в приземном слое воздуха вызываются продолжительным отсутствием дождя — засухой, тормозящей деятельность микроорганизмов, а после дождей концентрация CO_2 в воздухе, напротив, возрастает.

Достаточно ли углекислоты, содержащейся в воздухе, для фотосинтеза растений? Ответ на этот вопрос дают эксперименты с ис-

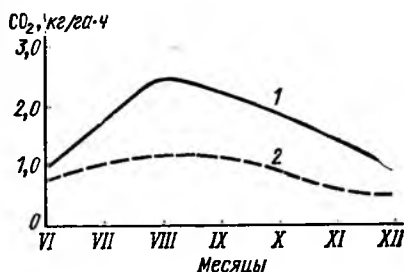


Рис. 135. Сезонная динамика выделения CO_2 из почвы в буковых лесах (по Зонну С. В., 1964).

Почва: 1 — с лесной подстилкой, 2 — оголенная

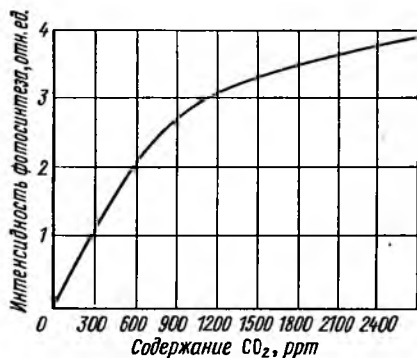


Рис. 136. Зависимость фотосинтеза сосны от содержания CO_2 в воздухе (по Walter H., 1960)

кусственным обогащением воздуха CO_2 . Оказывается, при большей, чем 300 ppm, концентрации CO_2 фотосинтез у растений значительно повышается, и «плато насыщения» на углекислотной кривой фотосинтеза лежит в области концентраций, в несколько раз превышающих естественную (рис. 136). Иными словами, все зеленые растения работают на «голодном углекислотном пайке», и в современных условиях содержание углекислоты в воздухе служит фактором, ограничивающим фотосинтез.

Это обстоятельство привело к мысли об использовании «углекислотного удобрения» в закрытом грунте. В экспериментальных работах получен положительный эффект, однако практическое использование этого приема встречает ряд трудностей (в том числе необходимость одновременной интенсификации и других экологических факторов).

Большой избыток CO_2 в воздухе (несколько процентов), как показали экспериментальные работы, действует на растения угнетающе: подавляется дыхание, расстраиваются ростовые процессы, т. е. наступает своего рода «удушье». Однако почвенные водоросли нормально живут и функционируют при повышенной концентрации

CO_2 в почвенном воздухе, которая служит для них естественным экологическим фоном.

При резком обеднении воздуха CO_2 (см. рис. 136) фотосинтез снижается. Уменьшение парциального давления CO_2 могло бы, в частности, отразиться на фотосинтезе горных растений, произрастающих на больших высотах; однако теоретические расчеты показывают, что в этом случае возрастает скорость диффузии CO_2 в мезофилл листа, что в известной степени компенсирует углекислотное питание.

ПОЧВЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Значение почвы определяется, во-первых, тем, что она представляет собой опорный субстрат для огромного большинства наземных и водных растений, а во-вторых, тем, что из нее растения получают необходимые для жизни минеральные вещества и воду, составляющие наряду с продуктами фотосинтеза основу для построения тела растения.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВЕННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Свойства почвы разнообразны. Остановимся здесь лишь на основных, определяющих наиболее существенные для растений режимы — водный, воздушный, тепловой и солевой.

Механический состав почвы определяется соотношением твердых частиц различных размеров: от обломков породы диаметром в несколько десятков сантиметров до коллоидных частиц размером в сотые доли микрона. В зависимости от содержания песчаных (крупнее 0,01 мм, или «физический песок») и глинистых частиц (мельче 0,01 мм, или «физическая глина») различают песчаные, супесчаные, суглинистые и глинистые почвы (табл. 15).

Таблица 15. Содержание «физической глины» в почвах разного механического состава (в % от массы почвы) (по Качинскому Н. А., 1975)

Почвы			Название почвы по механическому составу
подзолистого типа почво- образования	степного тн- па почво- образования	солонцы и сильно солон- цеватые	
0—5	0—5	0—5	Песчаная рыхлая
5—10	5—10	5—10	» связная
10—20	10—20	10—15	Супесчаная
20—30	20—30	15—20	Суглинистая легкая
30—45	30—45	20—30	» средняя
45—50	45—60	30—40	» тяжелая
50—65	60—75	40—50	Глинистая легкая
65—80	75—85	50—65	» средняя
>80	>85	>65	» тяжелая

Преобладание тех или иных частиц придает почве определенные свойства. Например, почвы с преобладанием песка (или почвы легкого механического состава) плохо задерживают выпадаю-

щие осадки; восходящий капиллярный ток влаги в них ограничен. Напротив, в тяжелых (глинистых) почвах хорошо выражен восходящий капиллярный ток влаги, больше водоудерживающая способность (а следовательно, и количество недоступной растениям влаги). От механического состава почвы в сильной степени зависят также ее тепловой и воздушный режим, способность к поглощению минеральных веществ поверхностью почвенных частиц и другие свойства.

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

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

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

Коллоиды почвы. Большое значение для растений имеет содержание в почве коллоидов — минеральных (очень мелких частиц, образующихся в результате выветривания горных пород), органических (появляющихся при разрушении органических остатков) и органо-минеральных. В связи с очень малыми размерами частиц почвенные коллоиды имеют огромную суммарную поверхность: например, на 1 см³ почвы около 6 тыс. м² (более половины

гектара!). Этим объясняется их большая способность к физической адсорбции — поглощению и удержанию воды и растворенных в ней питательных веществ на своей поверхности. Наряду с другими видами поглощения (механическим, физико-химическим, или обменным, химическим) физическая адсорбция определяет поглощательную способность почвы, вследствие чего эта часть почвы (коллоиды и тончайшие частицы ила) получила название почвенного поглощающего комплекса.

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

Исключительно важен для почвенного питания растений солевой режим почвы, который характеризуется содержанием и доступностью в почвенном растворе солей элементов, необходимых для жизнедеятельности растений (азота, калия, фосфора, кальция, серы, железа и др.). Некоторые вещества (железо, алюминий) обычно имеются в почве в количествах, достаточных для питания растений; другие, например азот, калий, фосфор, потребляемые растениями в наибольших дозах, часто оказываются в недостатке. Весьма существенна для нормального течения многих физиологических процессов растения обеспеченность почвы микроэлементами — медью, бором, марганцем, иодом и др.

Формы почвенной воды и ее значение для растений были рассмотрены выше.

Почвенный воздух, заполняющий поры, необходим для дыхания и нормального течения других физиологических процессов, происходящих в корнях растений. Его количество в почве определяется особенностями ее структуры (наличие пор, скважин), а также и ее водным режимом. В сухой почве все скважины заняты воздухом; по мере ее увлажнения воздух вытесняется водой, а часть составляющих его газов растворяется в почвенной воде. Для нормального роста растений почва должна содержать и воду (в мелких и средних порах), и воздух (в крупных порах). По составу почвенный воздух сильно отличается от атмосферного, в основном повышенным содержанием CO_2 (до 10%), образующегося при дыхании корней и почвенных организмов, а также сниженным содержанием кислорода. Состав воздуха в почве значительно меняется в разных горизонтах в зависимости от времени года, режима увлажнения и других причин. Под влиянием различных факторов (выдувания, теплового расширения, диффузии газов, изменений атмос-

ферного давления) почвенный воздух постоянно обновляется, что очень существенно для жизнедеятельности корней растений и почвенной микрофлоры.

Живое население почвы. Почва населена огромным количеством бесхлорофилльных микроорганизмов (бактерий, грибов, актиномицетов, простейших), а также водорослей, которые служат важным и необходимым звеном в общем круговороте веществ в природе: они разлагают органические и сложные неорганические вещества почвы и делают их доступными корням растений. Без деятельности почвенных микроорганизмов невозможны почвообразовательный процесс и плодородие почвы. (В. Р. Вильямс называл земледелие культурой почвенных микроорганизмов.)

Количество микроорганизмов в почве измеряется сотнями тысяч, миллионами и даже миллиардами в 1 г почвы. А их ничтожные размеры при столь большом количестве создают огромную поверхность соприкосновения с почвой, что обуславливает их большую активность в химических процессах. Ориентировочно поверхность микробного населения на 1 га пахотной почвы оценивают в 500 га.

Не менее важно для почвообразовательного процесса участие грибов, разрушающих лесную подстилку (шляпочные, многие плесневые и дрожжевые), а также актиномицетов.

В почве всегда содержится и некоторое количество водорослей (известно более 250 видов из группы зеленых, синезеленых и диатомовых) вплоть до глубины 1 м. Водоросли верхних слоев почвы в основном автотрофы, глубоководные переходят на гетеротрофное питание. Их роль заключается в изменении газового состава воздуха при фотосинтезе, накоплении органического вещества в почве; некоторые синезеленые водоросли способны усваивать свободный азот.

Наибольшая концентрация почвенных микроорганизмов отмечается вокруг корней и корневых волосков высших растений. Население этой зоны — так называемой *ризосферы* — является «биохимическим посредником» между растением и почвой. Используя в качестве источника питания органические остатки, микроорганизмы переводят химические соединения почвы в доступные растениям формы и вместе с тем разлагают корневые выделения растений.

Все перечисленные почвенные факторы тесно взаимосвязаны в их влиянии на жизнь растения, и нельзя сказать, что в одном случае на растение воздействует только химический состав, а в другом — биотический фактор. В целом все эти факторы определяют воздушный, солевой, водный и тепловой режимы почвы, в свою очередь находящиеся под влиянием климатических факторов, так что и в этом смысле разграничение отдельных экологических влияний достаточно условно.

Тем не менее роль почвенных факторов в жизни растений является довольно четко, и по отношению к почве выделяют ряд почвенно-экологических групп растений.

ОТНОШЕНИЕ РАСТЕНИЙ К КИСЛОТНОСТИ ПОЧВЫ

Из химических почвенных факторов для растений весьма существенна реакция почвенного раствора, или степень кислотности, выражаемая отрицательным логарифмом концентрации (точнее, активности) водородных ионов (рН).

Степень кислотности зависит от содержания в почвенном растворе водородных ионов, а также обменных ионов водорода и алюминия в почвенном поглощающем комплексе. В разных почвах рН варьирует от 3 до 11. Режим кислотности почв складывается под влиянием целого комплекса факторов: свойств материнской породы (например, граниты дают продукты выветривания с кислой реакцией), грунтовых вод (в частности, насыщенности их известью), климатических условий. При обилии осадков и недостатке тепла разложение органических остатков идет с образованием большого количества растворимых органических кислот, которые и сообщают почвенному раствору кислую реакцию, особенно в тех случаях, когда почва содержит мало извести. Такое явление имеет место при подзолообразовании под лесной растительностью северных и умеренных широт, а также на болотах при разложении торфа. Так, под хвойными лесами европейской части СССР рН составляет около 5; торф сфагновых болот имеет рН около 4—4,5, осоковых — 5—6.

Сама растительность может способствовать установлению той или иной величины рН в почве. В хвое ели содержится большое количество смоляных кислот, дающих кислые продукты разложения, в то время как в хвое лиственницы аккумулируется много извести, и потому под лиственничными лесами реакция почвенно-



Рис. 137. Влияние различной кислотности субстрата на рост *Senecio sylvaticus* (А) и *Sphagnum rubellum* (Б) (по Шенникову А. П., 1950)

го раствора менее кислая. Сильнощелочная реакция (рН 9,2—9,9) создается в верхнем слое почвы (корке) под кронами пустынных деревьев и кустарников (саксаула, черкеза), опад которых содержит большое количество подщелачивающих солей.

Значение рН почвенного раствора для растений определяется тем, что многие процессы обмена веществ с окружающей средой происходят в ограниченной зоне рН. Кислотность почвенного раствора оказывает также сильное влияние на состав и деятельность почвенных микроорганизмов, что в свою очередь отражается на условиях жизни растений. Сильнокислая или сильнощелочная реакция подавляет активность наиболее важных групп почвенной микрофлоры (бактерий нитрифицирующих, азотфиксирующих и др.).

Растения неодинаково относятся к кислотности почвы. Это можно установить как по результатам выращивания их в эксперименте с определенным диапазоном рН (рис. 137), так и по распространению видов и целых растительных группировок в природных условиях на почвах с разной кислотностью (рис. 138). Во флоре каждого района есть растения, приуроченные к почвам с более кислой реакцией, с нейтральной или близкой к ней, или к почвам более или менее щелочным (табл. 16).

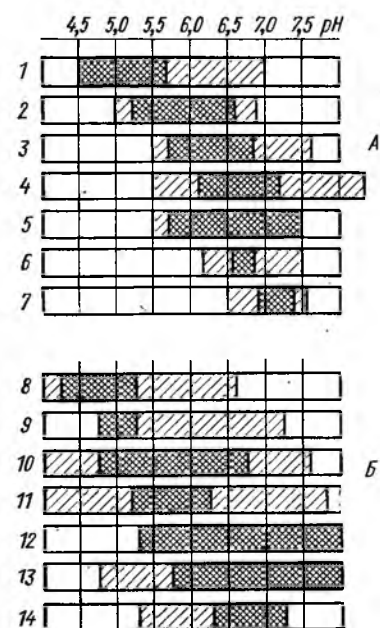


Рис. 138. Распространение некоторых видов растений в зависимости от кислотности почвы (по Шенникову А. П., 1950; Иванову А. Ф., 1970). А — древесные породы; Б — луговые травы:

1 — *Abies sibirica*, 2 — *Picea abies*, 3 — *Tilia cordata*, 4 — *Quercus robur*, 5 — *Ulmus laevis*, 6 — *Acer platanoides*, 7 — *Juglans cinerea*, 8 — *Nardus stricta*, 9 — *Carex canescens*, 10 — *Agrostis vulgaris*, 11 — *Deschampsia caespitosa*, 12 — *Phleum pratense*, 13 — *Trifolium pratense*, 14 — *Astragalus danicus*. Густая штриховка — область оптимума или наибольшего обилия вида

Растения, предпочитающие кислые почвы с небольшим значением рН, называют ацидофилами, противоположный тип (растения щелочных почв) — базифилами (базофилами), а растения почв с нейтральной реакцией — нейтрофилами. Есть также большая группа растений, безразличных к кислотности почв и способных произрастать в широком диапазоне рН (от 4 до 7). Наконец, у отдельных видов имеются два оптимума в разных областях рН в связи с тем, что они приурочены к резко различным местообитаниям.

Приуроченность растений к почвам с определенным значением рН дает возможность использовать растительность в качестве индикатора почвенных условий по степени кислотности.

Таблица 16. Растения-индикаторы¹ кислотности и степени богатства почвы
(по Раменскому Л. Г. и др., 1956)

Степень шка- лы богатства почвы	pH	Характеристика и распро- странение почв	Примеры растений-индикаторов
1—3	4,0—4,5	Особо бедные почвы (сильно выщелоченные песчаные и супесчаные); олиготрофный торф верховых болот	<i>Andromeda polifolia</i> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Carex pauciflora</i> , <i>Cassandra calyculata</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Polytrichum commune</i>
4—6	5,0—5,5	Бедные почвы (выщелоченные, нередко песчаные и супесчаные). Бедные суходольные луга лесной зоны, сосновые боры и субори. Торф верховых и переходных болот	<i>Agrostis canina</i> , <i>Atchimilla vulgaris</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Molinia coerulea</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <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	<i>Briza media</i> , <i>Carex aquatilis</i> , <i>Equisetum palustre</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Polygonum bistorta</i>
10—13	6,0—7,5	Довольно богатые почвы (луговые, суглинистые, выщелоченные черноземы). Пойменные луга, низинные луга и болота, степи, дубравы	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Carex vesticaria</i> , <i>Centaurea jacea</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Glechoma hirsuta</i> , <i>Humulus lupulus</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>
14—16	7,0—7,5	Богатые почвы (черноземы, каштановые и др.). Степи, пустыни, некоторые полупустыни	<i>Alopecurus ventricosus</i> , <i>Carex hirta</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Koeleria gracilis</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Medicago lupulina</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Thymus marschallianus</i>

¹ При массовом или обильном произрастании.

Индикаторами наиболее кислых почв служат такие типичные ацидофилы (pH 3,5—4,5), как вереск, белоус, щучка извилистая, щавелек малый. Среднекислые и слабокислые почвы (pH 4,5—6,5) занимают ацидофилы с более широкой экологической амплитудой или мезофиты, выносливые к кислотности: полевица собачья — *Agrostis canina*, вейник ланцетный — *Calamagrostis lanceolata*, щучка дернистая — *Deschampsia caespitosa*, лютик едкий — *Ranunculus acris*, погребок большой — *Alectorolophus major*. Индикаторы нейтральных и околонеutralных почв — большая группа растений, среди которых такие обычные виды, как трясунка средняя — *Briza media*, лисохвост луговой — *Alopecurus pratensis*, овсяница луговая — *Festuca pratensis*, печеночница благородная — *Hepatica nobilis*, сныть — *Aegopodium podagraria*. На щелочных почвах растут песчанка высокая — *Arenaria procera*, мать-и-мачеха — *Tussilago farfara*, горчица полевая — *Sinapis arvensis*, очиток едкий — *Sedum acre*.

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

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

РАСТЕНИЯ И СОДЕРЖАНИЕ В ПОЧВЕ ВАЖНЕЙШИХ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ

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

По отношению к общему богатству почвы необходимыми элементами различают растения, распространенные преимущественно на плодородных почвах, — эу тро ф н ы е (или эвтрофные) и растения, довольствующиеся небольшим количеством питательных веществ, — оли го тро ф н ы е. Между ними можно выделить промежуточную группу мезо тро ф н ы х видов. Эти же термины применяются для характеристики условий минерального питания водных растений: различают водоемы эвтрофные, мезотрофные, олиготрофные и даже дистрофные — лишенные питательных веществ или содержащие токсические вещества.

Подробные сведения о роли отдельных элементов минерального питания в жизни растений изложены в курсах почвоведения и физиологии растений. Здесь мы остановимся на роли важнейших элементов — азота и кальция.

Азот как экологический фактор. Значение азота для растений определяется тем, что он входит в состав важнейших веществ живых клеток — белков и нуклеиновых кислот. Если животные, получая растительную или животную пищу, усваивают органические соединения азота, то растения усваивают азот в виде неорганических соединений, которые в растительном организме служат материалом для построения сложных органических азотсодержащих соединений. Таким образом, можно сказать, что растения не только «автотрофны по углероду» (по отношению к неорганическим соединениям углерода), но и «автотрофны по азоту».

Свободный азот воздуха растениям недоступен. Они потребляют азот из почвы в виде нитратов и солей аммония. Источники азота для растений — прежде всего органические остатки и органическое вещество почвы, разлагаемые почвенными микроорганизмами в процессе аммонификации и нитрификации; таким образом осуществляется минерализация соединений азота, т. е. перевод их в доступную растениям форму (ионы NO_3^- и NH_4^+). Другой источник азота — связывание свободного азота воздуха азотфиксирующими микроорганизмами, которые обитают в почвах и водоемах. Наиболее известные азотфиксаторы — бактерии из рода *Rhizobium*, образующие клубеньки на корнях бобовых; актиномицеты, обитающие в корнях ольхи, лоха, облепихи. Они выделяют вещества, вызывающие усиленное деление клеток в паренхиме корня и образование клубеньков. Азотфиксирующие бактерии живут также в узелках, образующихся в тканях листьев некоторых тропических растений. Среди азотфиксаторов есть свободноживущие микроорганизмы — бактерии *Clostridium pasteurianum*, *Azotobacter chroococcum*, некоторые актиномицеты, дрожжи, многие синезеленые водоросли (*Nostoc*, *Anabaena* и др.), а также микроорганизмы, находящиеся в симбиозе с другими растениями. Есть еще один естественный источник азота для растений — поступление из атмосферы с осадками солей азотной кислоты, которая в небольших количествах образуется при атмосферных электрических разрядах, и аммиака, который содержится в воздухе как продукт наземных процессов гниения. Но этот источник неизмеримо мал по сравнению с предыдущими.

Дополнительный источник азота для культивируемых растений — внесение в почву азотсодержащих минеральных удобрений, при производстве которых используется техническая фиксация азота воздуха.

Несмотря на то что растения «купаются в азоте» (содержание которого в атмосфере 78%), этот элемент часто бывает в дефиците. Естественными причинами служат неблагоприятные условия для деятельности почвенных микроорганизмов и поглощения солей азота корнями: высокая кислотность почвенного раствора, низкие и слишком высокие температуры, плохая аэрация почвы и т. д. Так, весьма бедны доступными формами азота почвы заболоченные, торфянистые, подстилаемые вечной мерзлотой. Азотное голодание иногда наблюдается ранней весной, когда микроорганизмы

недействительны из-за низкой температуры почвы (ниже 5°C нитрификация не идет).

Антропогенные причины обеднения почв азотом заключаются в ежегодном удалении больших количеств азота из биогеохимических циклов при сборе урожая, сенокошении, рубках леса. Возникающий дефицит азота (характерный для всех стран с интенсивным земледелием) приходится восполнять азотными удобрениями. По выражению агрохимиков, азот является фактором «в первом минимуме».

При недостатке азота в почве у растений появляются черты внешнего облика и анатомического строения, которые получили название «голодного склероза», или пейноморфоза. Отчасти они напоминают ксероморфоз (мелкие листья, мелкоклеточные ткани, утолщение клеточных стенок). К явлениям пейноморфоза, очевидно, можно отнести многие ксероморфные черты в облике арктических и болотных растений. Недостаток азота ведет к снижению содержания хлорофилла в листьях, недоразвитию побегов и цветков, карликовому росту. Поскольку азот необходим для образования белков, его дефицит может быть фактором, ограничивающим рост растений и накопление фитомассы даже в условиях, оптимальных для фотосинтеза.

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

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

В массе нитрофилы поселяются там, где почва (или заменяющий ее субстрат) постоянно обогащается азотом через экскременты животных. Например, в лесостепных дубравах под деревьями, на которых размещаются колонии серой цапли, весьма обильны заросли крапивы; на пастбищах, в местах скопления навоза, пятнами разрастаются нитрофильные травы; нитрофильные лишай-

ники покрывают скалы на островах с «птичьими базарами», а в городах они встречаются на перилах мостов, стенах, карнизах — в местах массовых поселений голубей.

Интересно, что в опытах прорастание семян нитрофилов заметно стимулируется при добавлении больших доз нитратов (0,05—0,1 М/л KNO_3), в то время как у менее требовательных к азоту видов такие дозы действуют угнетающе как на прорастание семян, так и на рост растений.

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

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

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

Отношение растений к кальцию — своего рода негативное отражение их отношения к кислотности (поскольку кислотность и богатство почвы кальцием — факторы-антагонисты). Растения карбонатных почв, содержащих более 3% карбонатов и вскипающих с поверхности, называют кальциефилами (язвенник многолистный — *Antyllis polyphylla*, венерин башмачок — *Cypripedium calceolus*, мордовник — *Echinops ritro*). Из деревьев кальциефильны лиственница сибирская — *Larix sibirica*, бук и ясень. Растения, избегающие почв с большим содержанием извести, именуют кальциефобами (в то же время они ацидофилы): сфагновые мхи, болотные вересковые, среди древесных пород — каштан, береза бородавчатая.

В экспериментах кальциефобы отрицательно реагируют на внесение извести в почву вплоть до появления хлороза листьев и других физиологических расстройств.

Среди растений-кальциефилов особое место занимают виды, живущие в совершенно особых почвенных условиях, на почти чистом углекислом кальции, — растения меловых обнажений. Выходы мела, мергелей и других сильно карбонатных пород встречаются в средней полосе СССР по высоким берегам рек или их пересохших русел (отсюда названия — Белгород, Белгородская область). Растительный покров на них редкий и чахлый, но здесь встречаются многие необычные виды: или выходцы из гораздо более южных местообитаний (вплоть до пустынных видов в лесной зоне), или нигде более не встречающиеся представители так

называемой «меловой флоры». Это древние реликты, сохранившиеся в немногих местах Восточно-Европейской равнины, не подвергавшихся оледенению (так называемых убежищах). Недаром один из русских ботаников назвал область поселения меловой флоры — междуречье Днепра и Дона — «страной живых ископаемых», а другие исследователи дали ей имя «курской ботанической аномалии».

Интересна экология этих растений, растущих на таком необычном субстрате, как мел, почти не затронутом почвообразовательным процессом. Твердость и каменистость мела затрудняют его заселение; легче других здесь укореняются растения, у которых корни проникают в глубь породы по трещинам. Бедность субстрата гуминовыми веществами и сильнощелочная реакция почвенного раствора (рН более 8) затрудняют минеральное питание. Кроме того, здесь весьма жесткий световой режим (открытые пространства, огромное альbedo мелового субстрата), вынуждающий растения защищаться от света: у некоторых видов в поверхностных тканях листьев скапливаются экранирующие защитные вещества в виде непрозрачных кристаллов, сильно развито опушение.

Сухость меловых субстратов обуславливает обилие ксероморфных адаптивных черт. Несколько примеров характерных меловых видов: льнянка меловая — *Linaria cretacea*, норичник меловой — *Scrophularia cretacea*, иссоп меловой — *Hyssopus cretaceus*, оносма простейшая — *Onosma simplicissimum*, ясенник подмаренниковый — *Asperula galioides*. Интересно отметить, что в культуре на черноземной почве многие меловые виды теряют свои «меловые» черты и приобретают более мезофильный облик (усиливается рост, удлиняются междоузлия, листья становятся более крупными и приобретают более зеленый цвет и т. д.): Очевидно, на мелу растения находятся далеко не в оптимальных условиях, но вынуждены поселяться там, так как в иных условиях они не выносят конкуренции других растений и связанного с ней задержания почвы корнями.

Своеобразие субстратов, богатых известью, отражается на составе флоры известняков: обычно здесь велик процент эндемичных и реликтовых видов, преобладают растения-кальциефилы. Наряду с химическими свойствами известковых субстратов большое влияние на растительность оказывают их тепловой и водный режимы.

ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ НА РАСТЕНИЯ

В той или иной мере засолено около 25% всех почв нашей планеты. Избыток солей в почвенном растворе токсичен для большинства растений. Наиболее вредны легкорастворимые соли, без труда проникающие в цитоплазму: NaCl , MgCl_2 , CaCl_2 . Менее токсичны труднорастворимые соли: CaSO_4 , MgSO_4 , CaCO_3 . Как показано в многочисленных экспериментах, особенно сильно

действует на растения хлоридное засоление, в то время как сульфатное менее вредно. Меньшая токсичность сульфатного засоления, в частности, связана с тем, что в отличие от иона Cl^- ион SO_4^{2-} в небольших количествах необходим для нормального минерального питания растений, и вреден только его избыток.

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

Во влажном климате при постоянном промывании почв накопления солей не происходит, и их содержание в почвенном растворе не превышает сотых или тысячных долей процента. Исключения составляют лишь почвы, постоянно увлажняемые сильно засоленными выходами грунтовых вод или морскими приливами (по побережьям Балтийского, Белого и других северных морей). Еще один источник засоления — отложение морских солей ветром на приморских скалах (импульверизация), в большой степени влияющее на состав и размещение прибрежной растительности.

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

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

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

На засоленных почвах поселяются растения, приспособившиеся к высокому содержанию солей,— галофиты. Они отличаются специфическим видовым составом: так, есть целые «галофильные» семейства (маревых — *Chenopodiaceae*, свинчатковых — *Plumbaginaceae*, франкениевых — *Frankeniaceae*, тамариковых — *Tamaricaceae*). Флора галофитов особенно богата и разнообразна в аридных зонах. В отличие от галофитов растения незасоленных местобитаний называют гликофитами.

В зависимости от морфофизиологических особенностей и путей адаптации к засолению различают несколько групп галофитов (по Генкелю П. А.):

1. Эугалофиты (солянки). В основном это обитатели солончаков или солончаковых участков засоленных комплексов. Примеры — солерос европейский (*Salicornia europaea*), сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*), виды родов *Salsola*, *Petrosimonia*, *Suaeda*, *Obione* и др. Характерен внешний облик этих растений. Некоторые из них имеют суккулентные черты (рис. 139): редуцированные листья, мясистые членистые стебли, по периферии которых располагается ассимиляционная ткань — двухслойная палисадная паренхима, а центральная часть занята сочной водозапасающей тканью. У других (*Obione*, *Suaeda*) листья обычные, пластинчатые, но с чертами «галоморфной» структуры: сильно утолщенной и несколько суккулентной листовой пластинкой, сравнительно крупными клетками.

Связь этих черт с засоленностью почв была показана еще в конце прошлого века в опытах, в которых резкие анатомо-морфологические изменения растений вызывались поливом растворами сернокислых и хлористых солей. В более поздних работах (в том числе на культурных растениях) также показано, что при избытке солей наблюдается утолщение листовой пластинки за счет разрастания палисадной паренхимы, сни-



Рис. 139. Однолетний галофит — солерос *Salicornia europaea*:

1 — целое растение, 2 — отдельная веточка (увеличено)

жается число устьиц: лист становится более суккулентным, а размер листовой пластинки уменьшается. Такие явления наблюдаются при разных типах засоления (рис. 140).

В связи с высокой солеустойчивостью цитоплазмы эугалофиты способны поглощать и накапливать большие количества солей (до 45—50% от массы золь). По современным представлениям, соли

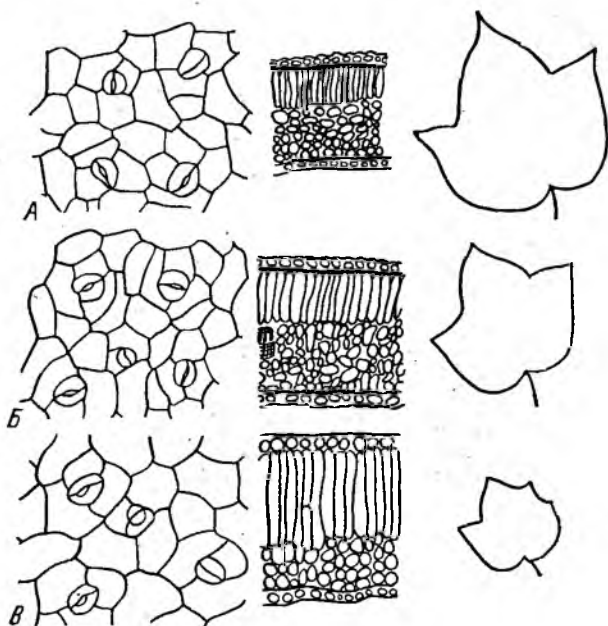


Рис. 140. Изменение строения листа хлопчатника при засолении (по Строгонову Б. П., 1973).
А — контроль; Б — сульфатное и В — хлоридное засоление

накапливаются не только в цитоплазме, но и в «инертных» образованиях клетки, которые используются как вместилища для балластных солей. Чем засоленнее почва, тем больше солей содержат растения-соленакопители. Состав ионов в теле растения обычно соответствует их соотношению в почве, хотя есть примеры избирательного накопления: так, злаки и осоковые накапливают больше К, чем Na, маревые — Na, Cl и органические анионы (главным образом, оксалат), крестоцветные — Na и SO₄. Солерос концентрирует в тканях значительное количество солей даже при малом содержании их в почве. Некоторые галофиты-соленакопители при массовом произрастании раньше даже служили источником сырья для получения соды и поташа (что отразилось и в их латинских названиях — *Salsola kali*, *S. soda*, род *Kalidium*). Опад эугалофитов способствует засолению поверхностного слоя почвы: хорошо

известно образование сцементированной солями корки под кронами саксаулов в Средней Азии, а в австралийских полупустынях существенно засоляют почву виды рода *Atriplex*. Под зарослями галофитов происходит также подщелачивание почвы.

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

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

Следует еще упомянуть о группе растений, избегающих засоления благодаря глубокой корневой системе: хотя они и могут расти на сильно засоленных почвах, их сосущие корни располагаются в глубоких малозасоленных горизонтах. Таков, например, тростник (*Phragmites communis*). Химические анализы тростника, растущего в пойме Сырдарьи на почвах, очень различных по составу и степени засоления, показывают большое однообразие состава надземных органов и особенно корней, в то же время состав растущих здесь же однолетних солянок с неглубокими корнями сильно зависит от свойств верхних засоленных горизонтов. Аналогичны тростнику кендырь сибирский (*Аprocyum sibiricum*) и другие виды. Эту группу иногда называют псевдогалофитами.

Галофиты имеют ряд биохимических особенностей, способствующих «обезвреживанию» вредных солей и выведению их из основного обмена. Это обеспечивается избирательным связыванием ионов белками цитоплазмы и органическими кислотами, а также накоплением веществ, выполняющих защитную функцию (некоторые углеводы, аминокислоты, пигменты и др.).

У многих галофитов проницаемость цитоплазмы для солей заметно снижена, она более гидрофильна, содержит много коллоидно-связанной воды, что способствует экономному расходу воды и меньшему поглощению солей.

Концентрация солей в клеточном соке галофитов обуславливает высокое осмотическое давление порядка 5000 кПа и более

(в то время как у других растений с высоким осмотическим давлением — ксерофитов — оно достигается благодаря сахарам). Повышение осмотического давления обеспечивает возможность всасывания корнями воды из концентрированного почвенного раствора.

Следует подчеркнуть, что для многих галофитов повышенная концентрация солей в почве — необходимый и благоприятный фактор. Так, 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.

Экспериментально показано благоприятное влияние умеренного засоления на разные стороны физиологии галофитов (что особенно заметно при сравнении с гликофитами). Например, при выращивании галофитов на питательной смеси с добавлением NaCl активность ферментов, ответственных за солевой обмен, остается высокой даже при концентрациях порядка 12 г/л (а у гликофитов падает уже при 3 г/л), усиливается азотный обмен и синтез белков. Происходят сдвиги и в почвенном питании: так, поглощение меченого фосфора у галофитов максимально при pH 8—9 и стимулируется ионами натрия, а у гликофитов для этого процесса оптимальна область pH 5—6, натрий же действует на него угнетающе.

Устойчивость галофитов к засолению демонстрируется также следующим опытом: у их листьев, погруженных черешками в солевой раствор, сохраняется нормальный фотосинтез, в то время как у листьев гликофитов обнаруживается угнетение фотосинтеза, разрушение хлорофилла, «солевые ожоги» (отмирание части листовых пластинок).

Однако и у самых солеустойчивых галофитов выносливость к засолению имеет предел: при резком избытке солей они испытывают угнетение. Это хорошо показано на примере солероса и других солянок в условиях очень засоленных почв.

Произрастая на сравнительно влажных солончаках, многие эугалофиты недостаточно выносливы к засухе. На более сухих почвах (например, сильно пересыхающих летом солончаковых солонцах) поселяются галофиты с теми или иными ксероморфными чертами: кокпек — *Atriplex cana* и лебеда бородавчатая — *A. verrucifera* с опушенными листьями и глубокой корневой системой, биоргун — *Anabasis salsa* с утолщенным двухслойным эпидермисом и др. На сухих столбчатых солонцах преобладают виды с ярко выраженными ксероморфными чертами: сильно опушенные и рассеченными листьями (полыни — малоцветковая и Лерха — *Artemisia pauciflora*, *A. lercheana*, ромашник — *Pyrethrum achilleifolium*) или с очень мелкими игловидными листьями (*Campylosoma monspeliacum*). На этих же почвах способны расти и некоторые выносящие засоление степные ксерофиты, например

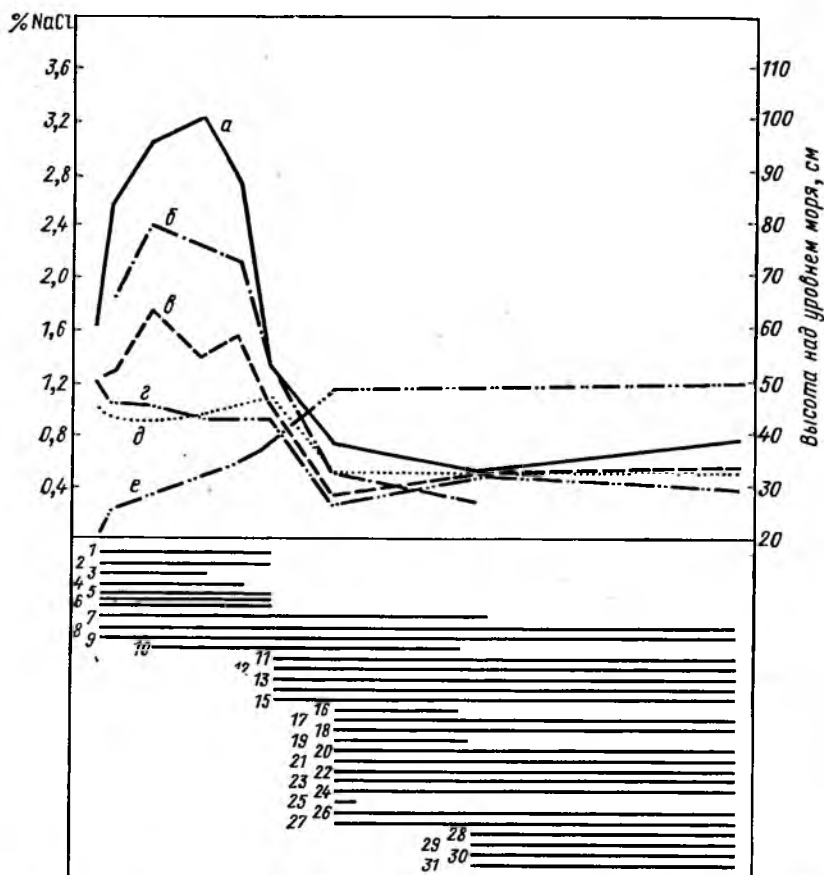


Рис. 141. Профиль засоленного луга на берегу Северного моря (по Ромре Е., 1940).

Содержание NaCl в горизонтах почвы: а — 1—2 см, б — 6 см, в — 15 см, г — 30 см, д — 45 см, е — положение точек профиля над уровнем моря.

Виды: 1 — водоросли, 2 — *Atropis distans*, 3 — *Spergularia salina*, 4 — *Salicornia herbacea*, 5 — *Glaux maritima*, 6 — *Aster tripolium*, 7 — *Triglochin maritima*, 8 — *Juncus gerardii*, 9 — *Plantago maritima*, 10 — *Armeria vulgaris* var. *maritima*, 11 — *Plantago coronopus*, 12 — *Trifolium fragiferum*, 13 — *Festuca arundinacea* var. *baltica*, 14 — *Festuca rubra*, 15 — *Agrostis alba*, 16 — *Apium graveolens*, 17 — *Leontodon autumnalis*, 18 — *Potentilla anserina*, 19 — *Potentilla reptans*, 20 — *Lotus tenuifolius*, 21 — *Erythraea pulchella*, 22 — *Sagina nodosa*, 23 — *Sieglingia decumbens*, 24 — *Trifolium repens*, 25 — *Betula perennis*, 26 — *Odontites litoralis*, 27 — *Taraxacum officinale* var. *palustre*, 28 — *Carex goodenoughii*, 29 — *Carex distans*, 30 — *Bupleurum tenuissimum*, 31 — *Brunelia vulgaris*.

типчак — *Festuca sulcata*. Можно, таким образом, проследить ряд переходов от настоящих галофитов к галоксерофитам и ксерофитам.

Есть и другая промежуточная группа — галомезофиты. Это в основном растения лугов, произрастающие на слабозасоленных почвах: в поймах лесостепных и степных рек, в местах с подтоком засоленных грунтовых вод. По внешнему облику и строению они не отличаются от обычных луговых мезофитов. Таковы лисо-

хвост вздутый — *Alopecurus ventricosus*, бескильница расставленная — *Puccinellia distans*, клубнекамыш морской — *Bolboschoenus maritimus*, морковник Бессера — *Silaua besseri* и др. Некоторые из них имеют повышенное содержание солей (что придает сену с таких лугов солоноватый привкус, привлекательный для животных) и способны выделять их избыток в процессе гуттации.

Своеобразную группу составляют приморские галофиты и галомезофиты — растения «маршей» (приморских лугов, рис. 141), литоралей, дюн и зон, контактных с дюнами, приморских скал. В этих местообитаниях избыток солей, поступающий в почву с морскими приливами, из засоленных грунтовых вод или с ветром, для одних видов сочетается с избытком увлажнения (и даже временным анаэробизмом при заливании), для других, растущих на повышенных и песчаных субстратах, — с ограниченным количеством доступной влаги. Видовой состав приморской флоры (в пределах Европы) довольно разнообразен. Здесь можно найти и типичный галофит — солерос — *Salicornia europaea*, и виды с галоморфными чертами — утолщенными суккулентными листьями (*Honkenya peploides*, *Glaux maritima*, *Mertensia maritima* и др.), и растущие на засоленных песках гало п с а м м о ф и т ы с теми или иными ксерофильными чертами (достаточно вспомнить встречающиеся на побережье Финского залива голубые заросли крупного злака волоснеца гигантского — *Elymus giganteus* с листьями, покрытыми сизым восковым налетом). Как показали исследования приморских растений на побережье Литвы, они имеют повышенную концентрацию клеточного сока, высокое осмотическое давление (от 2200 до 5300 кПа) и накапливают в надземных частях довольно значительные количества минеральных солей (12—22% от массы зола). Иногда вместе с приморскими галофитами растут и гликофиты, обладающие повышенной выносливостью к засолению: например, обычный вид, обитающий на побережьях пресноводных водоемов, частуха — *Alisma plantago-aquatica*, выносит pH почвы от 2,0 до 12,0 и концентрацию солей до 3%.

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

Адаптации к засолению проявляются у них в некоторых физиологических механизмах, обеспечивающих избирательное поглощение ионов: например, более токсичный натрий поглощается меньше, чем калий. Избыток солей удаляется путем их активного выделения через особые устьица, поэтому нижний эпидермис листьев часто покрыт солевой корочкой. В том, что эти соли действительно выделены листом, а не осаждаются на его поверхности извне, убеждает быстрое восстановление солевой корочки после промывки интактных (не отделенных от растения) листьев, в том

числе в «ветровой тени», где осаждение солевой пыли исключено. На примере *Avicennia*, растущей на побережьях Восточной Африки, показано, что выделяемый листом раствор содержит в основном ионы хлора, натрия, калия, причем в этом растворе их концентрация выше, чем в океанической воде. Высказываются предположения о том, что мангровые деревья способны поглощать из океанического «раствора» пресную воду путем простой (неметаболической) фильтрации. Осмотическое давление у мангровых древесных пород высокое, порядка 5000—7000 кПа. Возможны его колебания: так, на о. Ява у *Avicennia* в конце отлива осмотическое давление было 16 300 кПа, а в конце высокого прилива — 8200 кПа. Показано, что фотосинтез у мангровых деревьев идет вполне нормально при высоких концентрациях солей, которые у гликофитов сильно его подавляют.

Существует еще одна разновидность местообитаний, где необходима адаптация растений к солёности, — это воды морей и океанов. Напомним, что воды Мирового океана, содержащие 3—4% солей, составляют около 97% воды нашей планеты. Однако адаптации морских растений к засолению изучены еще очень мало.

Некоторые данные свидетельствуют о том, что морские водоросли способны накапливать в тканях большие количества солей (до 60% от сухой массы). Многие виды обнаруживают признаки угнетения при выращивании их в опресненной среде; так, для ряда галофильных водорослей оптимальна концентрация раствора NaCl в пределах 3—12%, в пресной же воде у них нарушается жизнедеятельность или они гибнут. В этом смысле некоторые авторы считают морские растения облигатными галофитами, а наземные — только факультативными, поскольку они способны жить и на незасоленных почвах.

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

В последние десятилетия возникла новая проблема, связанная с солеустойчивостью растений, — накопление солей в почвах вдоль дорог и улиц (в результате использования соли для удаления снега). Так, зимой 1968 г. в северных штатах США на шоссе на дорогах было использовано 6 млн. т соли (95% NaCl + 5% KCl). В районе Новой Англии за зиму на дорогах остается около 6 кг соли на погонный метр каждой стороны. Отсюда начинается засоление соседних территорий, в связи с чем в придорожных посадках необходим подбор солеустойчивых пород. В США от солей особенно страдают клен сахарный, тсуга канадская, сосны (угне-

тение роста, пожелтение, гибель). Неожиданно устойчивыми оказались яблони (*Malus praecox*) и цитрусовые; травы более солеустойчивы, чем деревья.

Засоленные почвы улучшают в основном специальной мелиорацией (промывкой и дренажем, химическим удалением поглощенного натрия). Возможно и применение растений, так называемая фитомелиорация, вследствие которой уровень засоленных грунтовых вод опускается, и почва рассоляется.

ПСАММОФИТЫ И ЛИТОФИТЫ

В морфологии и биологии псаммофитов и литофитов сказывается прежде всего своеобразие механического состава почв и обусловленная им экологическая обстановка.

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

Песок как субстрат имеет ряд особенностей, вызывающих необходимость адаптации со стороны растений. Во-первых, это тепловой режим: обладая малой теплоемкостью и высокой теплопроводностью, песок способен к сильному нагреванию и резким суточным колебаниям температуры (особенно на поверхности). В пустынях Средней Азии в жаркие дни температура поверхности песка достигает до 70—78°C при температуре воздуха в тени 40—43°C (на высоте 2 м). Отсюда и сильное нагревание приземного слоя воздуха.

Водный режим растений на песках складывается не совсем благоприятно. Это объясняется тем, что осадки быстро и беспрепятственно просачиваются вниз, так как водоудерживающая сила песка очень низкая, а скважность и водопроницаемость очень высокие. В связи с ничтожной капиллярностью песка обратный восходящий ток от грунтовых вод чрезвычайно мал. Эти особенности песчаных почв приводят к тому, что в поверхностных горизонтах для корневых систем растений создаются условия весьма скудного водоснабжения.

В летние месяцы в среднеазиатских пустынях верхние слои песка иссушены почти полностью. К концу вегетационного сезона иссушение доходит до глубины 50—60 см. Вместе с тем на песчаных почвах создаются благоприятные условия для накопления влаги атмосферных осадков в глубоких горизонтах. Следует так-

же отметить, что пески имеют очень небольшую величину мертвого запаса влаги (коэффициент завядания): например, для подвижных, хорошо переветренных песков она составляет всего около 1%. При небольшом количестве осадков, выпадающих в пустынных областях, верхние слои песка промачиваются дождями неглубоко (до 1 м), поэтому гравитационная вода не доходит до уровня грунтовых вод, а образует «подвешенный» влажный горизонт, за счет которого и существует большая часть растительности пустынь. Для кустарников с глубокой корневой системой существенным источником водного питания может служить капиллярная кайма над грунтовыми водами. Иногда (особенно в осенние месяцы) растения могут дополнительно использовать влагу, которая образуется в результате внутритпочечной конденсации.

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

Наиболее яркая экологическая особенность песка как субстрата для растений — его подвижность, обусловленная весьма слабой связью между почвенными частицами.

В сухом состоянии переветренные пески рыхлы, сыпучи и совершенно бесструктурны. Примеры последствий подвижности песка хорошо известны из истории среднеазиатских цивилизаций (погребение целых городов, пахотных массивов и т. д.). В песчаных пустынях или на приморских дюнах непрерывный перенос песка ветром — фактор не эпизодический, а постоянный, и без приспособления к нему растения не могут существовать. Постоянная угроза для пустынных растений (не только мелких травянистых, но и крупных деревьев и кустарников) — частичное или полное погребение их под толщей песка (рис. 142). Существует и противоположная опасность — выдувание и оголение корней, грозящее им и всему растению засыханием (рис. 143). В качестве защиты у пустынных псаммофитов выработалась способность при погребении образовывать придаточные корни от ствола на любой высоте. Так, кустарники из рода джугун (*Calligonum*) при засыпании развивают сильные придаточные корни на стеблях выше корневой шейки, а быстрый рост стеблей дает им возможность обогнать наступающие барханы. Часто от большого куста 3—4-метровой высоты на поверхности бархана остается только щетка зеленых побегов, но благодаря придаточным корням куст продолжает жить. При отступлении песка придаточные корни обнажаются и остаются свидетелями бывшего уровня погребения — иногда в середине кроны или даже близ ее вершины (рис. 143). У пустынных злаков из рода *Aristida* (*A. karelini*, *A. pennata*) при раскопках видно несколько ярусов корней, располагающихся друг

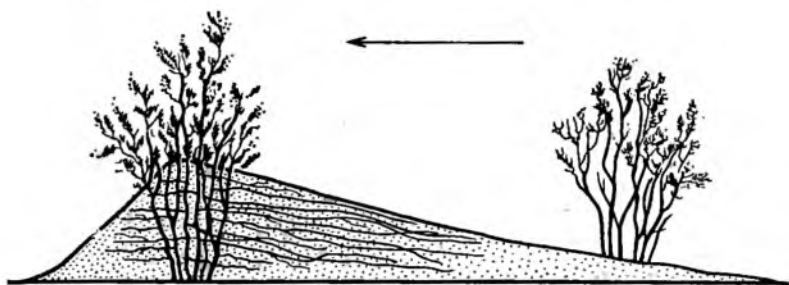


Рис. 142. Засыпание пустынного кустарника движущимся барханом (по Петрову М. П., 1950). Видно образование придаточных корней



Рис. 143. Засохшие придаточные корни, сохранившиеся в кроне песчаной акации после отступления бархана

над другом на расстоянии 3—10 см, — свидетельство неоднократного засыпания, при котором корни развиваются на новой высоте.

Приспособление к возможному обнажению корней — образование на корнях защитных футляров из пробковой ткани или из песчинок, сцементированных выделениями корней (рис. 144). Такие корневые чехлики встречаются не только у настоящих пустынных



Рис. 144. Корни пустынного злака — *Aristida karelini* (по Петрову М. П., 1950). Видны корневые чехлики из сцементированных песчинок

растений, но и у видов, населяющих в наших широтах приречные и приморские пески, например у овсяницы Беккера (*Festuca beckeri*).

У многих псаммофитов подземные части имеют приспособления, направленные на то, чтобы как можно прочнее закрепиться в подвижном субстрате: распространены длинные, сильно разветвленные корневые системы экстенсивного типа (рис. 145, 146). Часто они расположены почти горизонтально в поверхностных слоях песка (например, корни у видов рода *Aristida*, см. рис. 146, длинные шнуровидные корневища осоки вздутой — *Carex physodes*; из более северных обитателей песков такие корневища имеет вейник наземный — *Calamagrostis epigeios* и др.).

Большую опасность для растений подвижных песков представляет погребение плодов и семян. В связи с этим у многих видов семена имеют приспособления к переносу ветром

(«парусные» выросты у солянок и саксаулов, перистые ости у селина, вздутия у осоки песчаной). Весьма специфическое «псаммофильное» приспособление — развитие упругих ветвистых щетинок на семенах джужгунов (один из них получил название «голова Медузы», см. рис. 130); они облегчают прыгучесть семян и передвижение их ветром вместе с массами песка. Семена пустынных псаммофитов устойчивы к высокой температуре и долго сохраняют жизнеспособность даже при засыпании песком.

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

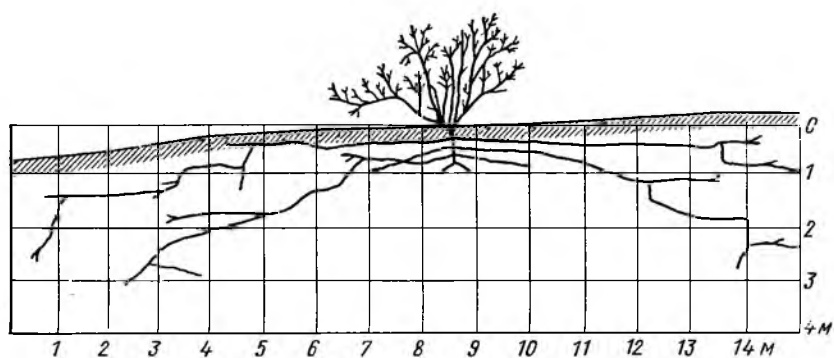


Рис. 145. Корневая система джужгуна голова Медузы — *Calligonum caput medusae* в барханных песках Каракумов (по Петрову М. П., 1950)

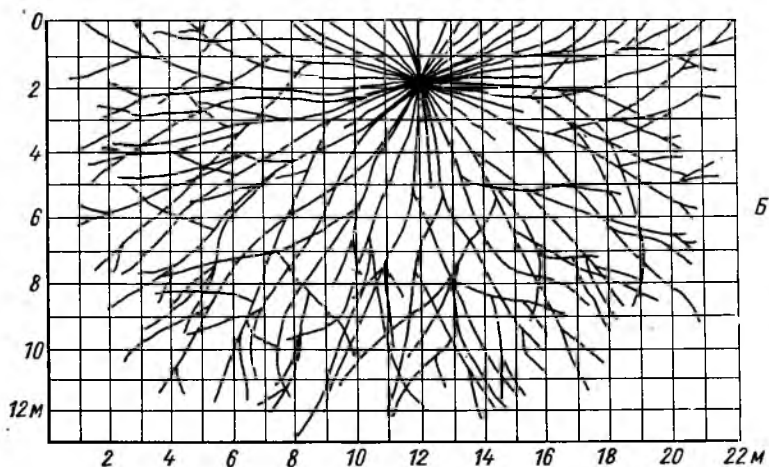
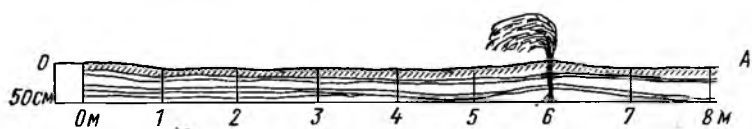


Рис. 146. Корневая система пустынного злака — *Aristida karelini* (по Петрову М. П., 1950). А — профиль, Б — план

смены листьев. (Ряд других приспособлений пустынных ксерофитов описан в гл. IV.)

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

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

Растения-псаммофиты встречаются на песчаном субстрате и вне пустынь, в областях более умеренного климата — по берегам морей, крупных озер, на пойменных песчаных террасах вдоль рек и т. д. Это волоснец (*Elymus giganteus*), цмин песчаный (*Helychrysum arenarium*), лапчатка песчаная (*Potentilla arenaria*) и др. Произрастая не в столь жестких условиях, как пустынные псаммофиты, эти растения не имеют выраженных специализированных черт; но и у них встречаются корневые чехлики, длинные цепкие корневища, защищающие подземные части от выдувания, а также ксероморфные черты в структуре надземных частей (например, восковой голубоватый налет на листьях волоснеца, густое серебристое опушение листьев и цветки-«бессмертники» с сухим околоцветником у цмина и т. д.)

У некоторых североамериканских псаммофитов, растущих на Тихоокеанском побережье в условиях сезонных колебаний уровня песка, отмечена интересная особенность ростовых процессов — соответствующая сезонная периодичность роста с пиком в апреле — мае, до начала подъема уровня песков.

В практике мелиорации многие псаммофиты применяют для закрепления подвижных песков. Так, способность кустарниковой ивы-шелюги (*Salix acutifolia*) к быстрому укоренению используется при «шелюговании» песков.

Литофиты. Это растения, обитающие на камнях, скалах, каменистых осыпях, в жизни которых преобладающую роль играют физические свойства субстрата. К этой группе принадлежат прежде всего первые (после микроорганизмов) поселенцы на скальных поверхностях и разрушающихся горных породах: сначала автотрофные водоросли (*Nostoc*, *Chlorella* и др.), за ними накипные лишайники, плотно прирастающие к субстрату и окрашивающие скалы в разные цвета (черный, желтый, красный и т. д.), и, наконец, листоватые лишайники. Выделяя продукты метаболизма, литофильные лишайники способствуют разрушению горных пород (биологическое выветривание) и на ранних стадиях колонизации каменистых субстратов играют существенную почвообразующую роль. Процесс этот очень длительный из-за медленного роста самих лишайников (так, в горных условиях налет лишайников на скалах ежегодно увеличивается в толщину не более 0,1 мм), однако со временем на поверхности и особенно в трещинах кам-

ней накапливается слой органических остатков, на которых поселяются мхи. Под моховым покровом создается уже слой примитивной почвы, на которой поселяются и литофиты из высших растений. Используя трещины в камнях и скалах, заполненные почвой, некоторые виды способны жить на очень малом количестве субстрата (их называют хасмофитами — растениями щелей, рис. 147). Среди них виды рода камнеломка (*Saxifraga*), кустарники и древесные породы (можжевельник, сосна, рис. 148; в Крыму и на Кавказе — скальные формы бука, дуб скальный). Они обладают особой формой роста (ползучей, искривленной, карликовой и т. д.), связанной как с недостатком питательного субстрата, так и с жестким водным и тепловым режимом на скалах, сильными ветрами. Так, нередко можно видеть, как побеги горных кустарников плотно прижимаются к крупным камням (рис. 149). Такие формы роста позволяют растениям использовать тепловое излучение нагретого каменного субстрата. Одна из главных особенностей растений скал и осыпей — неглубокая, но очень прочная и цепкая корневая система.

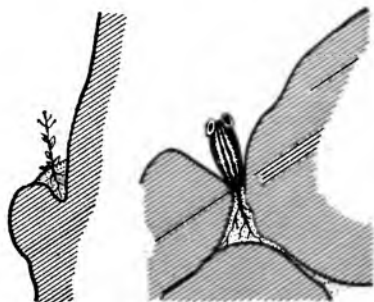


Рис. 147. Местообитания растений на скалах пустыни Намиб (по Вальтеру Г., 1968)

Своеобразные условия для растений-литофитов создаются на горных каменистых осыпях — новых субстратах, возникающих в результате выветривания и разрушения скал, или вторичных, образующихся под влиянием неумеренного выпаса на горных склонах и обнажения щебнистого грунта. Растения вынуждены приспосабливаться здесь не только к режимам экологических факторов,

обусловленным каменистым субстратом, но прежде всего к подвижности осыпей. У многих видов отмечаются различные способы закрепления стеблевых частей: например, они погружены в каменистый субстрат так, что над поверхностью поднимаются лишь невысокие (несколько сантиметров) розетки листьев и соцветия. У других на небольшой глубине под поверхностью развиваются удлинненные ползучие побеги. При за-

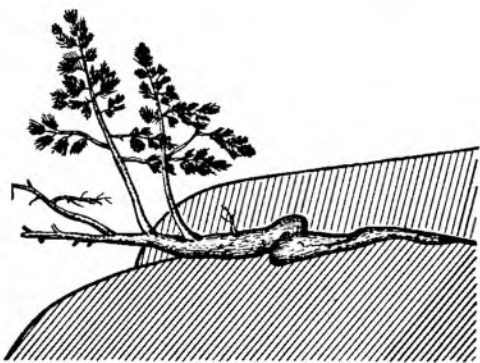


Рис. 148. Скальная форма роста сосны на гранитных скалах. Побережье Ладожского озера (по Ниценко А. А., 1951)

сыпании растения осыпей, следуя за движением субстрата, способны формировать придаточные корни и новые побеги. Корневые системы на осыпях обычно ориентированы вверх по склону: растения, подобно альпинистам, как бы «цепляются» за опору вверху. Часто развиваются контрактильные (втягивающие) корни.

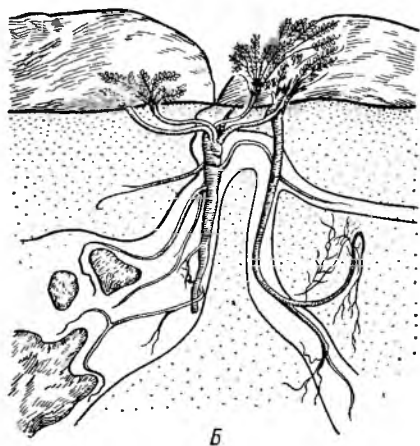
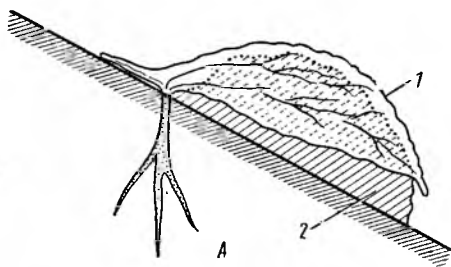


Рис. 149. Остролодочник углубленный — *Oxytropis immersa* — пример высокогорного растения-литофита. Западный Тянь-Шань (по Культиасову И. М., 1955). А — побеги на поверхности камня, Б — корневая система в расщелинах:
1 — побеги, 2 — камень

Пронизывая осыпь сеткой корневищ и корней, растения-литофиты могут замедлить и приостановить ее движение, давая возможность селиться видам с надземными побегами и глубокими корневыми системами, которые хорошо удерживают субстрат («плотинные» растения). На следующем этапе происходит накопление мелкозема и растительных остатков — начинается почвообразовательный процесс. Впоследствии на таких остановленных осыпях могут появиться и группы дерновинных растений — очаги будущих высокогорных лугов.

В роли случайных литофитов оказываются растения самых разных видов, поселяющиеся на старых каменных строениях, старинных крепостях, каменных оградах и т. д. В расщелинах между камнями, где скапливаются пыль и мелкозем, нередко можно видеть травянистые многолетники и даже небольшие деревца.

В последние годы экология многих красивоцветущих литофитов привлекла к

себе внимание в связи с распространением «альпийского» стиля в цветоводстве (устройство альпинариев) и введением дикорастущих литофитов в культуру.

ТОРФ КАК СУБСТРАТ ДЛЯ РАСТЕНИЙ

Чрезвычайно своеобразны экологические условия для растений, произрастающих на торфе, — особой разновидности почвенного субстрата, образовавшейся в результате неполного распада расти-

тельных остатков в условиях повышенной влажности и затрудненного доступа воздуха. Как известно, в областях с влажным климатом, где осадки преобладают над испарением, часто развиваются процессы заболачивания — особенно там, где этому способствуют особенности рельефа или грунтов. Избыток влаги, являющийся основным признаком всякого болота, вызывает появление специфической болотной растительности и особое направление почвенного процесса — торфообразование. Торф представляет собой смесь полуразложившихся остатков растительности (в зависимости от степени разложения их может быть разное количество) и аморфной массы — продуктов гумификации и зольных веществ.

Условно считается, что торф содержит не более 50% минеральных веществ. В формировании торфа участвуют любые растения, преобладающие в растительном покрове болота (осоки, тростник, кустарнички), но наиболее обычный и характерный торфообразователь — сфагновый мох. Сфагновые торфяники широко распространены в болотных массивах и представляют собой наиболее своеобразный в экологическом отношении субстрат для растений.

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

Водоудерживающая способность очень велика как у живого сфагнового покрова, так и у мертвого «очеса». Обычно пересыхает лишь самый поверхностный слой сфагнума, а капиллярное поднятие влаги очень слабое (в 3–15 раз медленнее, чем в обычных минеральных почвах). Торф также хорошо удерживает воду благодаря большому содержанию гидрофильных коллоидов. Кроме того, в торфяниках очень затруднен боковой внутрипочвенный сток. Все это создает условия постоянного избыточного увлажнения, в результате которого отмечается недостаток кислорода, угнетающий дыхание и всасывающую деятельность корней растений, а также активность микроорганизмов. Аэробные бактерии сосредоточены лишь в самом верхнем слое; в нижних слоях можно найти лишь небольшое количество анаэробных микроорганизмов. Полностью отсутствует в торфяниках такая важная группа, как нитрифицирующие бактерии.

Все эти особенности сильно замедляют разложение органических остатков, которое идет не до конца и приводит к накоплению продуктов неполного разложения. Среди них большую роль играют гуминовые кислоты, окрашивающие торф в темный цвет и

придающие болотной воде характерные коричневые и ржавые оттенки (недаром вокруг Ленинграда для ручьев и речек вблизи болотных массивов так распространено название «Черная речка»). Они же обуславливают высокую кислотность торфяных субстратов (рН 4,0—4,5). В торфе присутствуют также некоторые токсические для растений и микроорганизмов продукты разложения (сероводород, метан, издавна называемый болотным газом, и др.).

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

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

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

Особый фактор для жизни растений на торфе — постоянное нарастание торфяного субстрата. Ежегодный линейный прирост сфагновых мхов может достигать нескольких миллиметров и даже сантиметров, но затем отмершие остатки сильно спрессовываются, так что прирост собственно торфа в несколько раз меньше. Например, в европейской части СССР (лесная зона) он составляет около 1 мм в год. Хотя эта величина ничтожна, за большие промежутки времени нарастание торфа составляет весьма ощутимую величину. Так, в торфяниках Австрии и Германии в начале века находили монеты с изображением римских императоров (около 2000-летней давности) на глубине около 1,5 м. Для растений постоянное нарастание торфа означает, во-первых, опасность погребения надземных частей и, во-вторых, углубление корневых систем, отдаляющее их от поверхностного слоя торфа с более или менее хорошей аэрацией.

На протяжении тысячелетий совокупность этих факторов способствовала строгому отбору растений, которые могут обитать на болотах. Флора болот небогата и весьма постоянна в разных географических областях. Наиболее часто встречающиеся на сфагновых торфяниках растения — это сфагновые мхи, вечнозеленые ксероморфные кустарнички-психрофиты «брусничного» и «вересковидного» типа, летнезеленые листопадные кустарнички (ивы, карликовая береза), ксерофильные травы (главным обра-

зом, осоковые). Из деревьев встречаются сосна (особые болотные формы), лиственница даурская, береза. Почти все эти растения не сформировались на месте, во флоре болот, а являются мигрантами — пришельцами из других растительных формаций. Действительно, и сейчас многие из них распространены в лесах, тундрах, высокогорьях.

И внешний облик, и анатомическое строение, и физиология ра-

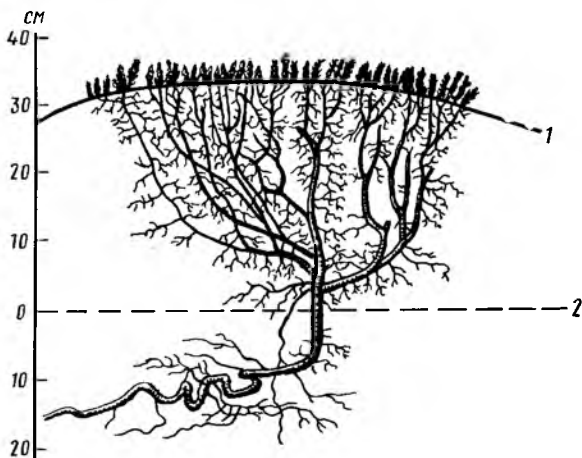


Рис. 150. Куст багульника *Ledum palustre*, погребенный во мху (по Ниценко А. А., 1967).

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

стений сфагновых болот несут яркий отпечаток экологических особенностей торфа как субстрата.

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

Постоянный прирост торфа вызвал у ряда растений способность перемещать корни вверх по мере погребения: у кустарничков придаточные корни образуются на стеблях (рис. 150), у корневищных злаков новые корневища формируются выше старых, у росянки перемещаются зимующая почка и новая розетка листьев. По расстоянию между отмершими розетками на стебле росянки можно определять скорость роста торфяной залежи (рис. 151). Сосна не способна к образованию новых корней, чем объясняется ее частое погребение.

Бедность минерального питания на сфагновых болотах связана с появлением именно в этих условиях насекомоядных растений (в СССР и в Западной Европе — виды росянки, на болотах Северной Америки — венерина мухоловка), которые с помощью ловчих аппаратов обеспечивают себе внепочвенный источник азота и других элементов.

Многие болотные кустарнички (карликовая береза, голубика, клюква, багульник и др.) микотрофны, т. е. благодаря сожительству с почвенными грибами-микоризообразователями имеют дополнительный источник минеральных веществ. В целом болотная флора представлена ярко выраженными олиготрофами (растения содержат мало солей в тканях и могут успешно развиваться на бедном субстрате).

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

Довольно сложен вопрос о водном режиме обитателей болот. Бросается в глаза, что при обилии влаги почти все они имеют ярко выраженные ксероморфные черты в строении листа (особенно заметные у осоковых трав и вересковых кустарничков): опушение (багульник), восковой налет (отсюда названия — голубика, подбел), сильно кутинизированный толстый эпидермис (брусника,

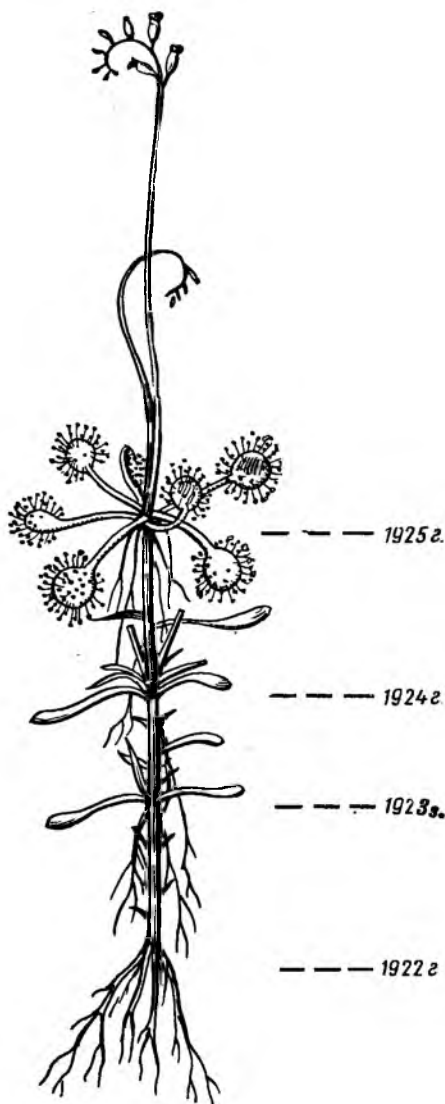


Рис. 151. Росянка *Drosera rotundifolia*. По остаткам листьев розеток видно постепенное передвижение корневой шейки вверх по мере нарастания сфагнового ковра

клюква), эрикоидная структура листа (вереск, водяника), узколистность (пушица, осоки). Эти черты раньше объясняли физиологической сухостью торфяников (действительно, при физическом обилии влаги такие особенности почвенной среды, как низкая температура, анаэробность, обилие токсических веществ, означают, что практически влага недоступна для растений).

В настоящее время преобладающая роль физиологической сухости в формировании ксероморфного облика болотных растений поставлена под сомнение. Безусловно, она играет известную роль в жизни болотных растений, однако нельзя исключить и другие влияния. Так, наряду с физиологической сухостью в жизни растений на сфагновом торфянике большую роль играют и периоды физической сухости, когда сильно пересыхают самые верхние слои сфагнома, где расположены корневые системы; нельзя также забывать, что хотя в торфе много влаги, значительная часть ее находится в коллоидно-связанном состоянии, а значит недоступна для корней растений (коэффициент заывдания на песке 1,3%, на торфе 49%). Очевидно, известную роль в формировании ксероморфной структуры (в частности, таких черт, как недоразвитие или редукция листовой поверхности) играла бедность субстрата азотом. Иными словами, ксероморфоз болотных растений — это в большой степени пейноморфоз (см. с. 176). Опыты выращивания некоторых болотных растений на удобренном фоне показали, что при внесении азотных удобрений ксероморфоз заметно уменьшается (рис. 152).

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



Рис. 152. Влияние азотного удобрения на рост и морфологию болотного растения *Andromeda polifolia* (по Миллер М. С., 1963).

Растения: 1 — с торфяного болота, 2 — с удобренного участка

ИНДИКАЦИЯ ПОЧВЕННО-ГРУНТОВЫХ УСЛОВИЙ ПО РАСТЕНИЯМ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Тесная взаимосвязь растений с условиями существования позволяет не только по особенностям среды судить о потребностях растений, но и по характеру растительности делать заключения о свойствах окружающей среды, иными словами, использовать растительность как индикатор условий. Определение свойств среды по растениям и растительному покрову составляет содер-

жание особой отрасли ботаники — фитоиндикации, или учения о растительных индикаторах.

Фитоиндикация развилась на основе теоретических представлений, высказанных еще в конце прошлого века В. В. Докучаевым, Е. Вармингом и другими учеными, о всеобщей взаимосвязи и взаимообусловленности элементов природы, а следовательно, и о возможности судить об изменениях одних элементов по изменению других. Индикационное значение растительного покрова особенно велико, поскольку среди элементов природы он легко доступен наблюдениям, более чуток и пластичен. По выражению автора первой сводки о растительных индикаторах Клементса Ф. (Clements F., 1920), растение или растительное сообщество представляет лучшую меру условий, в которых оно произрастает; это своеобразный «прибор», отражающий особенности среды. Практические потребности, способствовавшие развитию фитоиндикации, — необходимость быстрой оценки пригодности земель для сельскохозяйственного и прочего использования, в том числе для определения важнейших свойств почвы (плодородия, засоления, увлажнения и т. д.) по характеру растительного покрова. Практические возможности фитоиндикации значительно расширились в последнее время в связи с появлением дистанционных методов исследования растительности (аэрофотосъемки и др.).

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

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

В качестве индикаторов особенно пригодны виды с узкой экологической амплитудой, приуроченные к определенному сочетанию условий. Так, ольха черная — более надежный индикатор почвенных условий, чем сосна обыкновенная, поскольку распространение первого вида ограничено эутрофными местообитаниями с избыточным (но не застойным) увлажнением, а сосна встречается и на сухих песках, и на сильно обводненных болотных массивах, и на меловых обнажениях.

Различают индикаторы положительные и отрицательные. Первые указывают на ту или иную особенность среды (например, обилие гигрофитов означает избыточное увлажнение почвы), вто-

рые исключают определенные условия в данном местообитании, поскольку не переносят или избегают их (так, произрастание растений-гликофитов исключает высокую концентрацию солей в почвенном растворе).

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

Ниже даются примеры фитоиндикации наиболее важных характеристик почвенно-грунтовых условий.

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

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

Индикация кислотности почв проводится по наличию и соотношению в растительном покрове ацидофилов, базифилов, нейтрофилов. О ней уже говорилось выше (см. с. 173, табл. 16).

Индикация засоления почвы возможна по появлению в растительном покрове растений-галофитов и степени их обилия, по преобладанию и количественному соотношению видов, принадлежащих к разным типам галофитов (см. с. 180). В ряде случаев характер растительности дает возможность установить не только степень засоления, но и состав солей в почвенном растворе.

Гидроиндикация особенно важна для засушливых районов. Она включает определение по растительному покрову свойств грунтовых вод (табл. 17): глубина и характер залегания, степень минерализации и ее сезонный режим и т. д. Так, тамарикс ветвистый — *Tamarix ramosissima* в полупустынях и пустынях произрастает при глубине грунтовых вод от 1 до 7 м, а оптимум развития имеет при глубине от 1,8 до 2,4 м. Индикаторами пресных грунтовых вод в дельтах пустынных рек служат некоторые кустарники: солянка кустарниковая — *Salsola arbuscula*, галостаксис — *Halostachys caspica* и др. Есть и специальная группа индикаторов, указы-

вающих на не связанные с грунтовыми водами линзы верховодки (воды поверхностного стока в западинах, просочившиеся до водопорного горизонта). В лесостепи и степи Северного Казахстана индикаторами таких пресноводных линз служат березняки с травяным покровом, в котором преобладают гигромезофиты и мезофиты (костяника — *Rubus saxatilis*, таволга — *Filipendula ulmaria*,

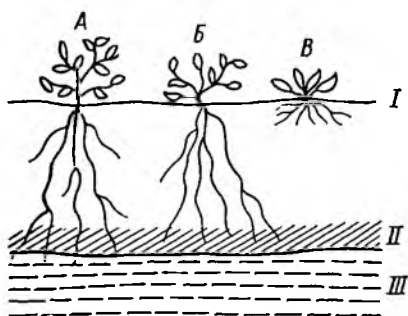


Рис. 153. Растения: А — фреатофиты, Б — трихогидрофиты, В — омброфиты (схема). I — поверхность почвы; II — капиллярная кайма над грунтовыми водами; III — грунтовые воды

вейник наземный и др.). Ясно, что индикаторами грунтовых вод могут быть лишь виды с достаточно глубокой корневой системой из групп фреатофитов — растений, корни которых достигают грунтовых вод, и отчасти трихогидрофитов, использующих влагу капиллярной каймы (рис. 153, А, Б). Растения-омброфиты с неглубокой корневой системой, живущие лишь за счет атмосферных осадков (рис. 153, В), в этом случае в качестве индикаторов непригодны.

Другая область гидроиндикации — определение по растительности условий увлажнения в верхних корнеобитаемых слоях почвы.

В этом случае большую индикаторную роль играют присутствие и степень обилия в растительном покрове видов разных экологических типов по отношению к воде: гигрофитов, мезофитов, ксерофитов, а также групп, переходных между ними. Существуют подробно разработанные шкалы растений-индикаторов влажности

Таблица 17. Растения-индикаторы грунтовых вод в пустынях Южного Казахстана. (по Ахмедсафиу У. М., 1951)

Глубина залегания грунтовых вод, м		Степень минерализации грунтовых вод	Растения-индикаторы
максимальная и минимальная	средняя		
0,5—3	1—2	Пресные	<i>Elaeagnus angustifolia</i>
1—5	—	»	<i>Salix alba</i>
3—8	3—4	»	<i>Populus diversifolia</i>
—	1—2	»	<i>Rosa canina</i>
0—3	0—3	Пресные — солончатые	<i>Phragmites communis</i>
До 10	3—6	Солончатые	<i>Alhagi camelorum</i>
1—4	2—3	Пресные — слабосолончатые	<i>Lasiagrostis splendens</i>
3—5	3—5	Слабосолончатые	<i>Halimodendron halodendron</i>
До 10	4—6	Слабосолонные	<i>Tamarix</i> sp.
4—12	5—8	Солончатые — соленые	<i>Haloxylon aphyllum</i>

почвы (см. пример в табл. 18). Некоторые виды могут указывать не только на степень, но и на сезонный режим увлажнения. Так, в Волго-Ахтубинской пойме пырей ползучий — *Agropyron repens* свидетельствует о местообитаниях с переменным и непродолжительным увлажнением, а бекмания обыкновенная — *Beckmannia eruciformis*, напротив, о длительном и устойчивом затоплении.

Индикация некоторых свойств торфяных залежей — мощности, химического состава, возраста, режима увлажнения и т. д. — также может быть проведена с использованием свойств растительности.

* * *

Следует отметить, что некоторые растительные индикаторы приурочены не к какой-то одной особенности почвы, а к опреде-

Таблица 18. Растения-индикаторы увлажнения почвы. Центр и Юго-Восток европейской части СССР (по Раменскому Л. Г. и др., 1956)

Степени шкалы увлажнения почвы	Характеристика увлажнения почвы	Примеры растений-индикаторов
1—17	Ничтожное	<i>Artemisia herba alba</i> , <i>Anabasis salsa</i> , <i>Salsola arbuscula</i> , <i>Ceratocarpus turkestanicus</i>
18—30	Крайне недостаточное	<i>Artemisia maritima</i> , <i>Ceratocarpus arenarius</i> , <i>Agropyron desertorum</i> , <i>Stipa sareptana</i>
31—39	Недостаточное	<i>Artemisia austriaca</i> , <i>Koeleria gracilis</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Pyrethrum millefoliatum</i>
40—46	Умеренно недостаточное	<i>Artemisia monogyna</i> , <i>Koeleria glauca</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Thymus marschallianus</i> , <i>Jurinea arachnoidea</i>
47—52	Нейтральное	<i>Phleum phleoides</i> , <i>Filipendula hexapetala</i> , <i>Libanotis montana</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Salvia verticillata</i> , <i>Phlomis tuberosa</i>
53—63	Умеренно влажное	<i>Carex humilis</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Artemisia absinthium</i> , <i>Centaurea phrygia</i>
64—76	Средневлажное	<i>Carex digitata</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Festuca sylvatica</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i>
77—88	Умеренно избыточное	<i>Carex melanostachya</i> , <i>Beckmannia eruciformis</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Geranium palustre</i> , <i>Aster tripolium</i>
89—93	Избыточное	<i>Carex nigra</i> , <i>Equisetum palustre</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Digraphis arundinacea</i>
94—103	Сильно избыточное	<i>Carex inflata</i> , <i>Scheuchzeria palustris</i> , <i>Heliocharis eupalustris</i> , <i>Scolochloa festuacea</i>
104—109	Обводняемое	<i>Salvinia natans</i> , <i>Glyceria aquatica</i> , <i>Caltha palustris</i> , <i>Butomus umbellatus</i>
110	Водное	<i>Nymphaea candida</i> , <i>Potamogeton perfoliatus</i>

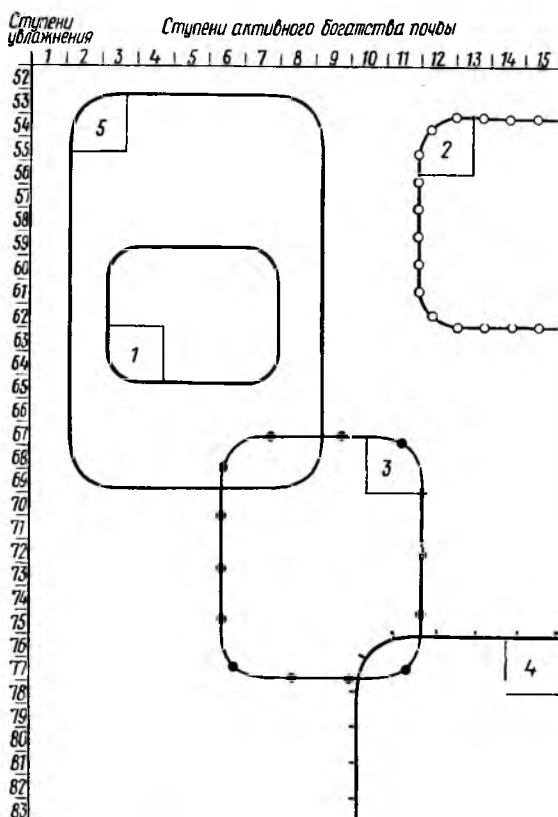


Рис. 154. Схематическое изображение приуроченности некоторых луговых трав к условиям увлажнения и богатства почвы (по Раменскому Л. Г., 1938):

1 — *Nardus stricta*, 2 — *Festuca pratensis*, 3 — *Carex goodenoughii*, 4 — *Carex gracilis*, 5 — *Deschampsia caespitosa*

ленному сочетанию почвенных факторов, что делает возможным индикацию почвенных условий одновременно по двум или нескольким признакам. На этом принципе построены некоторые индикационные шкалы, например Л. Г. Раменского (1938), дающие возможность по составу луговой растительности определить и богатство почвы, и условия увлажнения. Иногда такие шкалы изображают в виде сеток, где по горизонтали откладывают один фактор, а по вертикали — другой (рис. 154), или в виде координат, где расходящиеся от центра линии означают изменение нескольких разных факторов. Следует иметь в виду, что такие схемы не имеют строго количественного и геометрического смысла, но тем не менее дают представление об индикационной значимости того или иного растения или растительной ассоциации.

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

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

Наконец, геологическая фитоиндикация может основываться и на изменении химического состава растений (биогеохимический метод поиска полезных ископаемых). Известно, что многие растения способны концентрировать определенные элементы. Иногда такая концентрация происходит в любых условиях, даже при незначительном содержании элементов в окружающей среде, и тогда не имеет индикаторного значения. Например, береза накапливает железо и марганец независимо от местобитания, морские водоросли — иод, плаун сплюснутый — *Lycopodium complanatum* — алюминий, орех водяной — *Trapa natans* — марганец и т. д. Список таких «ложных индикаторов» хорошо известен в

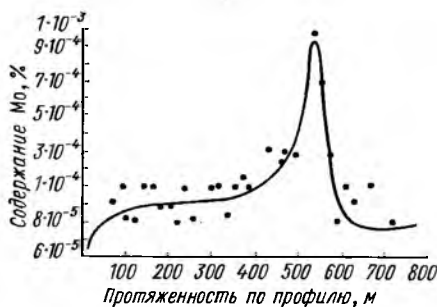


Рис. 155. Содержание молибдена (в % от сухой массы) в растениях на профиле, пересекающем молибденовую жилу. Центральный Казахстан (по Виноградову Б. В., 1964)

геологии. В других случаях концентрация того или иного элемента в теле растения повышается только в пределах местообитаний (геохимических полей) с его высоким содержанием, что служит надежным индикационным признаком (рис. 155). Поиск считается перспективным, если содержание элемента в растениях в 5 и более раз превышает обычные для данного района величины («биогеохимическая аномалия»). Например, в некоторых районах поиски никеля возможны по концентрации его в таких обычных видах, как степные ковыли, овсяница овечья — *Festuca ovina*, овсец пустынный — *Helictotrichon desertorum*; поиск вольфрама ведут по накоплению его в ковыле, полыни холодной — *Artemisia frigida* и других видах.

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

* *
*

При всем разнообразии применения фитоиндикации ее возможности не безграничны. Одно из существенных ограничений связано с тем, что в разных географических районах индикаторная значимость одного и того же вида может быть неодинакова как в результате обособления местных форм с особыми экологическими требованиями, так и в силу частичной взаимозаменяемости экологических факторов. Известно, например, что обычно растения на окраинах ареалов более требовательны к почвенным и другим ус-

ловиям, чем в центре распространения. Вот почему индикационные таблицы, составленные для какого-либо района, не являются универсальными: в других районах эти же виды могут индцировать совсем иные условия. Возможности фитоиндикации ограничивают и антропогенные нарушения растительности, искажающие естественные связи и вызывающие угнетение индикаторов даже в оптимальных для них условиях. Об отношении растений к факторам среды не всегда имеется достаточно полная информация, поэтому при фитоиндикационных исследованиях необходимо полевые наблюдения дополнять экспериментами для выявления экологических оптимумов.

РЕЛЬЕФ (ОРОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ)

Рельеф не принадлежит к таким прямодействующим экологическим факторам, как вода, свет, тепло, почва. Но характер рельефа, местоположение в нем растения или растительного сообщества оказывают большое влияние на жизнь растения, поскольку рельеф часто обуславливает сочетание прямодействующих факторов и перераспределяет в пространстве те количества тепла, света, влаги, которые являются зональными, т.е. зависят от широтного положения местности. Таким образом, рельеф в жизни растений выступает как косвенно действующий фактор.

В зависимости от величины форм различают рельеф нескольких порядков: макрорельеф (горы, низменности, межгорные впадины), мезорельеф (холмы, овраги, гряды, карстовые воронки, степные «блюдца» и др.) и микрорельеф (мелкие западинки, неровности, пристволовые повышения и др.). Это деление условно, так как точных количественных границ между формами нет. Каждая из них играет свою роль в формировании комплекса экологических факторов для растений.

Макрорельеф влияет на распределение типов растительности в крупных географических масштабах, примером чему может служить явление вертикальной зональности в горах. Повышение уровня местности на каждые 100 м сопровождается уменьшением температуры воздуха примерно на $0,5^{\circ}\text{C}$. Изменяются также влажность воздуха и инсоляция. В горах наблюдается поясное распределение климата и растительности, в известной степени аналогичное широтно-зональному (рис. 156). У подножья господствуют типы растительности, характерные для данной географической зоны, выше они последовательно сменяются более холодостойкими (рис. 157).

ЭКОЛОГИЯ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ

В горах на больших высотах для растений создается весьма своеобразный комплекс экологических условий (их часто называют «альпийскими» независимо от географического пункта).

Приход солнечной радиации в горах увеличен отчасти в связи с некоторой разреженностью атмосферы, но главным образом из-за ее большой прозрачности. В высокогорьях Памира освещенность в дневные часы составляет около 130 тыс. лк, т.е. лишь немногим меньше, чем на границе земной атмосферы. Ультрафиолетовая радиация здесь значительно сильнее, чем на равнинах: так, на высотах 2500—4000 м интенсивность радиации в области

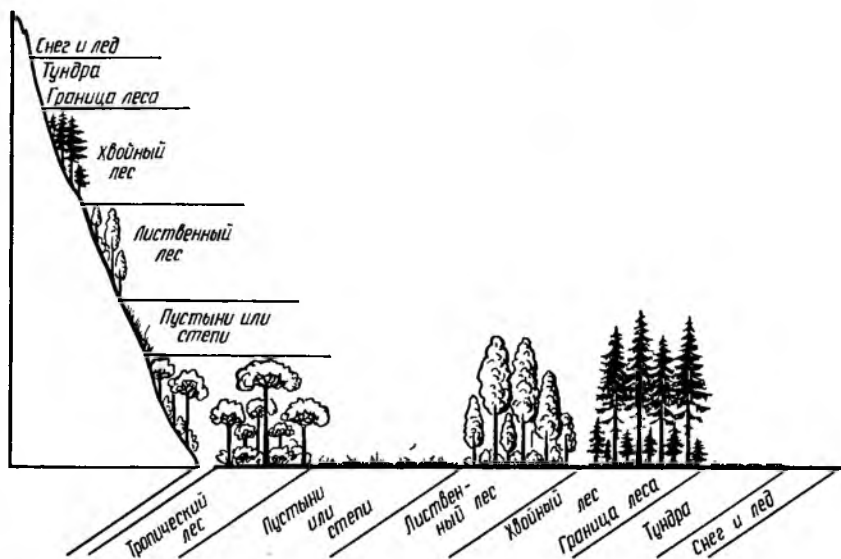


Рис. 156. Соотношение вертикальной и широтной зональности на североамериканском континенте (схема; по Wolcott R. H.; 1946)

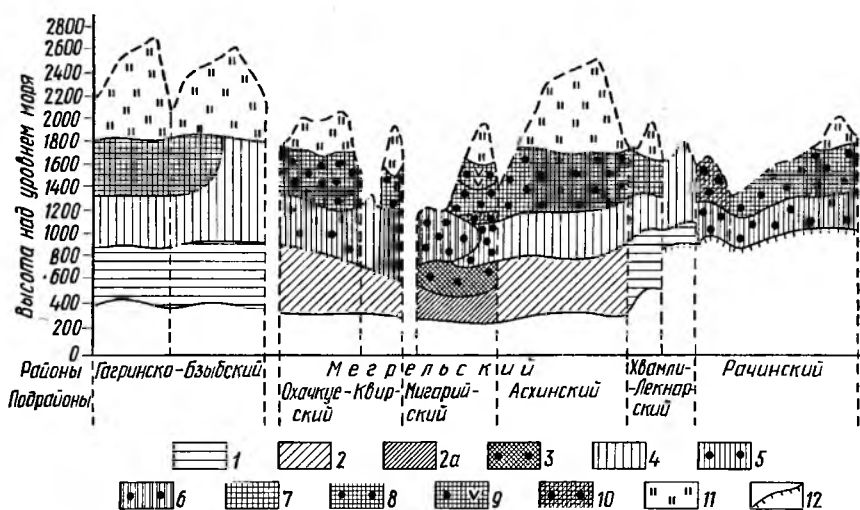


Рис. 157. Схема вертикальной поясности растительности на Кавказе (Западная Грузия, Гагринско-Бзыбский район) (по Сохадзе Е. В. и Сохадзе М. Е., 1964):

1—2а — леса нижнего горного пояса с листопадным подлеском (с преобладанием: 1 — дуба грузинского, 2 и 2а — граба кавказского), 3 — смешанные леса с участием вечнозеленого подлеска, 4—6 — буквые леса среднего и верхнего горного пояса (разные типы), 7—10 — букво-темнохвойные и темнохвойные леса (разные типы), 11 — высокогорные луга и скальная растительность, 12 — граница известняков

290—310 нм (у границы видимого света) в десятки раз больше, чем на уровне моря (рис. 158).

Другие характерные черты высокогорных условий — пониженные температуры (в частности, ночные заморозки, действующие на растения в некоторых горных районах в течение большей части

или даже всего вегетационного периода), сильные ветры, значительно укороченный вегетационный сезон. На больших высотах снижено содержание углекислоты в воздухе: например, на Памире на высоте 3800 м концентрация CO_2 всего 0,012—0,020%.

Что касается режима увлажнения в высокогорьях, то он складывается по-разному в зависимости от общеклиматического фона местности: есть горные районы гумидного характера (Альпы, Западный Кавказ, Карпаты) и высокогорья, где растения живут в условиях большой сухости (области «холодных пустынь» на Памире, Тянь-Шане и в других азиатских горных массивах).

Особо своеобразны условия в нивальном (приснежном) поясе, в непосредственной близости от массивов снега и льда, возле границы вечных снегов, тающих ледников и снежников.

В целом альпийские условия представляют пример

«крайних» для жизни растений (на верхней границе распространения растительности это выражение имеет не только экологический, но и прямой — пространственный смысл). Они отражаются на всех сторонах жизнедеятельности растений — строении, физиологии, сезонном развитии.

Для высокогорных растений характерен приземистый рост. Во всех высокогорных областях земного шара преобладают низкорослые стелющиеся кустарники и кустарнички, подушковидные и розеточные многолетние травы, дерновинные злаки и осоки, мхи и лишайники. Однако есть и более крупные, весьма своеобразные формы, например распространенные в высокогорьях Южной Америки (Анды) и Африки древовидные розеточные растения из родов *Senecio*, *Espeletia*, *Lobelia* с высоким колонновидным стеблем, несущим наверху крупную розетку мясистых, часто сильно опушен-

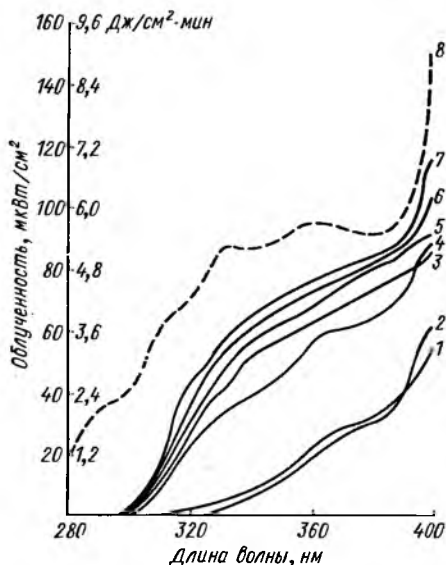


Рис. 158. Кривые распределения облученности в коротковолновой части спектра в полуденное время на разных высотах (по данным разных авторов):

1 — уровень моря (Москва), 2 — уровень моря (Вашингтон), 3 — 2320 м (Памир), 4 — 1789 м (Маунт-Вильсон, Калифорния), 5 — 3860 м (Памир), 6 — 3700 м (Памир), 7 — 4450 м (Памир), 8 — за пределами атмосферы

ных листьев. Характерная морфологическая черта многих высокогорных приземистых растений (кустарников, кустарничков) — значительное преобладание подземной массы по сравнению с надземной.

Низкорослость высокогорных растений, по-видимому, связана как с адаптацией к низким температурам (см. с. 83), так и с формирующим действием радиации, богатой коротковолновой частью спектра, которая тормозит ростовые процессы. Еще в конце прошлого века классические опыты французского ботаника Боннье показали, что многие растения с «обычной» формой роста, имевшие длинные цветоносные стебли, после пересадки в горы приобретали розеточную форму. Впоследствии эти опыты получили многочисленные подтверждения: например, у многих кавказских травянистых многолетников при пересадке из лесного пояса в альпийский высота уменьшалась в 2—4,5 раза, дерновинные злаки становились более кустистыми и «подушкообразными». Интересно, что эта перестройка происходила довольно быстро: уже через три года пересаженные растения приобретали устойчивый облик, характерный для высокогорных аборигенов.

В анатомическом строении высокогорных растений есть ряд черт, которые отчасти способствуют защите от избыточной радиации, отчасти связаны с особенностями водного режима и некоторых сторон обмена веществ в высокогорьях: утолщение покровных тканей, опушение, усиленное развитие механических тканей, придающих устойчивость к сильным ветрам, и т. д. Однако в горах довольно обычны и растения с листьями, лишенными опушения и воскового налета. С увеличением высоты местности, как правило, уменьшаются размеры клеток и возрастает плотность тканей, увеличивается число устьиц на единицу поверхности листа и уменьшаются их размеры; иными словами, наблюдаются изменения в сторону ксероморфоза. Особенно четко они выражены у растений, растущих на скалах; напротив, у видов, обитающих вблизи талых вод или других источников увлажнения, листья крупнее, а ксероморфные черты выражены гораздо слабее.

Низкие температуры и сильная освещенность способствуют образованию больших количеств антоциана, отсюда — глубокие, насыщенные тона окраски цветков. Сочетание крупных яркоокрашенных цветков и небольших листьев при малом (иногда совсем крохотном) росте — характерная черта многих альпийских растений.

Основные физиологические процессы у растений в высокогорных условиях характеризуются повышенной интенсивностью. Прежде всего это относится к газообмену. На больших высотах отмечены очень высокие величины фотосинтеза (у некоторых видов до 50—100 мг CO_2 на 1 г листа в 1 ч). Правда, в гумидных высокогорьях (Альпы, Гиссарский хребет) фотосинтез довольно умеренный. Тем не менее в целом по мере поднятия в горы прослеживается тенденция к увеличению фотосинтеза. Она отмечается и при сопоставлении интенсивности фотосинтеза разных видов в высотных поясах,

и у одного и того же вида, растущего (или пересаженного) на разной высоте. Сильнее всего эти высотные различия фотосинтеза и его температурных оптимумов заметны у видов со сравнительно слабой ассимиляцией. В соответствии с сильной освещенностью фотосинтез горных растений имеет высокий уровень светового насыщения. Так, в высокогорьях Памира он составляет 50—60 тыс. лк (40—50% от полной освещенности), а у ряда видов световое насыщение отсутствует совсем, и фотосинтез продолжает повышаться с увеличением освещенности до максимально возможной (см. рис. 40). Снижение содержания углекислоты в воздухе, по-видимому, не отражается на фотосинтезе высокогорных растений: согласно теоретическим расчетам, уменьшение парциального давления CO_2 на больших высотах должно компенсироваться повышением скорости диффузии ее в лист.

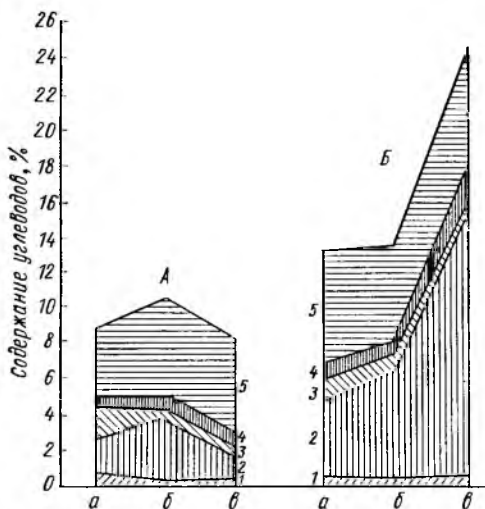


Рис. 159. Содержание углеводов в листьях злака *Clinelymus nutans* на разной высоте над уровнем моря (по Рейнус Р. М., 1965). А — в Ташкенте (480 м над уровнем моря); Б — на Памире (3860 м).

Фазы развития: а — кушение, б — цветение, в — созревание семян. Углеводы: 1 — мальтозы, 2 — сахара, 3 — углеводы типа мальтозы и декстринов, 4 — крахмал, 5 — гемицеллюлозы

Влияние низких температур сказывается на характере накопления продуктов фотосинтеза (рис. 159): увеличивается содержание растворимых углеводов (сахаров), играющих большую роль в холодостойкости растений (см. с. 88). Особенно возрастает оно к осени, перед наступлением морозов. В высокогорьях Памира (3800 м и более) содержание растворимых углеводов наиболее велико у растений верхней части альпийского пояса, где безморозный период отсутствует (например, в листьях примулы *Primula moorcroftiana* в начале вегетации 13%, к осени — до 23%). Не только у видов местной флоры, но и у растений, пересаженных в горы из более низких поясов, содержание сахаров возрастает (например, при пересадке из равнинных районов Франции в Альпы на высоту более 2500 м — почти в 3 раза). И наоборот, у типично высокогорных видов содержание сахаров заметно снижается после пересадки в равнинные условия. На больших высотах в растениях увеличивается концентрация важных для метаболизма веществ (например, аскорбиновой и других органических кислот), а также ароматических соединений и пр. Недаром ценятся питательные и вкусовые свойства высокогорных кормовых растений и молочных продуктов.

Характерная черта физиологии и биохимии высокогорных растений — повышение интенсивности окислительно-восстановительных процессов, увеличение активности участвующих в них ферментов (каталазы, пероксидазы и др.), более низкие, чем у равнинных растений, температурные оптимумы их работы. Во многих исследованиях отмечено усиление дыхания растений на больших высотах

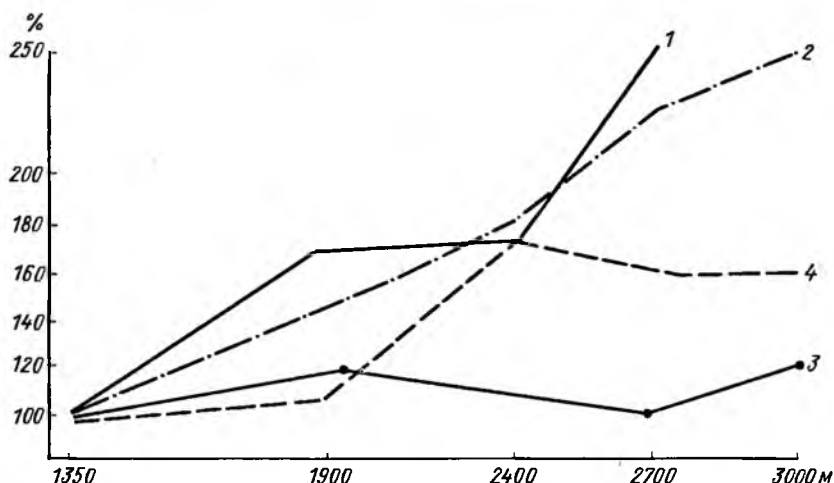


Рис. 160. Повышение дыхания растений с увеличением высоты местности (по Семихатовой О. А., 1965):

1 — *Primula macrocalyx*, 2 — *Primula ruprechtii*, 3 — *Onobrychis biebersteinitz*, 4 — *Scabiosa caucasica*. За 100% принята величина дыхания на высоте 1350 м. Температура 18–19°C

(рис. 160) (а следовательно, увеличение энергии, освобождающейся при распаде сложных соединений). По современным представлениям это связано с тем, что в трудных условиях горной среды у растений появляются такие пути усиленного потребления энергии дыхания в обмене веществ, каких нет на равнинах. Один из них — использование энергии для синтеза веществ в процессе репарации (восстановления), обеспечивающей сохранение растений при частых повреждениях (например, от ночных заморозков). Дыхание высокогорных растений устойчиво к неблагоприятным воздействиям, что является одной из физиологических основ приспособленности растений к этим крайним условиям.

Водный режим высокогорных растений во влажных областях вполне «благополучен» за исключением засушливых условий (особенно в горных холодных пустынях), где они испытывают влияние таких особенностей среды, как малая доступность почвенной влаги из-за низких температур, а иногда и сильная физическая сухость почвы в сочетании с опасностью большой транспирации при сильном освещении. Поэтому с увеличением высоты в основных показателях водного режима растений часто отмечаются сдвиги: умень-

шение общей оводненности тканей при повышении доли связанной воды, возрастание осмотического давления и водоудерживающей способности листьев.

Общая экологическая черта различных физиологических процессов у высокогорных растений — снижение температурных оптиму-

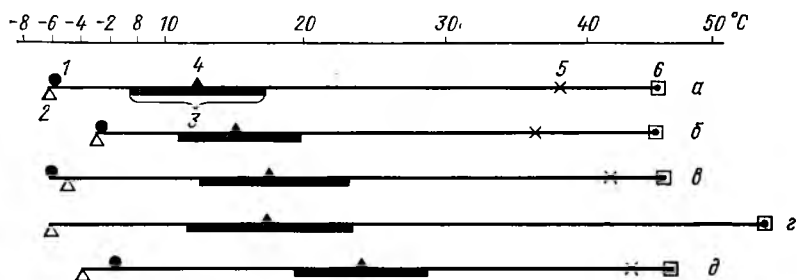


Рис. 161. Температурные пределы выносливости некоторых цветковых растений на разных высотах над уровнем моря в Альпах (по Pisek A. et al., 1969):

1 — летняя минимальная температура, 2 — холодостойкость, 3 — область фотосинтеза, 4 — оптимум фотосинтеза, 5 — летняя максимальная температура, 6 — жаростойкость. Виды растений и высота над уровнем моря: а — *Oxyria digyna* (2500 м), б — *Picea excelsa* (900 м), в — *Fagus sylvatica* (600 м), г — *Olea europaea* (240 м), д — *Citrus limonum* (80 м)

мов, хорошо заметное при сравнении с температурными адаптациями растений низкогорных или равнинных местообитаний (рис. 161, 162).

В целом сопоставление основных физиологических показателей у горных и равнинных видов (а для широкораспространенных видов — у соответствующих популяций) показывает, что на больших

высотах жизнедеятельность растений значительно интенсивнее. Очевидно, эволюция высокогорных растений шла в направлении наиболее полного использования всех возможностей короткого и холодного вегетационного периода.

Существенно изменяется при поднятии в горы сезонное развитие растений. Чем выше, тем позже тает снег весной и раньше выпадает осенью, тем короче вегетационный период, тем позже начинается весеннее развитие и раньше наступает осень. Весной, поднимаясь в горы, можно видеть сезонное развитие одного и того же вида

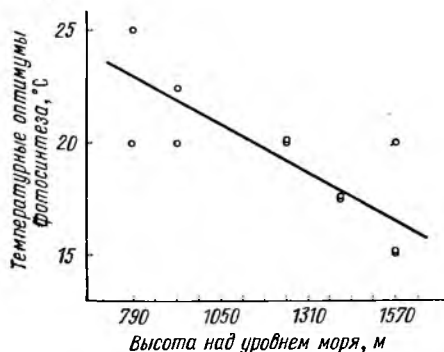


Рис. 162. Температурные оптимумы фотосинтеза пихты бальзамической — *Abies balsamea*, происходящей из высокогорных местообитаний на разной высоте над уровнем моря (по Fryer J. H. a. Ledig F. T., 1972)

в обратной последовательности (например, в низкогорном поясе — цветение, в среднем — бутонизацию, еще выше — начало вегетации и, наконец, только появление из-под снега). Напротив, осенью при подъеме в горы можно наблюдать ускоренное наступление осенних фенофаз (осеннее расцветивание листвы, листопад, отмирание надземных частей). Сокращение вегетационного сезона с высотой хорошо иллюстрируется рис. 163.

В связи со сжатыми сроками вегетации в высокогорьях темпы сезонного развития здесь значительно ускорены. Это хорошо заметно по скорости прохождения фенологических фаз на разных высотах в горах Кавказа (табл. 19, А): например, фаза бутонизации сокращается на 5—7 дней с поднятием на 100 м (на больших высотах это сокращение меньше), что подтверждается и в экспериментальных пересадках растений на разные высоты (табл. 19, Б).

Разные виды растений неодинаково относятся к высотной зональности. Одни имеют широкий высотный диапазон и растут в разных поясах, но при этом у них сильно изменяются внешний облик и основные стороны жизнедеятельности. Примером могут служить черника и голубика в Карпатах, распространенные от низкогорного до альпийского пояса (рис. 164), или типчак в горах Кавказа и др. Однако широкий высотный диапазон не всегда связан с большой экологической пластичностью растений: так, встречающийся в Тянь-Шане на разных высотах шафран Королькова — *Crocus korolkowii* во всех высотных поясах вегетирует только вскоре после таяния снега, т. е. в одинаковых гидро-термических условиях (хотя сроки его развития и приходятся на разное время, с января по июнь). Это пример очень узкой экологической амплитуды при широком высотном диапазоне.

Другие виды распространены в ограниченных пределах нескольких или одного (иногда довольно узкого) высотного пояса и исчезают при переходе в соседние, сменяясь замещающими видами. Так, в горах на разных высотах растут близкие виды — герань холмовая — *Geranium collinum* и герань скальная — *G. saxatile*, имеющие еще внутривидовые высотные формы с морфологическими и биохимическими различиями и узкой экологической амплитудой. Иногда вид выходит за пределы определенной высотной зоны, но при этом поселяется уже в совсем иных

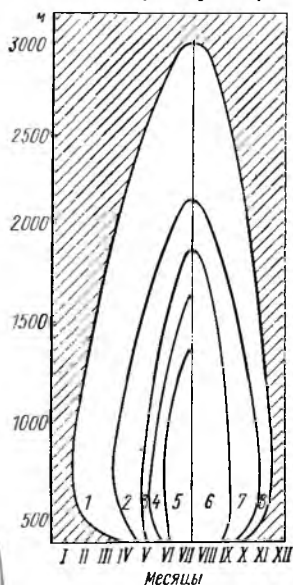


Рис. 163. Схема изменения продолжительности фенологических периодов над уровнем моря с увеличением высоты (по Гамсу Г. и Вальтеру Г.). Заштрихованная часть — период покоя, не заштрихованная — период вегетации. Фенологические периоды: 1 — ранняя весна, 2 — весна, 3 — поздняя весна, 4 — первая половина лета, 5 — вторая половина лета, 6 — ранняя осень, 7 — осень, 8 — поздняя осень

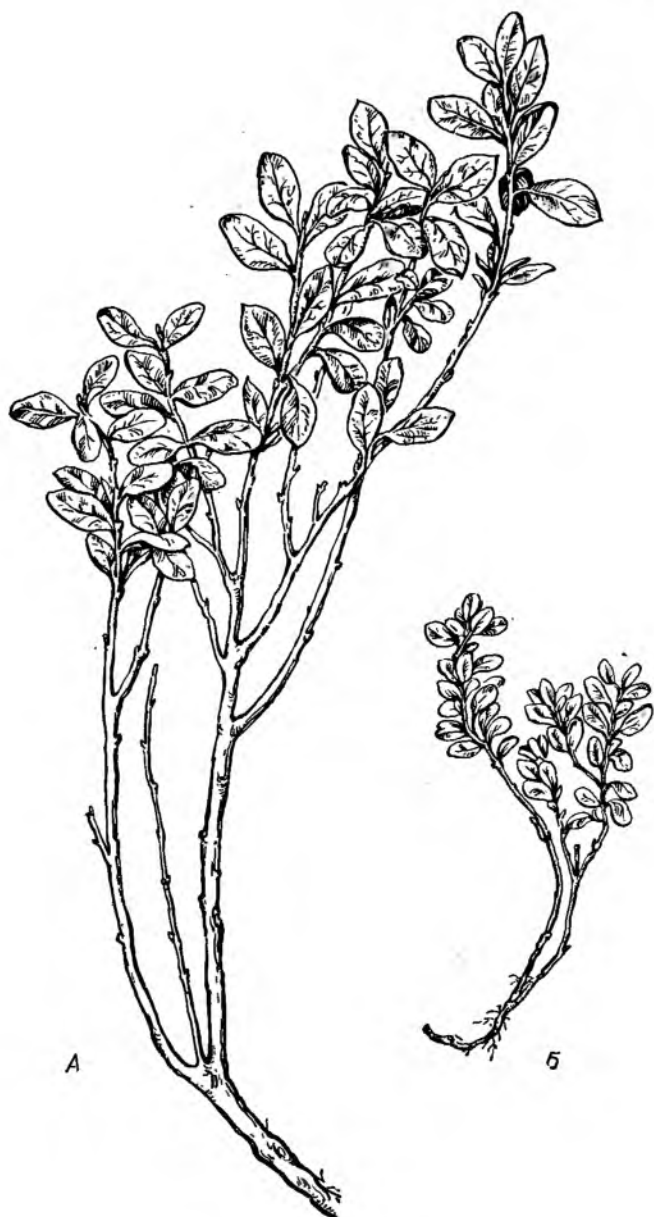


Рис. 164. Голубика — *Vaccinium uliginosum* в разных высотных поясах Восточных Карпат.

А — низкотерновый пояс (800 м над уровнем моря), поляна в еловом лесу;
Б — альпийский пояс (1600 м над уровнем моря)

Таблица 19. Скорость развития (число дней от начала вегетации до наступления определенной фенологической фазы) у растений на разных высотных уровнях. Северо-Западный Кавказ (по Малышеву А. А., 1965)

Вид	Фенофаза	Высота над уровнем моря, м				
		1330	1950	2400	2700	3000
А. Растения, произрастающие на данной высоте						
<i>Festuca sulcata</i>	Колошение	50	51	14	19	29
	Цветение	79	73	55	54	—
	Созревание семян	122	121	88	93	95
<i>Polygonum carneum</i>	Бутонизация	—	42	23	21	27
	Цветение	—	62	39	36	52
<i>Primula ruprechtii</i>	Бутонизация	—	10	3	4	5
	Цветение	—	29	7	10	15
Б. Растения, пересаженные с высоты 1330 м ¹						
<i>Phleum pratense</i>	Колошение	86	85	55	66	—
	Цветение	144	101	91	92	—
<i>Primula macrocalyx</i>	Бутонизация	15	9	0	4	—
	Цветение	29	25	11	12	—
<i>Dactylis glomerata</i>	Колошение	67	63	44	—	—

¹ На высоты, указанные в графах таблицы.

местообитаниях: например, мятлик однолетний — *Poa annua* и ряд других видов, обитающих в высокогорьях Тянь-Шаня, «спускаясь» на подгорную равнину, могут расти только в затененных местообитаниях (орошаемых садах).

Таким образом, отношения между высотной и экологической амплитудами растений сложны и многообразны.

Экспозиция и крутизна склона. Наряду с высотой над уровнем моря условия для жизни растений в горах в большой мере определяются экспозицией и крутизной склонов. Известно, что на склонах южной экспозиции угол падения солнечных лучей ближе к прямому, чем на горизонтальной поверхности (за исключением экваториальных областей) (рис. 165). Склоны северной экспозиции получают прямые лучи под очень острыми углами («скользящие» лучи), а при большой крутизне в дневные часы довольствуются лишь рассеянной радиацией. Отсюда существенные различия в прогревании воздуха и почвы (рис. 166), режиме увлажнения (в частности, скорости снеготаяния и иссушения почвы) и других элементах микроклимата. Нередко при переходе с

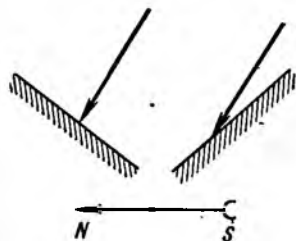


Рис. 165. Различия угла падения солнечных лучей на склоны южной и северной экспозиции

северного склона на южный условия так резко отличаются, как будто расстояние составляет несколько сот километров к югу в широтном направлении.

В связи с неодинаковыми условиями на склонах разной экспозиции заметно различается состав растительности, облик и состояние растений. Известно, что на южных склонах граница древесной растительности поднимается гораздо выше, чем на северных. В целом границы всех зон сдвигаются кверху, а в составе растительных группировок преобладают более южные и теплолюбивые элементы.

Различны в зависимости от экспозиции и морфофизиологические особенности растений одного и того же вида. Так, туркестанский можжевельник арча (*Juniperus turkestanica*) в субальпийском поясе гор Киргизии обычно имеет стланиковую форму (в возрасте

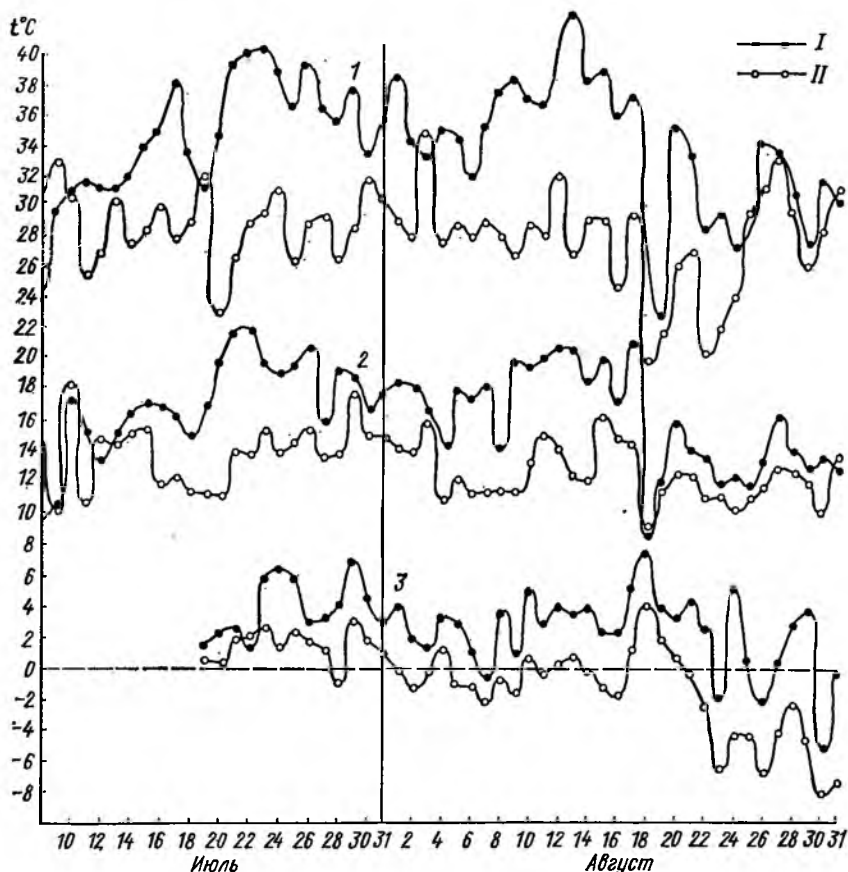


Рис. 166. Температура поверхности почвы на горных склонах разной экспозиции. Западный Тянь-Шань, 3000 м над уровнем моря (по Культнасову И. М., 1955). I — южный склон, II — северный склон.

Температура: I — максимальная, 2 — среднесуточная, 3 — минимальная

300—500 лет длина стволов всего 2—3 м), но у скал южной экспозиции он растет в виде высоких стройных деревьев, поскольку здесь обеспечена защита от зимнего высыхания и вымерзания. Сравнительное исследование деревьев бука на склонах северной и южной экспозиции в итальянских Альпах показало, что на северных склонах структуре листьев в целом свойственны более «теневые» черты,

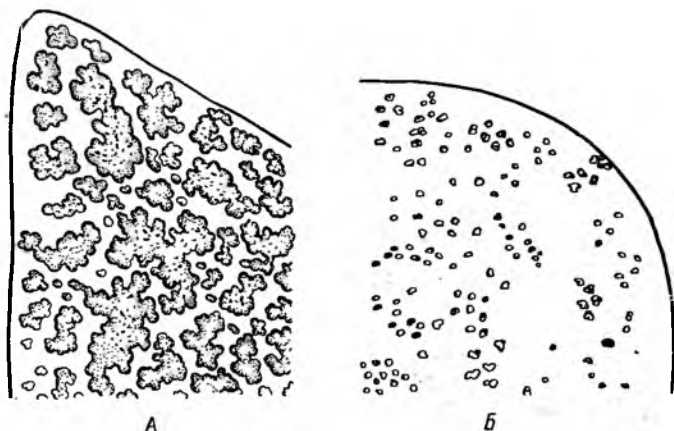


Рис. 167. Распределение листоватых лишайников на гранитном валуне (по Ниценко А. А., 1951).

А — на южной стороне, Б — на северной стороне

а водному режиму — более гигрофильные (меньшая транспирация, большая оводненность листьев и т. д.). Однако в более напряженных условиях водоснабжения и температуры могут иметь место иные соотношения: так, растения злаково-разнотравных лугов Кавказа больше транспирируют на северных склонах.

Влияние различной экспозиции отражается на составе растительности не только в случае крупных элементов рельефа; оно хорошо заметно и на небольших холмах, повышениях, валунах (рис. 167).

Влияние крутизны склона на условия жизни растений сказывается главным образом через особенности почвенной среды, водного и температурного режима. Сильный сток воды и смыв почвы с крутых склонов создают трудные условия для поселения растений. Преимущество здесь имеют виды литофильного характера с глубокой и цепкой корневой системой, экономно расходующие воду. На склонах с более мягким грунтом (например, крутые стенки глубоких оврагов) хорошо закрепляются растения-пионеры с поверхностной и разветвленной корневой системой (мать-и-мачеха и др.).

В горных странах с весьма сложным рельефом создается очень сложное переплетение влияний — широтных факторов, вертикальной зональности, различий экспозиции склонов, их крутизны, степени изрезанности, а также особенностей почвенно-грунтовых условий, водного режима и т. д. Поэтому картина распределения эколо-

гических факторов и растительности может быть сильно усложнена. Так, в замкнутых котловинах, даже на небольшой высоте, скапливается более холодный воздух, чем в вышележащих поясах; в таких случаях возможны инверсии (обращения) зональности. Например, очень наглядны инверсии в предгорьях Низких Татр в Словакии со сложным рельефом в области карстовых явлений: высокогорные виды спускаются здесь очень низко по холодным и влажным ущельям, а многие теплолюбивые виды низин, напротив, поднимаются по хорошо освещенным и прогретым известняковым хребтам выше своего обычного высотного ареала.

В хорошо защищенных элементах рельефа могут создаваться чрезвычайно благоприятные для растений условия, способствующие сохранению особо теплолюбивых реликтовых форм. Таковы, например, широкие расщелины между скалами над Дунаем в Восточной Сербии, защищенные от ветров и испытывающие увлажняющее действие реки. В них сохранились многие редкие, реликтовые и эндемичные формы, и среди них «медвежий орешник» — *Corylus colurna*, грецкий орех — *Juglans regia*, сирень — *Syringa vulgaris* (дикая форма) и др.

РОЛЬ ЭЛЕМЕНТОВ МЕЗОРЕЛЬЕФА В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Для менее крупных, чем горы, форм рельефа — расчлененных возвышенностей (Волыно-Подольской, Средне-Русской, Приволжской) — изменение ландшафтов и, в частности растительного покрова, с высотой выражено очень слабо. В отличие от вертикальной зональности в горах географы называют это явление «вертикальной дифференциацией». Так, в лесной зоне примеси дуба и ясеня в древостоях приурочены к повышенным местам, а на низменных равнинах, подверженным заболачиванию, поселяются более северные элементы. Конечно, здесь играет роль не столько само положение над уровнем моря, сколько геоморфологические факторы (расчлененность рельефа) и связанное с ними изменение почвенно-гидрологических условий.

Основное значение элементов мезорельефа состоит в перераспределении зональных экологических факторов. Сочетание различных элементов мезорельефа, иногда очень сложное, может до неузнаваемости изменить зональные климатические и почвенные факторы и обусловить поселение совершенно особой растительности, как это имеет место, например, в долинах крупных рек. По выражению А. П. Шенникова, долины рек — как бы дороги, по которым климат двух соседних широтных зон проникает один в другой. И, напротив, в каждой зоне имеются наиболее свободные от влияния рельефа местообитания, наиболее полно отражающие характеристики для данной географической зоны (зональные) особенности климата и почв. Такие местообитания (как правило, ровные, равнинные) называют плакорными или плакорами (ровнядами). Обычно это водораздельные равнины со сравнительно однородными условиями или их отдельные участки.

Влияние мезорельефа на сочетание экологических факторов особенно ярко проявляется там, где те или иные факторы близки к минимуму. Например, в южных областях с сухим климатом рельеф существенно влияет на распределение влаги для растений. Скопление снега и талых вод в отрицательных элементах рельефа — оврагах и балках — делает возможным произрастание овражных (так называемых байрачных) лесов в безлесной степи юга европейской части СССР. На плоской равнине лесостепи Западной Сибири в незначительных по высоте замкнутых понижениях влажность почвы настолько значительна, что там может расти древесная растительность в виде лесных островков — «колков». В ковыльных степях Украины едва приметные, но широкие понижения — «поды» — весной собирают талые воды, что обеспечивает более мезофильный состав степного травостоя. Напротив, слегка повышенные участки степи заняты более ксерофильными растительными группировками.

Весьма наглядный пример влияния рельефа на комплекс экологических факторов и растительность представляет сопоставление заросших овражных склонов разной экспозиции в южной части лесостепной зоны. В более восточных районах лесостепной зоны (юг Башкирии, северо-запад Оренбургской области) по растительности можно почти безошибочно определить экспозицию склона: северные и северо-западные заняты лесами, южные и юго-восточные — безлесные, остепненные. Можно привести примеры и из более северных районов: в Московской области при зарастании песчаных откосов подрост ели и сосны, многие лесные травы и мхи предпочитают селиться на северном склоне, на котором вследствие этого формируется более богатый видовой состав.

В северных областях, где мало тепла, влияние мезорельефа также очень велико. Здесь повышенные элементы рельефа (в частности, крутые склоны речных долин) более дренированы и более прогреты, особенно склоны южной экспозиции. В районах многолетнемерзлых горных пород («вечной мерзлоты») на таких элементах рельефа почва оттаивает на большую глубину. В тундре на склонах южной экспозиции развиваются более теплолюбивые кустарничковые группировки (рис. 168); по склонам на север проникают фрагменты более южных типов растительности (например, красочно цветущие участки лугов — тундровые луговины).

Кроме различия видового состава, на склонах разной экспозиции отмечается неодинаковая скорость фенологического развития (что особенно хорошо заметно по весенним явлениям — оттаиванию почвы, отрастанию побегов, разворачиванию почек, зацветанию и т. д.). В отрицательных элементах рельефа фенологическое развитие растений может задерживаться из-за длительного сохранения снега.

Закономерности влияния склонов разной экспозиции на растительный покров хорошо отражены в «правиле предварения», сформулированном В. В. Алехиным (1950, с. 116): «Плакорный вид или плакорная растительность предваряется на юге или на севере в соответствующих условиях местообитания» (рис. 169), иными сло-

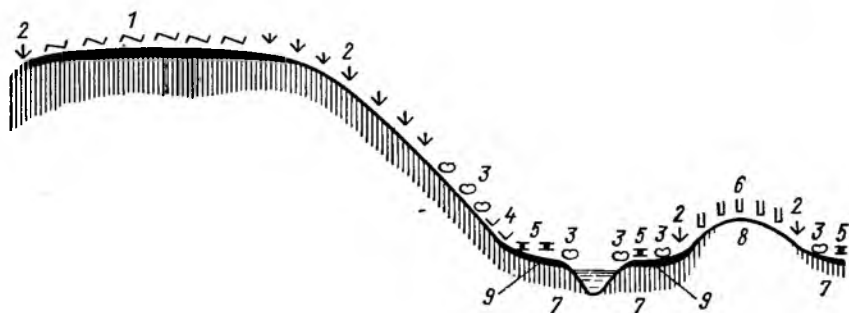


Рис. 168. Влияние рельефа на распределение растительности в тундре. Оленья гряда в Большеземельской тундре (по Андрееву В. Н., 1932):

Преобладающие виды: 1 — багульник, 2 — карликовая береза, 3 — карликовая ива, 4 — луговые злаки, 5 — осоки, 6 — лишайники. Грунты: 7 — глинистые, 8 — песчаные, 9 — торфяные

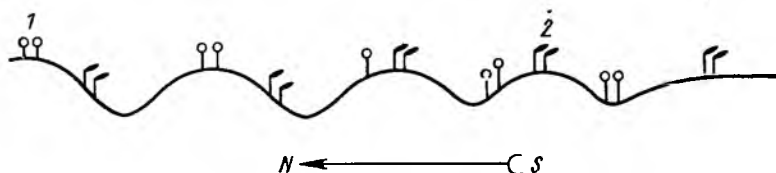


Рис. 169. Схема «правила предварения» (по Алехину В. В., 1950).

Северное влаголюбивое растение (1) переходит на юге на северные склоны и дно балок. Южное (2) при движении к северу переходит на лучше прогреваемые южные склоны

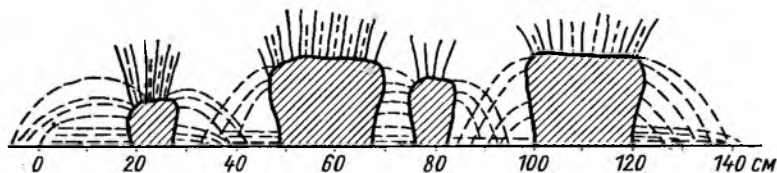


Рис. 170. Кочки-дернины щучки — *Deschampsia caespitosa* на щучковом лугу. Вертикальный разрез, схематизировано (по Чнжиковой В. А., 1963). Сплошные линии — основания живых листьев, пунктир — отмершие листья и ветошь на почве

вами, растительность южных склонов на какой-либо территории содержит элементы более южных плакорных мест, а растительность северных склонов — элементы более северных плакорных мест. Это правило применимо для многих южных лесостепных и степных районов, где почвы хорошо дренированы, однако в других районах оно нарушается такими явлениями, как заболачивание (на севере) или засоление (на юге).

МИКРОРЕЛЬЕФ

Микрорельеф может быть связан как с неровностями поверхности почвы, так и с особенностями роста самих растений (образование кочек крупнодерновыми злаками и осоками — рис. 170, пристволовые повышения в лесу). Некоторые формы микрорельефа имеют зоогенное происхождение (выбросы землероев — кротовины, сурчины и т. д.; термитники).

Микрорельеф способствует проявлению различий в среде обитания растений, незначительных по пространственной протяженности, но достаточно резко выраженных по характеру действия экологических факторов. Поэтому от микрорельефа часто зависит микроструктура растительного покрова — чередование на небольшом пространстве видов с разными экологическими особенностями. Примеры — грядово-мочажинный комплекс на болотах (сочетание более ксерофильных и крайне гигрофильных элементов); мозаичная растительность кочковатого луга; комплексная полупустыня в Прикаспии (в зависимости от мелких разностей микрорельефа — сочетание небольших пятен черноземных почв, солонцов и глинистых почв с разным видовым составом растительного покрова).

Особенно заметно влияние микрорельефа в крайних условиях существования: так, в Восточной Сибири на многолетней мерзлоте оттаивание кочек идет быстрее, чем западин; в результате в редкостойных сосновых и лиственничных лесах разница в сроках начала вегетации и зацветания багульника на расстоянии нескольких метров может достигать полумесяца (что соответствует нескольким сотням километров по широте).

РОЛЬ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ
ПРОЧИХ ФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Из прочих физических факторов окружающей среды остановимся вкратце на следующих.

Атмосферное давление имеет значение для растений лишь теоретически, поскольку экспериментально показано, что снижение давления начинает отражаться на состоянии и росте растений только тогда, когда оно соответствует высоте 8 тыс. м над уровнем моря (на такой высоте растительного покрова уже нет). Для растений атмосферное давление имеет лишь косвенное значение как фактор формирования погодных условий.

Атмосферное электричество действует на растение посредством разрядов и ионизации воздуха. Известно губительное действие молний при попадании в крупные деревья. Есть определенные закономерности в частоте повреждаемости молнией различных древесных пород, что связывают с формой кроны и электропроводящими свойствами коры, в частности, с быстротой ее намокания. По частоте поражения молниями на первом месте стоят ель и пихта, затем дуб, а бук повреждается в 10—15 раз меньше. Удары молнией повреждают деревья механически (трещины, расщепление стволов), вызывают выпадение крупных деревьев, что существенно изменяет структуру древостоев, а также нередко служит причиной пожаров. От пожаров, вызываемых молниями, на Аляске ежегодно сгорает около 400 тыс. га леса.

Еще одна роль электрических атмосферных разрядов состоит в том, что они способствуют синтезу соединений азота (окислов азота, азотной и азотистой кислот) из свободного азота атмосферы и водяных паров. Считают, что в тропическом климате, в областях частых бурь и гроз, так может возникать дополнительный источник азотного питания для растений: например, в Англии (Ротамстед) в 1 л атмосферной воды содержится 0,4 мг азотной кислоты, а в тропических областях — 2—3 мг.

Действие повышенной ионизации воздуха на растения еще мало изучено; возможно, именно оно служит материальной основой способности некоторых растений «предсказывать погоду» (снижение фотосинтеза и дыхания, закрывание устьиц и прекращение транспирации перед грозой задолго до падения атмосферного давления).

Интересны экспериментальные данные о влиянии слабого тока на корневые системы некоторых растений: например, обнаружено, что у саженцев сосны и ели фитомасса увеличивается на 100—120%. Отдельные авторы считают возможным с помощью воздействия направленного электрического поля регулировать темпы пере-

мещения веществ внутри дерева и тем самым — темпы его роста.

Огонь в жизни растительного покрова — довольно редкий, но весьма действенный фактор. Как сказано выше, естественным путем пожары возникают от ударов молний; случаи эти согласно лесной статистике не так уж редки. Поэтому некоторые авторы склонны относить огонь к естественным экологическим факторам в жизни растений. Гораздо чаще действие огня на растительный покров связано с деятельностью человека (бессознательной или планомерной), поэтому в большинстве случаев оно может рассматриваться как одна из форм антропогенного влияния.

Серьезные последствия для жизни растений имеют лесные пожары, причем не только верховые, охватывающие весь древостой но и низовые, губящие напочвенную растительность, подрост, иногда нижние ветви деревьев, а также подземные торфяные пожары в северных лесах, сильно повреждающие корневые системы, в результате чего насаждение может превратиться в сухостой.

Повреждения древесных стволов огнем («огневые раны», или «пожарные подсушины») связаны с гибелью значительных участков камбия, которые отмирают уже при 50—55°C. Таким повреждениям особенно подвержены древесные породы с тонкой корой и поверхностной корневой системой (ель, пихта). Неустойчив к огню и кедр, хвоя которого выделяет много летучих эфирных масел; даже при легком низовом пожаре дерево вспыхивает снизу доверху. Более огнестойки деревья с толстой, хорошо защищающей от ожога корой — сосна, лиственница. С влиянием пожаров отчасти связывают широкое распространение сосновых древостоев (или примесей сосны) в бореальной зоне как в пределах Евразии (сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris*), так и в зоне смешанных лесов Северной Америки (сосна жесткая — *Pinus rigida* в районе Аппалачских гор, сосна южная — *P. australis* и сосна карибская — *P. caribaea* на юго-востоке США). Толстой корой обладают также многие весьма огнестойкие деревья в африканских саваннах, подверженных частым пожарам.

«Огневые раны» небольшого размера постепенно зарастают, и, если дерево подвергалось действию огня неоднократно, на его спиле можно сосчитать число пожаров в течение его жизни.

Кроме повреждений непосредственно от огня пожары вызывают общее ухудшение состояния древостоя: снижается прирост, ослабленные деревья больше подвергаются нападению насекомых-вредителей и заражению грибами (например, древесинной гнилью), легко проникающими через «огневые раны».

Лесные пожары сильно изменяют условия обитания растений. Во время пожара в северных хвойных лесах температура доходит до 800—900°C, в почве на глубине 3,5 см — до 90—95°C, а на глубине 7 см — до 60—70°C. Поэтому в сухих лесах почти полностью сгорает не только подстилка, но и почвенный гумус, а минеральные частицы верхнего слоя почвы спекаются, образуя комки или стекловидную корку, трудно проницаемую для воды, воздуха и корней. Почва сильно уплотняется. В результате сгорания органи-

ческих кислот и освобождения оснований кислотность почвы резко уменьшается (в поверхностных горизонтах значение рН доходит до сильнощелочного). Под действием высокой температуры верхние слои почвы стерилизуются — гибнет почвенная микрофлора, в более глубоких горизонтах изменяется ее состав в сторону обеднения наиболее важными для жизнедеятельности растений группами (например, в почвах хвойных лесов после пожаров усиливается деятельность микроорганизмов, вызывающих маслянокислое брожение и денитрификацию, а деятельность остальных групп бактерий сильно подавлена).

Это резкое изменение условий (к которому нужно еще добавить в случае уничтожения древостоя осветление, изменение температурного режима и других факторов микроклимата) ведет к тому, что после лесных пожаров гари заселяются определенными видами с различными адаптивными особенностями, помогающими перенести пожар и выжить на гаях. Это и подземные глубокие почки возобновления, и способность семян долго сохраняться в почве и выносить высокую температуру (у некоторых видов она даже превышает всхожесть), и выносливость к заморозкам, сильной освещенности и другим факторам открытого местообитания. На наиболее выжженных местах из спор, занесенных ветром, появляются мхи-пионеры: через 3—5 лет после пожара наиболее обильны *Funaria hygrometrica* («пожарный мох», часто указывающий места бывших костров), *Ceratodon purpureus* и др.; на сырых местах — *Marchantia polymorpha*. Из высших растений весьма быстро заселяют гари Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), который уже через 2—3 месяца обильно цветет на пожарищах, а также вейник наземный — *Calamagrostis epigeios* и другие виды.

Следует отметить, что небольшие лесные пожары отчасти могут благоприятно влиять на жизнь растений. Например, возобновление лиственницы — *Larix sukaczewii* из семян на севере европейской части СССР и на Среднем Урале идет значительно лучше после сильного выгорания лесной подстилки. Лесоводы считают, что наиболее благоприятные условия для ее возобновления создаются на почвах, «пройденных беглым огнем». Оказывается, и в лабораторных опытах семена этой лиственницы лучше прорастают на золе и обожженной почве, чем на обычных лесных почвах. Для содействия возобновлению древесных пород в Северной и Средней Финляндии применяют сплошное обжигание лесосек.

Весьма подвержены пожарам заросли жестколистных кустарников, распространенные в областях с сильной летней сухостью и зимними дождями (средиземноморские маки и гарига, калифорнийский чаппараль, австралийский скрэб). Некоторые особенности их видового состава и строения, по-видимому, обусловлены периодически повторяющимся действием огня. Чаппараль даже считают своего рода «пожарной» экосистемой (поддерживаемой в современном состоянии действием огня). Свойства некоторых древесных пород, произрастающих в Австралии, можно рассматривать как своеобразное приспособление к использованию пожаров: у видов

Banksia, *Hakea* и других родов из семейства протейных деревянистые плоды сохраняются на дереве и не раскрываются по нескольку лет, до тех пор пока не пройдет пожар, после чего плоды раскрываются и высеиваются семена, хорошо прорастающие на зольном субстрате. Такие растения иногда называют пиропитами.

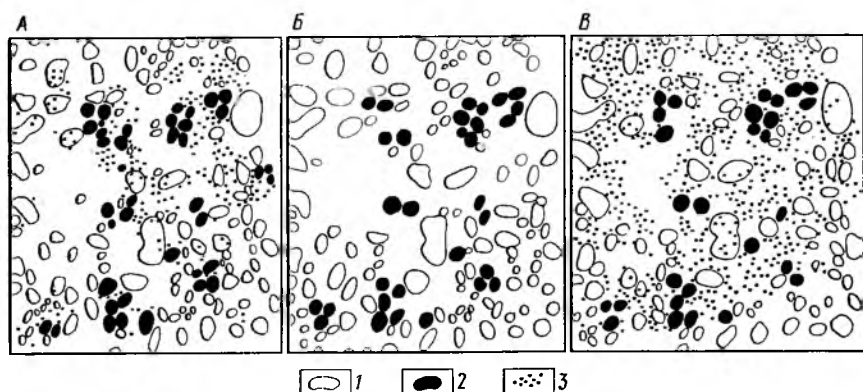


Рис. 171. Влияние пожара на растительность древесных «колков» зауральской лесостепи (по Федюнину Д. Ф., 1953). А — до пожара; Б — после пожара; В — через год после пожара:

1 — ива, 2 — береза, 3 — осина

В жизни степей пожары («палы»), возникающие главным образом от руки человека, играют довольно существенную роль; с давних пор они использовались для регулирования роста, возобновления, а отчасти и состава травостоя. Накопление мертвых остатков, затрудняющее возобновление травостоя, нередко приводит к его смене иными растительными группировками с большой долей сорняков и других случайных видов. Удалению прошлогодней ветоши способствуют палы, пускаемые по степи осенью или ранней весной. Степные дерновинные злаки (ковыли, типчак, тонконог) повреждаются огнем мало, так как плотная дернина защищает узел кущения (почки); так же хорошо сохраняются многолетники с подземными почками возобновления. Уничтожаются однолетники, но они через несколько лет способны восстановиться из запаса семян в почве. Сильно повреждаются стержнекорневые виды и растения с поверхностным укоренением. Сгорают степные кустарники — ива, вишня степная — *Cerasus fruticosa*, шиповник — *Rosa canina* и др., но в первый же год они дают большое количество поросли (рис. 171). Медленно возобновляются степные мхи (*Tortula ruralis* и др.). Возобновление травостоя после пала в южных целинных степях идет довольно быстро, так что уже через несколько месяцев возможен выпас, а на следующий год — сенокос.

В результате действия палов в степном травостое раньше начинается весеннее отрастание, удлиняется вегетационный период,

увеличиваются густота травостоя, рост растений, плодоношение, продуктивность. Однако возможны и отрицательные влияния: выгорание дернины при сильных пожарах, обнажение почвы с последующим поселением сорняков; зимой — усиление промерзания почвы, весной — уменьшение задержания снега и влаги.

Как фактор, действующий в степях более или менее регулярно, огонь производит известный отбор видов и поддерживает постоянство состава травостоя. То же относится к североамериканским прериям и африканским саваннам, значительная часть которых, по-видимому, пирогенного (точнее, антропо-пирогенного) происхождения. В США ранневесенние палы («целевые» или «предписанные») считаются одним из способов регулирования состава травостоя прерий: (в частности, удаления нежелательных кустарников). Прекращение пожаров в прериях Южного Техаса приводило к значительному увеличению кустарниковых зарослей. Многие американские авторы рассматривают пожары как фактор, поддерживающий прерии в более или менее стабильном состоянии.

Магнитное поле Земли. Известно, что земной шар представляет собой гигантский магнит; следовательно, жизнь на Земле (в том числе и растительная) существует в условиях естественного магнитного поля. Напряженность его не везде одинакова: на Земле есть области сильных магнитных аномалий (обычно в районах залежей магнетитовых и других руд, богатых железом), где напряженность магнитного поля может превышать среднюю в 2—3 раза

(пример — район Курской магнитной аномалии — КМА). В последние годы заметно возрастает количество электромагнитной энергии, рассеиваемой в атмосферу электростанциями, линиями электропередач, радио- и телетрансляционными сетями. В 1971 г. оно составляло около 0,0015% солнечной радиации, а к 2000 г., по прогнозам, достигнет 0,01% и, возможно, явится уже существенным экологическим фактором. Поэтому представляют интерес экспериментальные исследования, в которых делаются попытки выявить чувствительность растений к действию магнитного поля.

В 1960 г. была обнаружена способность некоторых растений реагировать на направление магнитных силовых линий поля Земли. Семена растений, ориентированные зародышевой частью к южному магнитному полюсу, прорастали более энергично, а проростки росли быстрее, чем

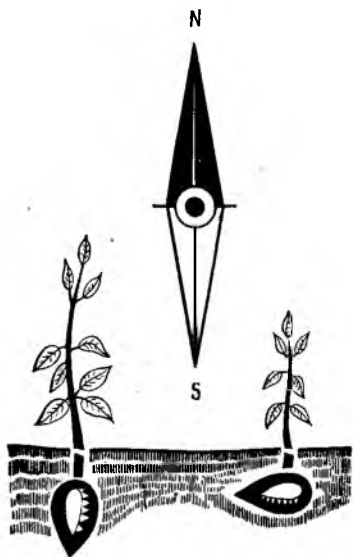


Рис. 172. Схема роста растения в зависимости от ориентации семян в геомагнитном поле (по Холодову Ю. А., 1970)

в случае противоположной или поперечной ориентации (рис. 172). Восприимчивость растений к магнитным воздействиям иллюстрируется и рядом других фактов: изгибание корешков и проростков высших растений, спорангиев низших грибов по направлению магнитных силовых линий («магнитотропизм»); влияние магнитного поля на преобладание особей мужского или женского пола у некоторых двудомных видов; стимуляция роста культурных растений (ячмень, пшеница) после выдерживания семян в магнитном поле. Однако экологическое значение этих явлений пока еще далеко от выяснения.

Определенный интерес представляет вопрос о влиянии на растительность различных отклонений от обычного режима магнитного поля Земли. Обследования свекловичных полей Белгородской области в районе КМА показали отставание роста ботвы и корней сахарной свеклы в районах с аномальным магнитным полем; есть данные и о снижении содержания сахара в корнях. В ряде экспериментов показано, что искусственные магнитные поля большой напряженности вызывают у растений различные нарушения.

Шум. Как естественный экологический фактор шум для растений несуществен, но иногда начинает сказываться с усилением антропогенных влияний. В недавних исследованиях показано, что растения, обитающие близ аэродромов, с которых непрерывно стартуют реактивные лайнеры, испытывают угнетение роста, а некоторые виды совсем исчезают. Это влияние сильного шума на растения подтверждено и в экспериментальных работах: показано угнетающее действие сильного шума (около 100 дБ с частотой звука от 31,5 до 90 тыс. Гц) на растения табака, которые обнаруживали снижение интенсивности роста листьев, особенно заметное у молодых растений. С точки зрения человека растительный покров — хорошая противозумовая защита (в городах, близ промышленных предприятий). Наиболее эффективные «шумопоглотители» — лесные насаждения, среди них — густые и сложные по структуре хвойные древостой.

Следует отметить, что внимание ученых (правда, уже не экологов, а физиологов) время от времени привлекает действие ритмических звуков на растения. В некоторых работах показано стимулирующее действие музыки и ритмических звуков на рост растений, обнаружены некоторые физиологические реакции (ускорение движения цитоплазмы).

Ионизирующие излучения и радиационная экология. Естественными источниками ионизирующего (или, как его стали называть по имени одного из элементов, радиоактивного) излучения служат космическое излучение и излучение элементов-радионуклидов (радиоактивных веществ — РВ): изотопов урана, радия, тория, калия (^{40}K) и продуктов их распада, а также природных изотопов некоторых других элементов. В последние десятилетия на земном шаре появились РВ искусственного происхождения. Их источники — радиоактивные отходы предприятий, атомных электростанций, судовых и ракетных установок, научно-исследовательских

и медицинских учреждений и др. При нарушении правил обращения с РВ и тем более при аварийных ситуациях возможно их проникновение в атмосферу, воду и почву. Выпадение радиоактивных осадков — одно из последствий ядерных взрывов. Радионуклиды перемещаются, накапливаются, проникают в биосферу и в биологические круговороты.

Таким образом, в наши дни ионизирующая радиация становится экологическим фактором весьма ощутимого масштаба. Появились уже целые курсы и сводки по новой отрасли экологии растений и животных — радиоэкологии.

Основные радионуклиды-излучатели — продукты расщепления урана при ядерных взрывах: стронций-90 и цезий-137, в меньшей степени кальций-46. Они выпадают из атмосферы и поступают в биосферу главным образом с осадками и атмосферной пылью. В настоящее время накоплено и опубликовано много данных о динамике радиоактивного загрязнения и выпадения радиоактивных осадков в разных областях земного шара. Четко прослеживаются максимумы в годы ядерных испытаний (особенно в 1956—1966 гг.), а в более поздние годы — над наиболее развитыми странами и крупными городами мира.

Наземная растительность — первый экран, задерживающий выпадающие из атмосферы радионуклиды. Другой источник поступления РВ в растения — поглощение их из почвы в случае проникновения РВ в почву из воздуха и при переносе их грунтовыми водами из мест захоронения радиоактивных отходов.

Поглощенные растениями радионуклиды сравнительно медленно выводятся из растительных тканей: так, в опытах было показано, что через 8 дней после опыления порошком, содержащим ^{137}Cs , в растениях еще сохранялось около 15% первоначально поглощенной дозы.

Некоторые радионуклиды (^{32}P , ^{40}K , ^{46}Ca) волекаются в процессы обмена веществ, другие (в том числе ^{137}Cs) откладываются в разных органах растений.

Действию ионизирующих излучений в наибольшей степени подвержен хромосомный аппарат ядра: при «остром» облучении (600—6000 р) происходит поломка хромосом, ведущая к нарушению управления обменом веществ и формообразовательных процессов. У растений очень чувствительны быстро делящиеся и наименее дифференцированные клетки верхушечных меристем, где под влиянием облучения нарушаются процессы митоза, останавливается деление. В результате в первую очередь отмирают верхушечные почки, что иногда приводит к усилению роста боковых побегов, ненормальному ветвлению (образованию «ведьминых метел») и уродливым формам роста. Нередко отмечается утолщение листьев и хвои, образование опухолей.

Более высокие дозы облучения вызывают замедление роста и развития, снижение всхожести семян, стерильность растений и, наконец, их гибель.

**Действие γ -облучения на растения
(по Спарроу А. Х. и Вудвеллу Дж. М., 1962)**

Реакция на облучение	Число обследованных видов	% летальной дозы
Отсутствие внешних признаков лучевого повреждения .	14	11
Снижение скорости роста на 10%	23	26
Неполноценность семян	8	31
Снижение скорости роста на 50%	12	34
Стерильность пыльцы	4	41
Сильное торможение роста	41	58
ЛД ₅₀ ¹	17	75
ЛД ₁₀₀ ²	41	100

¹ЛД₅₀ — летальная доза, вызывающая гибель 50% опытных растений.
²ЛД₁₀₀ — гибель 100% опытных растений.

В небольших дозах (от десятков до нескольких сотен рентген) ионизирующая радиация оказывает на некоторые виды растений стимулирующее действие. Так, умеренное облучение семян сосны повышает их всхожесть, а у сеянцев и взрослых деревьев увеличивается прирост.

Степень радиочувствительности разных видов растений неодинакова. Хвойные породы в 5—10 раз чувствительнее, чем лиственные: так, если для первых критические дозы облучения семян, вызывающие гибель большей части появившихся всходов, составляют 600—6000 р, то для лиственных — более 10 000 р. Примерно такая же разница в радиочувствительности сеянцев.

**Критические дозы острого γ -облучения
в период вегетации для сеянцев древесных пород, ЛД₅₀
(по Тихомирову Ф. А., 1972, с использованием данных
разных авторов)**

Хвойные и лиственные породы	ЛД ₅₀ , р
Тсуга канадская — <i>Tsuga canadensis</i>	690
Лиственница мелкошишечная — <i>Larix laricina</i>	705
Пихта бальзамическая — <i>Abies balsamea</i>	894
Туя западная — <i>Thuja occidentalis</i>	970
Ель европейская — <i>Picea abies</i>	1100
Сосна обыкновенная — <i>Pinus sylvestris</i>	1300
Дуб северный — <i>Quercus borealis</i>	3653
Береза желтая — <i>Betula lutea</i>	4281
Клен сахарный — <i>Acer saccharum</i>	4721
Ясень американский — <i>Fraxinus americana</i>	7744
Буддлея очереднолистная — <i>Buddleia alternifolia</i>	7053
Буддлея Давида — <i>B. davidii</i>	17500

Цитологической основой поражаемости некоторые авторы считают число и величину хромосом, поскольку при одном и том же радиационном режиме число попаданий (ионизаций) в хромосому пропорционально ее объему. Возможно, поэтому большая радио-

чувствительность хвойных связана с тем, что у них хромосомы в среднем в 10 раз крупнее, чем у лиственных, и представляют более уязвимые «мишени».

Лиственные древесные породы более устойчивы к облучению, поскольку их кроны задерживают меньше РВ (особенно в необлиственном состоянии), а значительная часть РВ удаляется при осеннем листопаде.

Еще менее чувствительны к радиационным воздействиям многие травянистые растения (особенно имеющие хорошо защищенные подземные многолетние органы), мхи, грибы, лишайники. Примером могут служить результаты одного из экспериментов по облучению участка дубово-соснового леса в Брукхейвене (США) (древесные породы — дуб белый, дуб американский шарлаховый, сосна ломкая). Через шесть месяцев облучения в зоне, получавшей ежедневно наибольшую дозу радиации (350 р), все сосудистые растения погибли, сохранились лишь мхи и лишайники; в зоне с облучением 150—350 р/сут выжили также осоки и лишь в зоне со сравнительно небольшим облучением (20—60 р/сут) сохранились лиственные деревья.

Даже при больших дозах облучения или при хроническом облучении среди растений обнаруживаются довольно устойчивые виды. Например, некоторые виды из родов *Digitaria* и *Luzula* способны выносить облучение до 6000 р/сут в течение всего периода вегетации.

Неодинакова радиочувствительность и в разных фазах сезонного развития: она значительно больше у растений в период активного роста, когда увеличивается доля клеток в состоянии митоза, наиболее подверженных облучению. У деревьев в состоянии зимнего покоя радиочувствительность повышается примерно в 3 раза по сравнению с периодом вегетации.

Семена многих древесных пород гораздо устойчивее к действию радиации, чем взрослые древесные растения. Это объясняется как защищенным положением семян (в шишках, плодах и т. д.), так и более мелкими размерами хромосом в клетках зародыша семени.

Результат действия радиоактивности на растения в большой степени зависит от общего экологического фона. Если облучение происходит на фоне сильной засухи, высокой температуры и прочих экстремальных влияний, то гибель растения возможна при дозах радиации, не достигающих летальных величин. Этим объясняется кажущееся уменьшение радиоустойчивости в природных условиях по сравнению с лабораторными опытами, где все остальные условия обычно близки к оптимуму.

Радиационные воздействия кроме непосредственного влияния на растения вызывают и косвенные последствия для растительного покрова, например нарушение экологических связей и структуры ценозов вследствие выпадения (или, напротив, усиления) каких-то звеньев экосистемы. Так, на ослабленных облучением деревьях отмечается массовое размножение тлей. Гибель насекомоядных птиц приводит к увеличению повреждения насекомыми — листоедами и

листовертками. Повреждения полукустарничков под пологом облущенного леса связаны не только с действием радиации, но и с резким изменением микроклимата вследствие усыхания древостоя. Облучение леса высокими дозами ведет к упрощению его структуры и изменению видового состава.

Важный аспект радиоэкологии растений (существенный уже с точки зрения человека) — проблема накопления радионуклидов на поверхности и в теле растений до концентраций, вредных для человека, и включения их в цепи питания, ведущие к человеку. Среди водных растений есть весьма мощные концентраторы РВ (рис. 173), получившие название специфических накопителей (например, для ^{238}U — лютик водный и рдест пронзеннолистный, для ^{226}Ra — ряски, одноклеточная водоросль *Scenedesmus quadricauda*). Можно проследить пищевые цепи: через планктонные водоросли, способные накапливать РВ до 1000-кратной концентрации, РВ попадают в организм рыб, где их концентрация может достигать до 50 000-кратной по сравнению с окружающей средой. Травянистая растительность (естественные и искусственные луга, посевы сельскохозяйственных культур) задерживает около 25% радиоактивных веществ. В гораздо большей степени накапливают радионуклиды мхи (в частности, сфагновые), поглощающие много атмосферных осадков, и особенно лишайники. Роль лишайников как накопителей РВ в большой степени определяется их огромной поверхностью (в 10—100 раз больше на единицу массы, чем у травянистых растений), а также способностью активно поглощать РВ из почвы, круглогодичной вегетацией и долголетним существованием.

Весьма емкий поглотитель РВ — лесная растительность, имеющая большую и сильно расчлененную поверхность (листья, хвоя, мелкие ветки). Так, надземная часть сосново-березового леса задерживает более 40% различных выпадений (^{90}Sr , ^{106}Ru , ^{137}Cs , ^{144}Ce), сосновый подрост — до 90, густые еловые насаждения — почти 100%.

Большая поглотительная способность хвойных пород связана с тем, что поверхность многолетней неопдающей хвои круглогодично концентрирует РВ.

Пути миграции РВ в лесном сообществе показаны на рис. 174 на приме-

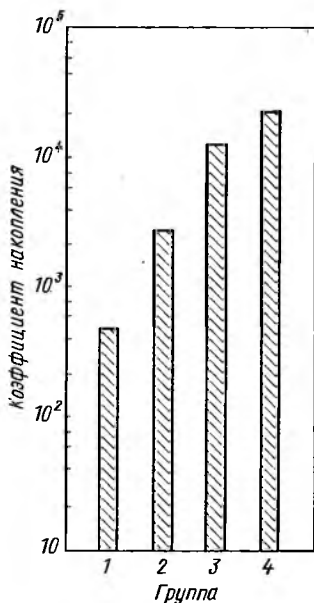


Рис. 173. Средние коэффициенты накопления радионуклидов 14 химических элементов различными систематическими группами гидробионтов (по Гилевой Э. А. и др., 1964):

1 — животные, 2 — высшие растения, 3 — одноклеточные водоросли, 4 — низшие водоросли

ре крупномодельных экспериментов с искусственным введением РВ в деревья (США, Окриджская национальная лаборатория). В первое время наибольшая доза РВ сосредоточена в листьях, затем РВ, поступающие через корни из почвы, постепенно накапливаются в многолетних частях древесных растений (ствол, ветви).

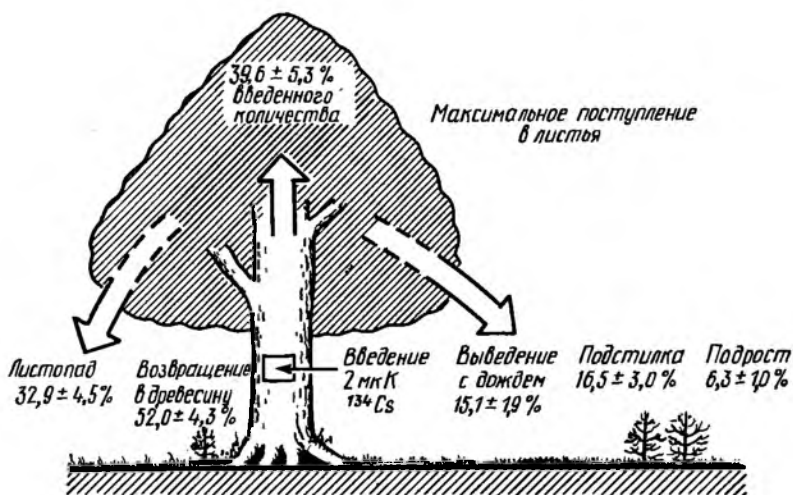


Рис. 174. Распределение ¹³⁴Cs по компонентам лесного биоценоза на второй год после введения радионуклида в стволы деревьев (по Witherspoon J., 1964)

Увеличивается содержание РВ и в почвах под лесами в результате дополнительного поступления их с опадом.

Задержка и накопление радионуклидов в надземной части растений усиливает опасность радиоактивного поражения прежде всего самих растений, поскольку накопленные РВ становятся источником облучения жизненно важных органов. Полагают, что повышенная радиочувствительность хвойных наряду с указанными выше цитологическими причинами отчасти связана также с накоплением РВ в кронах и с их медленным самоочищением.

Еще большую опасность представляет накопление радионуклидов в растениях для человека. Это хорошо видно на примере известной в радиоэкологии цепи питания «лишайник — олень — человек».

В районах Крайнего Севера Европы и Америки естественный (а впоследствии и искусственный) фон радиации не больше, чем в других районах земного шара; однако выяснилось, что в организмах определенных групп населения (кочевников-оленоводо-дов) содержание стронция и цезия повышено по сравнению с содержанием у людей в других районах. Начальное звено цепи — лишайники — со-

ставляют основную пищу оленей в тундре. Только летом олени едят траву и кустарнички, а в течение 8—9 зимних месяцев ежедневно съедают около 3 кг лишайника (сухая масса), собирая корм с большой площади.

Приведенный пример показывает важность исследований по радиоэкологии растений не только в собственно экологическом плане, но и в более практических аспектах.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Лишь в очень редких, исключительных случаях растения произрастают в естественных условиях в виде изолированных особей и испытывают влияние только комплекса абиогенных факторов. Обычно же растения образуют растительные сообщества, которые наряду с другими компонентами — животными, микроорганизмами, почвой и др. — входят в состав более или менее сложных экосистем, в которых все члены связаны разнообразными взаимовлияниями. Влияние сообитателей — растений, животных, микроорганизмов — выделяют в особую группу биотических факторов. Их действие на растение может быть как прямым (поедание животными, опыление насекомыми, паразитирование одних растений на других), так и косвенным (изменение абиогенных факторов среды). Влияние биотических факторов не менее (а иногда и гораздо более) действенно, чем влияние факторов неорганической среды. Оно во многом определяет особенности строения и жизнедеятельности растений, а на уровне экосистемы — направление, характер и интенсивность превращения веществ и энергии.

ЗООГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Наиболее прямая и ощутимая форма влияния животных на растения — потребление растительной массы в пищу. В начале любой трофической цепи (за очень редкими исключениями¹) находится зеленое растение — автотроф, создатель органического вещества. Зеленые растения представляют первый трофический уровень — первичных продуцентов органического вещества, за счет которых живут организмы второго трофического уровня — фитофаги (животные, микроорганизмы, а в некоторых случаях и растения). Несколько конкретных примеров трофических цепей (в более сложных случаях — трофических сетей) приведены на рис. 175.

Растительноядные животные обычно питаются определенными растениями: или одним видом (монофаги), или группой близких видов (олигофаги). Реже встречаются фитофаги многоядные (полифаги). Среди фитофагов есть крупные животные, потребляющие большие количества растительной массы. Взрослый лось летом съедает за сутки до 30—40 кг разнообразной растительной пищи, зимой — около 10 кг побегов и коры, ежедневно объедая около 300—400 деревьев и кустарников. В списке его кормовых расте-

¹ Пример — трофические цепи в экосистемах на дне океана, где роль автотрофного звена играют некоторые бактерии.

А



Б

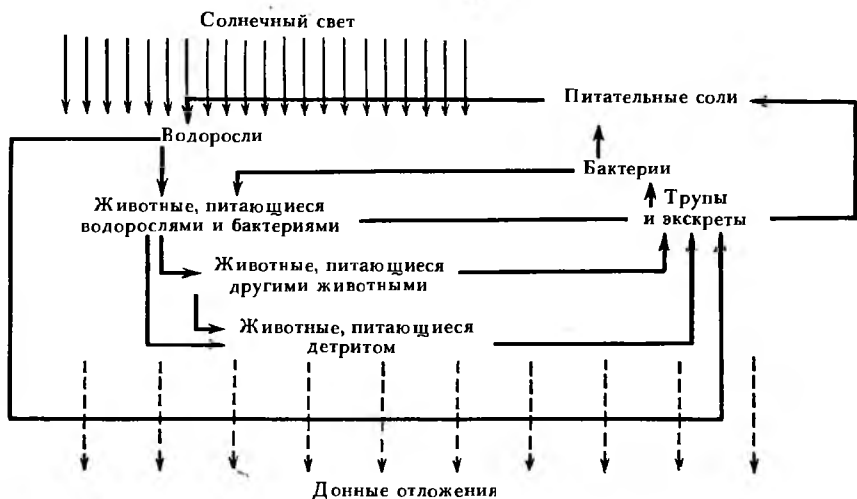


Рис. 175. Примеры пищевых цепей в экосистемах (упрощенные схемы). А — в дубовом лесу (по Рафесу П. М., 1968); Б — в пруду (по Зенкевичу Л. А., 1956)

ний — осина, рябина, береза, различные виды ив, ольха серая, можжевельник и т. д. В Ленинградской области из видов напочвенного растительного покрова (травы, кустарнички, мхи, грибы) в пищевой рацион лося входят более 100 видов, косули — более 130, благородного оленя — 170. Лось не только съедает фитомассу, но причиняет растениям и иной ущерб: объеденные и поврежденные ветви и стволы отсыхают; сломанные и согнутые лосем деревца зимой становятся доступны и другим зверям-фитофагам (зайцам, полевым). Растительную пищу потребляют и другие крупные животные — олени, медведи, кабаны, зайцы и т. д. Они предпочитают молодые ветви деревьев и кустарников («веточный корм») как наиболее доступные и имеющие наибольшую кормовую ценность. Для растений эти повреждения означают потерю наиболее важных растущих частей, снижение прироста, изменение направления роста и ветвления; иными словами, животные действуют на растения и как формообразующий фактор (рис. 176).

Потребляют фитомассу и многие птицы. В нашей стране птицы поедают семена более 270 видов древесных и кустарниковых пород. Особенно интенсивные истребители семян — клесты, кедровка, большой пестрый дятел, сойка, дрозды и др. По оценке зоологов, в некоторых типах южной тайги (Калининская обл.) к моменту осыпания семян (конец зимы — начало весны) на деревьях остается не более одной трети первоначального урожая, остальное уничтожают, сбивают или растаскивают клесты и дятлы (отчасти белки). Птицы поедают и зеленые части растений: так, обыкновенный глухарь, питающийся зимой сосновой (или кедровой) хвоей, съедает ее в месяц более 6 кг. Почки лиственных деревьев и кустарников в больших количествах съедают зимой тетерева, рябчики, белые куропатки. В ряде случаев это оказывает влияние на характер ветвления и формирует своеобразную архитектуру кроны (рис. 177).

Мелкие животные-фитофаги, например мышевидные грызуны, съедают относительно небольшие количества фитомассы в расчете на особь, но благодаря многочисленности популяций их деятельность в целом весьма ощутима для растительного покрова. По экспериментальным данным, мышь (или лесная полевка) за сутки способна съесть от 470 до 1400 семян ели. Учитывая высокую численность мышевидных грызунов, можно представить, какие количества семян они уничтожают в течение года. Эта их деятельность существенно сказывается на возобновлении растений. Недаром отмечено, что в тайге молодой подрост ели обычно появляется лишь в годы обильного урожая семян ели, который грызуны и прочие потребители семян не могут уничтожить полностью. Вегетативные части растений также в массе съедаются мышевидными грызунами: так, в Тульской области обыкновенная полевка уничтожает в некоторые годы на вырубках до 70% молодого подроста ильма, клена, дуба и других древесных пород.

Весьма многочисленные, распространенные и разнообразные потребители растений — насекомые. Так, древесные породы повреж-

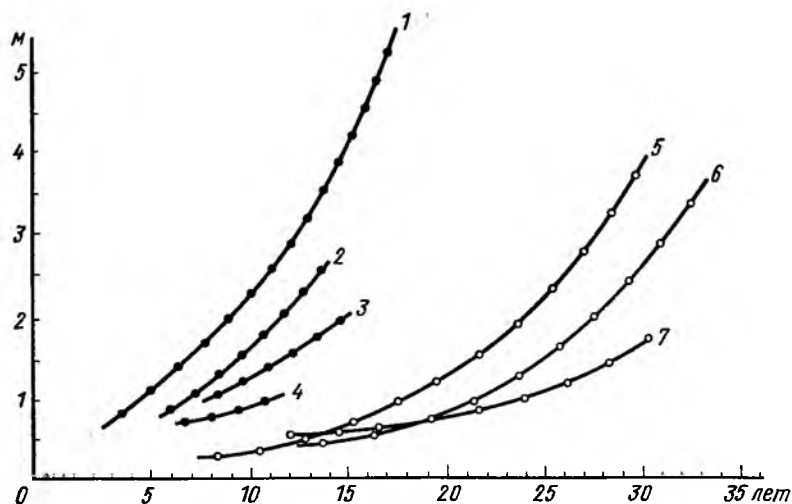


Рис. 176. Влияние повреждений, наносимых березе и лиственнице зайцем-беляком, на рост молодых деревьев в высоту (по Динесману Л. Г., 1959). Березы: 1 — неповрежденные, 2, 3 и 4 — с однократно, трехкратно и четырехкратно скусанным вершинным побегом. Лиственницы: 5 — неповрежденные, 6 и 7 — с однократным и двукратно скусанным вершинным побегом

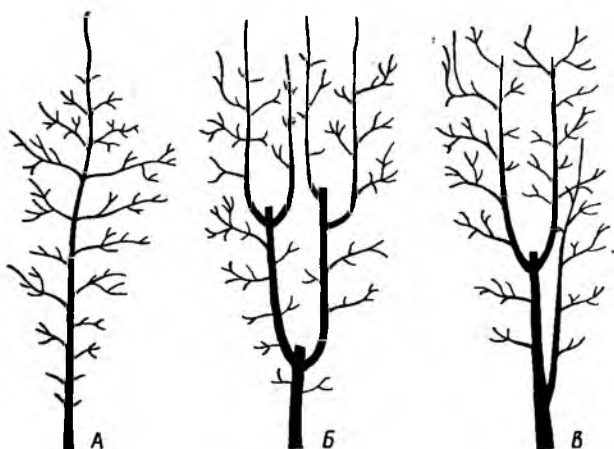


Рис. 177. Влияние каменного глухаря на архитектуру кроны лиственницы (по Меженному А. А., 1957). А — нетронутая крона; Б и В — кроны, «подстриженные» глухарем

даются различными специализированными группами насекомых: листогрызущими, древесными (ксилофагами), высасывающими сок и др. Особую группу составляют насекомые и клещи — галлообразователи: наряду с питанием их действие на растение состоит в том, что они вызывают разрастание растительных тканей в виде галлов и прочих тератологических образований (рис. 178), т. е.

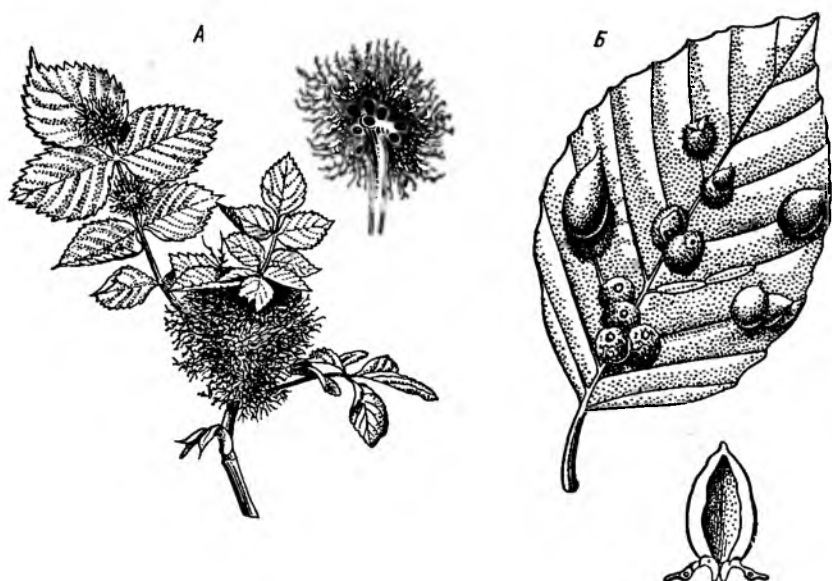


Рис. 178. Галлы на листьях (по Strasburger E. et al., 1962). А — шиповник — *Rosa canina*; Б — бук — *Fagus sylvatica*

направляют часть продукции фотосинтеза (иногда довольно значительную) по иному пути, непроизводительному для самого растения.

Большое участие в потреблении растительной массы принимают и другие беспозвоночные фитофаги (клещи, нематоды, простейшие и т. д.).

Велика роль водных животных (от зоопланктона до крупных морских млекопитающих) в потреблении растительности рек, пресноводных водоемов, морей и океанов. Известны огромные количества фитопланктона, поедаемые китами.

Виды растений, часто повреждающиеся животными-фитофагами, обладают определенными защитными приспособлениями и реакциями. Защитой от поедания служат прочные покровные и механические ткани, различного рода выросты, колючки, опушение и т. д. Разрастание чертополоха и прочих колючелистных непоедаемых видов на пастбищах — свидетельство эффективности такой защиты. Как показали специальные исследования на пастбищах Средней Азии, защитные образования, предохраняющие от поеда-

ния плоды и семена (колючие выросты, шипы и пр.), особенно развиты у однолетников. Это и понятно, так как для однолетников надежная защита семян служит залогом продолжения существования вида.

К числу защитных реакций растений относится их способность к быстрому восстановлению потерь. Так, в лесостепных дубравах в годы массовых вспышек размножения дубовой листовертки, почти начисто съедающей листву, у многих деревьев в середине лета трогаются в рост почки, заложенные для будущего года, и развивается новая листва (иногда этот процесс повторяется еще раз в конце лета). У травянистых видов широко распространено отрастание вегетативных органов после их сраствливания. Вообще образование избыточной фитомассы — один из основных способов защиты растений от листогрызущих насекомых, семеноедов и других фитофагов. Еще одна защитная реакция — увеличение фотосинтетической активности листьев, оставшихся несъеденными, что позволяет растениям сохранить общую продуктивность фотосинтеза.

Более локальные способы ликвидации повреждений — образование защитных тканей (каллюсов), выделение смол и камедей; это одновременно и «перевязка» раны, и способ защиты от дальнейшего проникновения вредителей: так, многие насекомые вязнут в смолах, для других они оказываются токсичными. Есть и весьма специфические защитные приспособления растений, направленные против животных-фитофагов: например, у морских водорослей — отложение извести, наличие в цикле развития микроскопических и эндолитических (живущих внутри твердого субстрата) стадий; впрочем, эти же особенности помогают перенести и другие неблагоприятные влияния морской среды (штормы, прибой и т. д.).

Защитным свойством может служить биохимическая непригодность тканей растения для фитофага. Некоторые вырабатываемые растением «вторичные» химические соединения, непосредственно не участвующие в его метаболизме, являются ядовитыми или отпугивающими (репеллентами). Ряд алкалоидов, глюкозидов и других токсичных веществ придает растениям горький или неприятный вкус. На этом основаны случаи своеобразной мимикрии: некоторые съедобные растения в процессе естественного отбора приобрели внешний вид, запах и вкус ядовитых видов как средство защиты от поедания. Иногда ядовитые свойства проявляются лишь в течение наиболее важного для растений отрезка года: например, на среднеазиатских пастбищах овцы почти не едят однолетние солянки и полыни в начале вегетации (до образования семян), так как в это время растения содержат много алкалоидов; после плодоношения эти же виды становятся вполне съедобными.

Перечисленные признаки обеспечивают растениям относительную устойчивость к поеданию животными. Защитные свойства и реакции у растений свидетельствуют не об одностороннем влиянии животных, а о взаимодействии животных-фитофагов и растений как одной из форм биотических связей в экосистемах. Популяции растений обычно обладают достаточным запасом

устойчивости к поеданию животными; в результате совместной эволюции животных-фитофагов и растений их отношения сбалансированы таким образом, что фитофаг не уничтожает полностью тот вид растения, который служит ему источником существования.

Однако бывают случаи нарушения равновесия, когда массовая вспышка размножения фитофага приводит к гибели популяции кормового растения и, как правило, к смене растительного сообщества. Так в 1965—1966 г. в Северной Финляндии (Лапландия) гусеницы *Oporinia autumnata* полностью опустошили березовые леса из березы извилистой — *Betula tortuosa* на большой территории (около 1350 км²); впоследствии на их месте развилась «вторичная тундра».

Уместно задать вопрос: представляет ли поедание фитофагами неблагоприятный фактор в жизни растений и можно ли отождествлять его с «повреждениями», «вредом», «вредными влияниями» (именно эти термины часто употребляют при описании действия на растения отдельных групп фитофагов — некоторых животных, птиц и особенно насекомых). Эти термины вполне правомерны в экономическом аспекте, когда речь идет о хозяйственно ценных для человека растениях (например, лесных древесных породах). Оправданы они также с аутоэкологической точки зрения (если рассматривать нарушение целостности особи растения или тем более ее гибель как выход за пределы оптимальных условий) и — отчасти — с популяционно-экологической (если иметь в виду неблагоприятные последствия снижения численности популяций). Однако на уровне экосистемы оценки «вредности» в значительной степени теряют смысл: каждый компонент экосистемы занимает свое место и выполняет свою работу, и животные-фитофаги — одно из естественных звеньев потока энергии и круговорота веществ. Поэтому потребление растений в пищу фитофагами вряд ли следует рассматривать только как неблагоприятный фактор в жизни растений. Более того, явления, которые привычно оцениваются как нежелательные, на уровне экосистемы могут оказаться способствующими интенсификации общего биологического круговорота. Так, при массовых вспышках размножения насекомых-вредителей в лесах и съедании ими больших количеств листвы резко ускоряется минерализация (а значит, и возврат в биологический круговорот) поступающего в почву органического вещества: органические остатки, прошедшие сквозь пищеварительный тракт насекомых, разлагаются несравненно скорее, чем листья в подстилке.

Важная сторона деятельности животных состоит также в перераспределении органических остатков по территории; без их участия они распределялись бы гораздо менее равномерно.

Уничтожение и повреждение растительной массы животными происходит не только при непосредственном использовании ее в пищу, но и в других случаях. Один из них — употребление растений при устройстве жилищ. Известно, насколько велико использование растительного материала бобрами при строительстве плотин: они валят крупные деревья и срезают кусты (кроме того, часть

деревьев подгрызают и оставляют стоять на корню, обречая на засыхание). Лесные мышевидные грызуны употребляют травянистые растения для мягкой выстилки нор. Пчелы-листорезы из рода *Megachile* и другие вырезают кружки и эллипсы из листовых пластинок для постройки убежища личинкам, насекомые-трубковерты



Рис. 179. Повреждения листьев при устройстве жилищ насекомыми (по Фабру Ж. А., 1963). А — пчелой-листорезом; Б — жуком-трубковертом

свертывают листья в трубку, в которой развивается личинка (рис. 179). Эти примеры можно многократно продолжить.

Поедание и другое употребление животными растительной массы обычно сопровождается механическими воздействиями — травмированием растений (вытаптывание, поломка и т. д.). Далеко не все сломанные или сорванные части растений употребляются в пищу. Пример весьма неэкономного использования фитомассы представляет ондатра, питающаяся прибрежно-водными растениями: так, у срезанных растений (тростник, камыш, осоки) она съедает ничтожно малую часть, остальное растение гибнет. Урон, наносимый растениям мышевидными грызунами, не исчерпывается съеданием фитомассы: гибнут надкусанные или разгрызанные листья и стебли, растения используются для устройства «кормовых столиков», на которых не все растения съедаются. Листогрызущие насекомые оставляют от листьев огрызки, которые затем засыхают.

Большое влияние на растения оказывает роющая деятельность животных (кабаны, землерои, мышевидные грызуны, почвенные беспозвоночные). В лесах число нор одних только мышевидных грызунов может достигать нескольких сотен на гектар. Влияние землероев на растения — это и погребение надземных частей под выбросами почвы, и прямое уничтожение подземных запасовых органов, и повреждение корневых систем, нередко ведущее к засыханию растений, и изменение структуры почвы и ее экологических режимов.

Существенное значение для жизни растений имеют и такие формы влияния животных на почву, как уплотнение поверхностных слоев, разрушение подстилки и разбивание дернины, обогащение органическими остатками и т. д. Вместе с тем нарушение целостности лесной подстилки отчасти способствует семенному возобновлению растений; на местах кабаньих пороёв в массе появляются самосевы и корневая поросль деревьев и кустарников.

Примером разнообразных прямых и косвенных влияний животных на растения служит такая комплексная форма воздействия, как выпас скота (который отчасти может рассматриваться и как антропогенное влияние, поскольку организуется и направляется человеком). Поедание растений скотом ведет не только к уничтожению растительной массы; в результате избирательного поедания наиболее предпочитаемых видов существенно изменяется видовой состав и структура пастбищных травостоев. Так, при сильной пастбищной нагрузке выпадают многие ценные травы и, напротив, разрастаются непоедаемые — ядовитые, колючие и т. д. Преимущество на пастбищах получают растения, легко выносящие вытаптывание, — со стелющимся ростом, способностью к укоренению отломанных частей, розеточные формы (например, зарастание пастбищ спорышом, или птичьей гречишкой, — *Polygonum aviculare* — образование так называемых «толок»). Отдельные виды в процессе адаптации способны образовывать особые пастбищные формы (низкорослые, розеточные или распластанные по земле). Примеры — подорожники, одуванчики и др.

Другие последствия выпаса — удобрение и разбивание дернин, способствующее нормальному возобновлению растений.

Влияние выпаса связано не только с хозяйственной деятельностью человека. Задолго до освоения южнорусских степей человеком там паслись огромные стада диких копытных — антилоп, тарпанов. Считают, что этот фактор сыграл немалую роль в формировании степной растительности, так же как огромные стада бизонов — в формировании растительного покрова североамериканских прерий. Об этом свидетельствуют многолетние опыты, проведенные в степном заповеднике «Аскания Нова». На огражденных и невыпасаемых участках накапливался степной войлок, ухудшались водный режим и аэрация почвы, что привело к затрудненному возобновлению и выпадению вначале ковылей, а затем других характерных и ценных степных растений и, наконец, — к деградации степного травостоя. Очевидно, выпас в небольших дозах — естественный

и необходимый фактор, поддерживающий само существование степной растительности.

Но и при перегрузке пастбищ происходит постепенная деградация растительности. Ее разные стадии хорошо прослеживаются в пространстве в виде кольцевых зон вокруг степных колодцев и водопоев.

Растительность и в этом случае может сыграть индикаторную роль, указывая на разную степень нагрузки пастбища. Так, при чрезмерном выпасе («сбое») в травостое лугов начинают преобладать «выгонные» растения — спорыш, мятлик луговой — *Poa pratense*. В степях такими растениями являются мятлик луковичный — *P. bulbosa*, лебеда татарская — *Atriplex tatarica*, рогозавник. В тундрах при чрезмерном использовании лишайникового покрова оленями выпадают медленно растущие лишайники, и тундры становятся моховыми.

Неумеренный выпас в степной зоне способствует деградации степного травостоя и продвижению на север южностепных и полупустынных растений. Так, за 150—180 лет существования Деркульского конного завода (Луганская область) на участках, подвергавшихся интенсивному выпасу и прогону лошадей, разнотравно-ковыльная степь сменилась полупустынными группировками, где в массе появились однолетники (например, эбелек — *Ceratocarpus arenarius*, ареал которого в результате значительно продвинулся к северу).

Широко известна роль животных в опылении растений. Опыление насекомыми — энтомофилия — способствовало выработке ряда тонких приспособлений у растений и насекомых, неоднократно описанных в специальной и популярной литературе. Упомянем здесь о таких интересных адаптациях энтомофильных цветков, как узоры, образующие «путевые нити» к нектарникам и тычинкам (нередко видимые лишь в ультрафиолетовых лучах, доступных для зрения насекомых); различие окраски цветков до и после опыления (например, у медуницы особенно привлекательны для насекомых только что распустившиеся розовые цветки, содержащие много нектара, а уже опыленные или увядающие цветки приобретают сиреневую и голубую окраску); синхронизация суточных ритмов раскрытия венчика и выделения нектара с ритмами активности опылителей; особенности строения венчика и тычинок, обеспечивающие безошибочное попадание пыльцы на тело насекомого, а с него — на рыльце другого цветка; и т. д. Есть многочисленные примеры цветков, «рассчитанных» на образ действий определенного опылителя. Один из них представляют цветки копытня — *Asarum europaeum*, опыляемые муравьями и соответственно не поднимающиеся из-под лесной подстилки.

Вместе с тем в условиях, неблагоприятных для насекомых, иногда происходит вторичная утрата энтомофилии. Так, под пологом темнохвойной тайги многие растения с энтомофильными по строению цветками из-за недостатка опылителей переходят к клейстогамии, автогамии или вегетативному размножению.

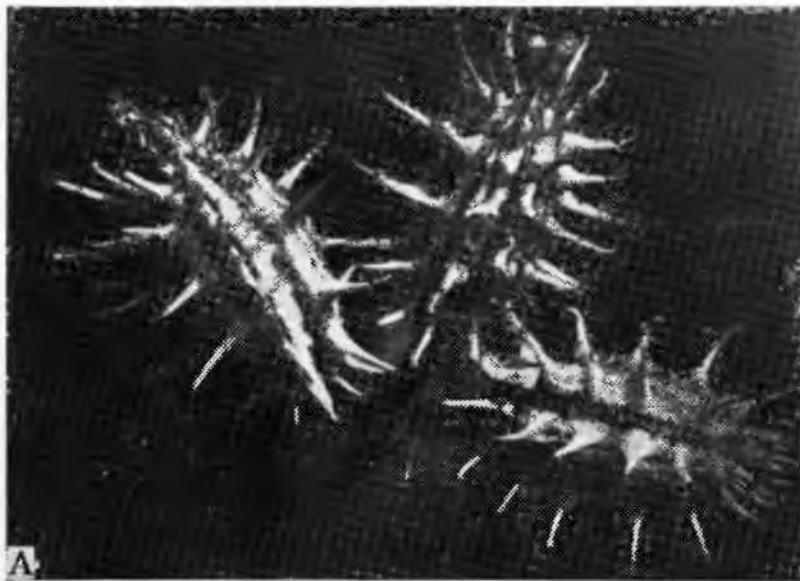
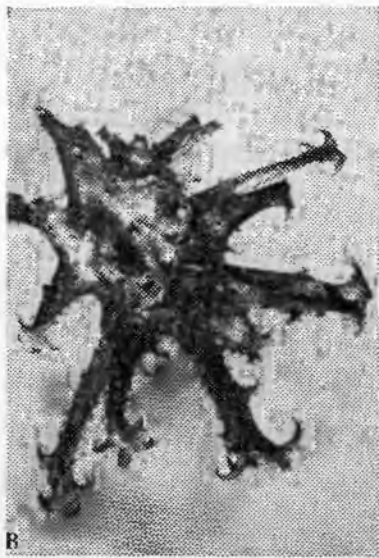


Рис. 180. Плоды эпизоохорных растений, снабженные крючками и прицепками (по Herschel K., Grunert Ch., 1958): A — *Caucalis lappula*;



Б — *Agrimonia eupatoria*; В —



— *Harpagophyton procumbens*

В опылении растений принимают участие и птицы (явление орнитофилии). В тропических и субтропических областях южного полушария около 2000 видов птиц опыляют цветки при поисках нектара или ловле насекомых, прячущихся в венчиках. Наиболее известные опылители — нектарницы (Африка, Южная Азия, Австралия) и колибри (Южная Америка). В последнем случае птицы составляют существенную конкуренцию насекомым: в областях большого распространения колибри мир насекомых значительно беднее, а некоторые бабочки вместо питания нектаром и пыльцой перешли к питанию гниющими отбросами.

Цветки орнитофильных растений крупные, яркоокрашенные. Преобладает ярко-красная окраска, наиболее привлекательная для колибри и других птиц. Следует заметить, что она вообще довольно мало распространена в растительном мире по ряду причин физико-химического характера. Весьма редка она в умеренных и северных широтах, где опылителями являются насекомые, плохо различающие красные оттенки, и где поэтому такая окраска не могла быть закреплена отбором. Орнитофильные цветки содержат много нектара. Например, у австралийских растений из рода *Dorianthe* в каждом цветке содержится несколько миллилитров нектара. В некоторых орнитофильных цветках существуют специальные защитные устройства, не дающие нектару вылиться при движениях цветка.

Гораздо более редкий случай зоогамии (опыления животными) — опыление цветков млекопитающими. Австралийские кустарники из рода *Driandra* опыляются с помощью кенгуру, которые охотно пьют их обильный нектар, переходя от цветка к цветку. Другие опылители австралийских растений — сумчатые летяги, высасывающие нектар из цветков эвкалиптов, сумчатые сони, узкокрылый пяткоход (или «медовая мышь»), «летучие собаки», которые охотятся за насекомыми, ночующими в венчиках цветков. В лесах Африки и Южной Америки в роли опылителей древесных



Рис. 181. Растения с эндозоохорными плодами, распространяемые птицами.
А — *Rhamnus frangula*; Б — *Euonymus europaea*; В — *E. verrucosa*



Рис. 181. Продолжение

пород выступают мелкие летучие мыши-нектарницы. В качестве приспособления к столь необычным опылителям растения выработали такие своеобразные черты, как цветение до распускания листьев, цветки с широким колокольчатым венчиком (при опылении ночными животными он раскрывается ночью), затхлый запах, слизистый нектар.

Животные играют важную роль в распространении зачатков растений — плодов, семян, спор. Явление зоохории имеет определенные экологические закономерности и выражено по-разному, в зависимости от местообитания растения и характера его контактов с животным-переносчиком. Растения открытых мест чаще образуют эпизоохорные семена и плоды, разносимые на поверхности тела животного, и в соответствии с этим плоды и семена имеют различные приспособления для закрепления и удержания (крючки, выросты, прицепки и т. д.), например, лопухи большой и паутинистый — *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, липучка обыкновенная — *Lappula myosotis* и др. (рис. 180). У некоторых видов (например, у якорцев наземных — *Tribulus terrestris* или южноафриканского растения — *Harpagophyton procumbens*) на плодах развиты острые шипы, которые вонзаются в ноги животных (рис. 180, В).

В кустарниковом ярусе лесов, где обитает много птиц, преобладают эндозоохорные виды, чьи плоды и семена имеют яркую окраску, привлекающий птиц сочный околоплодник (рис. 181) и потому охотно поедаются и распространяются птицами. Таковы плоды лесных кустарников — бересклетов, боярышников, шиповника. Плотная механическая ткань защищает семена от повреждений, когда они проходят пищеварительный тракт животных. Нередко пищеварительные соки птиц или животных переваривают эндосперм эндозоохорных семян, но не действуют на их зародыши. Более того, есть растения (например, среди семейства аралиевых Дальнего Востока), у которых зародыш опадающих семян недоразвит и дозревает при температуре около 40°C, которая соответствует температуре желудка птиц.

Поедая ягоды и плоды, разносят зачатки и растительные животные, и даже хищники (правда, на сравнительно небольшом расстоянии). Один из путей распространения плодов и семян — перенос их животными и птицами при устройстве «кладовых» на зиму (обычно эти запасы не истребляются полностью). Так, сойки не только питаются желудями, но и устраивают запасы, довольно далеко унося плоды в пищеводах. Например, в Лисинском лесхозе (Ленинградская область) в еловом лесу за 1—3 км от старых дубов встречается молодая поросль дубков — явно из желудей, занесенных в ельник постоянно летающими туда сойками. Обитатель сибирской тайги — птица-кедровка — прячет «кедровые орешки» в своих кладовых во мху и под подстилкой, иногда на расстоянии сотен метров и даже нескольких километров от места сбора. Делают запасы и мелкие зверьки — белки, мыши и др. В норах бурундука находили до 5 кг «кедровых орешков». Размеры запасают

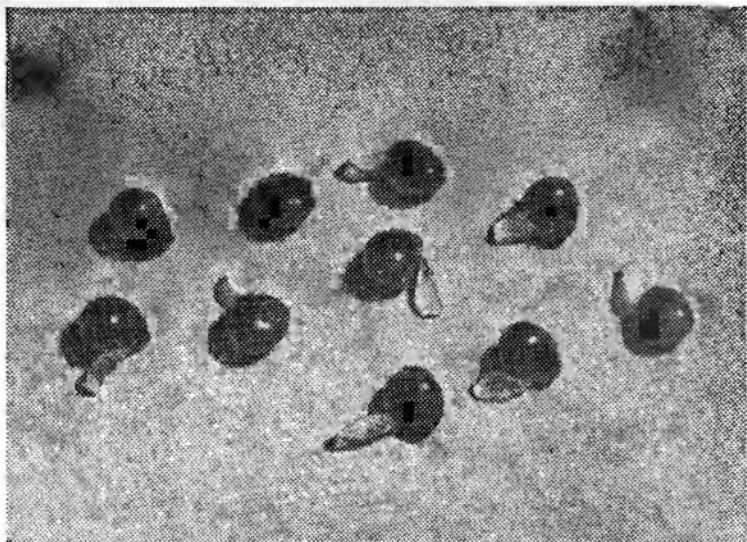


Рис. 182. Семена хохлатки Галлера — *Corydalis halleri* с элайосомами

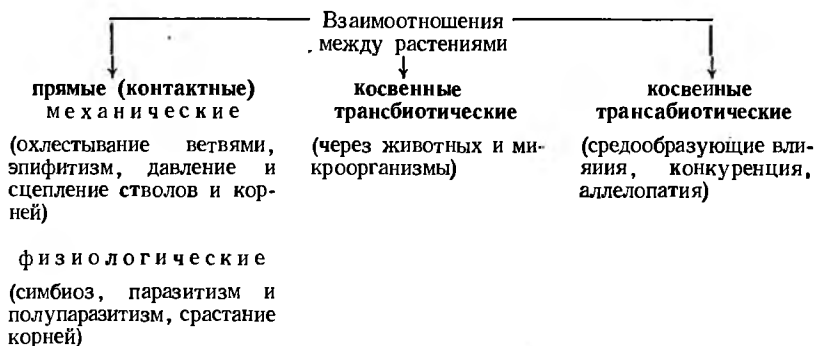
щей деятельности мышевидных грызунов удалось оценить в лабораторных условиях: так, в одном из опытов пара мышей за месяц накопила 45 тыс. буковых орешков общей массой около 9 кг. Интересно, что грызуны запасают неповрежденные, отборные (т. е. и наиболее всхожие) семена.

В травяном покрове лесов много растений, чьи семена разносятся муравьями и имеют соответствующие приспособления. Такие виды получили название мирмекохорных, а само явление — мирмекохория. Многие лесные травы (копытень — *Asarum europaeum*, хохлатка — *Corydalis halleri*, пролеска — *Scilla sibirica*, гусиный лук — *Gagea lutea*, различные виды фиалок и др.) имеют на семенах богатые маслом выросты — присемянники, или «муравьиные тела» (элайомы), которые служат для муравьев приманкой (рис. 182). У марьянника дубравного — *Melampyrum nemorosum* белые продолговатые семена по форме напоминают муравьиные коконы, и муравьи тащат их в муравейник, а затем эти же семена, но уже потемневшие и созревшие, выбрасывают при уборке. Так же выбрасываются и семена со съеденными присемянниками. Семена некоторых видов (одуванчик, погребки, листовница) муравьи используют в качестве материала для строительства муравейников (но какую-то их часть роняют по пути).

В результате муравьи могут удалить семена от материнского растения на расстояние нескольких десятков метров. Другая форма мирмекохории — расселение муравьями-листорезами спор гриба, которые они разводят в своих гнездах.

Входя в состав различных растительных сообществ, зачастую очень сложно организованных, растения испытывают многообразные влияния соседних растений и сами оказывают воздействие на сообитателей. Формы взаимовлияний весьма разнообразны и зависят от способа и степени контактов растений, проводников влияний и т. д. Из разных классификаций форм взаимоотношений в советской литературе наиболее употребительна классификация В. Н. Сукачева (дается в обобщенном виде).

Основные формы взаимоотношений между растениями (по Сукачеву В. Н., Дылису Н. В. и др., 1964)



Прямые, или контактные, взаимодействия между растениями

Механические взаимодействия возможны при совместном (и достаточно близком) произрастании. Одним из примеров может служить охлестывание крон хвойных пород тонкими и гибкими ветвями соседних лиственных деревьев (особенно березы), которые раскачиваются при ветре и повреждают (хлещут) хвою, почки, молодые побеги. Особенно часто это явление наблюдается на опушках лесов, но может встречаться и в глубине насаждений и даже служить причиной замедленного роста хвойных в смешанных насаждениях.

Взаимное давление и сцепление стволов — случай довольно редкий; гораздо чаще такие контакты бывают в подземной сфере, где большие массы корней тесно переплетаются в небольших объемах почвы. Встречаются разные типы контактов: от простого сцепления до прочного срастания (см. с. 268). Этот путь взаимодействий весьма существен для древесных лиан (или травянистых вьющихся видов) и растений, служащих им опорой. Если травянистые «лианы» сравнительно безвредны (они способны лишь изменить положение опорного растения и частично затенить его листовую по-

верхность), то древесные лианы, особенно крупные, весьма ощутимо действуют на него: это и сдавливание ствола, и его деформация, и затенение (особенно когда крона лианы «вырвется» на поверхность лесного ценоза, к свету), иногда даже поломка ствола опорного дерева под тяжестью лианы. Недаром некоторые лианы получили название «душителей» (рис. 183).

Еще одна форма механических контактов — использование одним растением другого в качестве субстрата. Растения, существ-

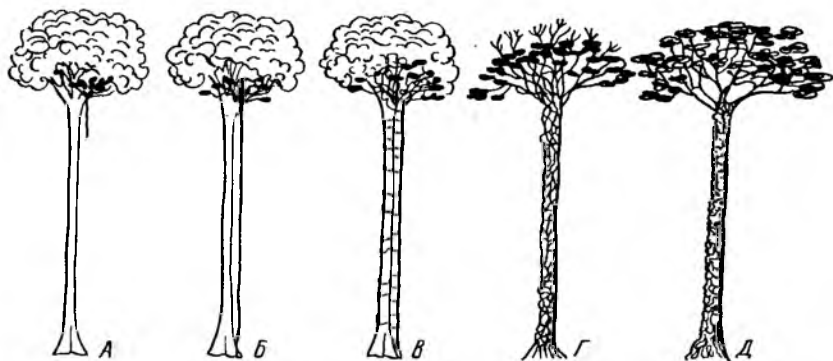


Рис. 183. Развитие фикуса-душителя (по Corner E. S., 1958; Федорову А. А., 1959). А — фикус-эпифит пророс на ветви дерева-хозяина и выпустил вертикальный канатообразный корень; Б — корень фикуса достиг почвы и закрепился в ней; В — образование разветвлений и анастомозов корня фикуса, охватывающих ствол дерева-хозяина; Г — образовался корневой ствол типа решетчато-корзинообразного чехла, дерево-хозяин отмирает; Д — фикус-душитель в стадии независимого дерева, дерево-хозяин погибло

вующие без связи с почвой и живущие на других растениях, главным образом на ветвях и стволах деревьев, называют эпифитами (а поселяющиеся на листьях получили специальное название эпифиллов). В отличие от паразитов они не вступают в прямой физиологический контакт с растением-субстратом, а самостоятельно существуют как автотрофные организмы. Считают, что около 10% всех видов растений ведет эпифитный образ жизни. Наиболее богаты эпифитами тропические леса (многие виды из семейств орхидных, бромелиевых). Во влажных и менее теплых областях (в том числе горных районах) распространены эпифитные мхи, лишайники, папоротники, в умеренном и холодном климате, кроме эпифитных мхов и лишайников, — водоросли (пример — эпифитное население стволов и ветвей наших обычных лесных деревьев). Среди водных (и, в частности, морских) растений есть эпифитные водоросли и грибы, поселяющиеся на теле водных цветковых и более крупных водорослей.

Между настоящими эпифитами и неэпифитными растениями существуют переходы. Возможен случайный эпифитизм — пророста-

ние семян лесных трав в нижней части стволов деревьев и поселение растений в расщелинах коры (например, в дубравах — будра, луговой чай). Переходный тип представляют полуэпифиты, которые начинают расти на дереве, а потом развивают длинные придаточные корни, достигающие почвы, и переходят на самостоятельное почвенное питание; таковы некоторые ароидные и фикусы.

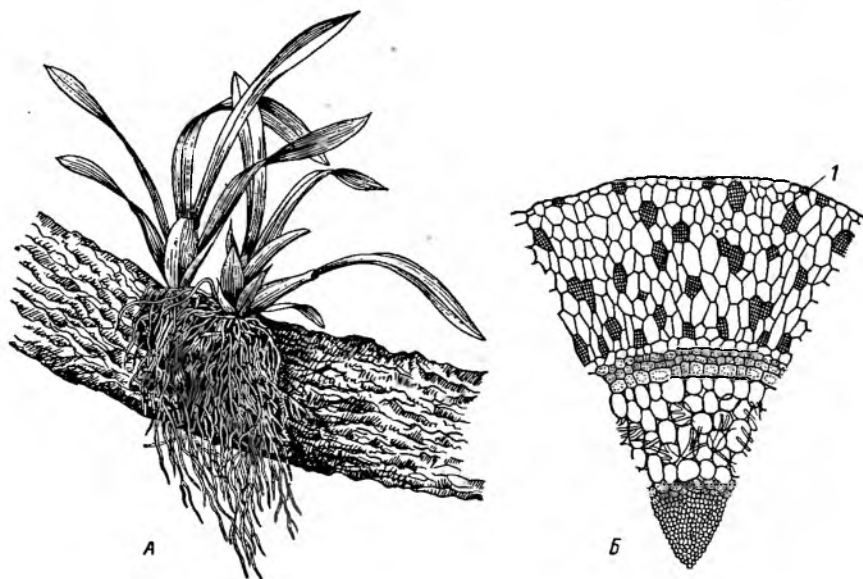


Рис. 184. Эпифитная орхидея с воздушными корнями (по Комарову В. Л., 1949, из Кернера А.).

А — общий вид; Б — поперечный срез воздушного корня с наружным слоем всасывающей ткани (1)

Особенности организации наземных эпифитов отражают трудности добывания воды и минеральных веществ для растений, не связанных с почвой. Поглощению капельно-жидкой и парообразной влаги из воздуха способствует развитие воздушных корней с губчатыми покровами (веламеном), например у орхидных (рис. 184). Этой же цели служат образуемые листьями бромелиевых воронки, где скапливается дождевая вода, впитываемая затем волосками на внутренней поверхности листьев. У эпифитов, не имеющих корней, влага поглощается ворсистой поверхностью листьев («луизианский мох» из бромелиевых). С экономным расходом воды связаны некоторые ксерофильные черты эпифитов: у многих орхидей листья толстые, мясистые, с плотной кутикулой, иногда развито опушение или листья сильно редуцированы. Иногда вода запасается в утолщенных междоузлиях (туберкулы у орхидей).

Минеральное питание эпифитов обеспечивается в основном за счет атмосферной пыли и разложения растительных остатков, скап-

ливающихся на субстрате. Вместилищами такой первичной почвы служат, в частности, «корневые гнезда», образующиеся из сплетения воздушных корней, а также «нишевые» листья, неплотно прилегающие к стволу и образующие щель, в которой также накапливается почва. Возможно, эпифиты используют также минеральные вещества, вымываемые дождями из листьев и хвоя деревьев.

Одна из характерных морфологических черт эпифитов — очень мелкие семена и споры, легко разносимые даже легкими воздушными течениями в области крон.

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. Само происхождение эпифитного образа жизни связывают с борьбой растений за свет.

Эволюция многих эпифитов зашла столь далеко, что они уже потеряли способность расти вне растительного субстрата, т. е. являются облигатными эпифитами. Вместе с тем есть виды, которые в оранжерейных условиях могут расти и в почве.

Физиологические контакты между растениями включают симбиоз, паразитизм, сапрофитизм.

Классический пример тесного симбиоза между растениями — сожительство водоросли и гриба, образующих особый целостный организм — лишайник. Связи между партнерами-симбионтами довольно сложны (некоторые авторы называют симбиоз «хорошо урегулированным взаимным паразитизмом»). В лишайнике фотосинтезирующие водоросли снабжают гриб углеводами и другими органическими веществами (нуклеиновыми кислотами, протеинами, активаторами роста и др.). Грибы поставляют водорослям влагу и минеральные вещества. Однако при недостатке света и прочих неблагоприятных условиях, угнетающих фотосинтез, водоросли могут получать от грибов и органические вещества, поглощаемые ими из субстрата. С другой стороны, в крайних условиях возможен односторонний паразитизм гриба на водоросли.

Другой пример симбиоза — сожительство высших растений с бактериями (бактериотрофия). Симбиоз с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами широко распространен среди представителей семейств бобовых (93% изученных видов) и мимозовых (87%). В корневых клубеньках некоторых древесных и кустарниковых пород (например, ольхи, лоха, облепихи и других — всего 138 видов) живут симбионты-актиномицеты, также способные связывать атмосферный азот. Высшие растения потребляют азотистые вещества, создаваемые бактериями и актиномицетами, и снабжают их углеводами.

Часто встречается микоризообразование — симбиоз мицелия гриба с корнем высшего растения. Такие растения называют микотрофными или микотрофами. Из изученных в нашей стране 3425 видов сосудистых растений микориза обнаружена у 79%.

Кроме бактериотрофных и микотрофных видов известны и симбиотрофные — вступающие в симбиоз и с грибами, и с бактериями-азотфиксаторами (например, некоторые бобовые).

У микотрофных растений микориза может быть эктрофной и эндотрофной. В первом случае мицелий гриба оплетает окончания молодых корней и проникает лишь в межклетники наружных слоев покровных тканей (у многих деревьев — дуба, ели, сосны, березы, ивы; некоторых кустарничков, например куропаточьей травы — *Dryas octopetala*). У таких растений растущая часть корней (обычно с утолщенными окончаниями) окутана плотным грибным «чехлом» (рис. 185, 186, А), а корневые волоски обычно отмирают. При развитии эндотрофной микоризы (рис. 186, Б) гифы гриба проникают внутрь клеток паренхимы корня (растения из семейств вересковых, брусничных, грушанковых и др.). Промежуточный тип представляет эндоектотрофная микориза (рис. 186, В).

Польза, извлекаемая микотрофным растением из сожительства с грибом, — это прежде всего увеличение поглощающей поверхности корня. У микотрофных растений корневая система слабо развита (отношение поверхности корней к поверхности надземных органов значительно меньше, чем у немикотрофных) и потому без дополнительной поглощающей поверхности мицелия гриба-микоризообразователя им было бы трудно или невозможно обеспечить получение нужного количества воды и минеральных веществ. Ориентировочные подсчеты показывают, что гифы гриба, оплетающие всего лишь один слой клеток коры высшего растения, увеличивают всасывающую поверхность корня в 10—14 раз. В опытах с меченым фосфором показано, что корни сосны, имеющие микоризу, поглощают фосфора в несколько раз больше, чем корни, лишенные микоризы. Это происходит благодаря тому, что гриб-микоризообразователь (*Boletus*) получает соединения фосфора из субстрата и весьма быстро, через гифы и микоризные образования, снабжает ими корни сосны. Заметно усиливается и поглощение воды. У некоторых высших растений отмечено повышение дыхания микоризных корней.

Есть сведения, что грибы-симбионты способны разлагать некоторые сложные органические соединения, недоступные высшим растениям, а также выделять витамины и ростовые вещества, стимулирующие развитие корней.

Для гриба-микоризообразователя польза от сожительства с высшим растением состоит в том, что он извлекает из корня некоторые питательные вещества (в основном углеводы, рис. 187). Об этом косвенно свидетельствует обильное развитие микориз у семянцев древесных пород при сильном освещении (следовательно, большой продуктивности фотосинтеза). Наоборот, микориза угнетена или даже полностью отсутствует в глубокой тени или при искусственной задержке оттока продуктов фотосинтеза в корни (например, при перетяжке стволиков железными кольцами). Есть и прямые свидетельства: используя радиоактивный изотоп ^{14}C , удалось показать,

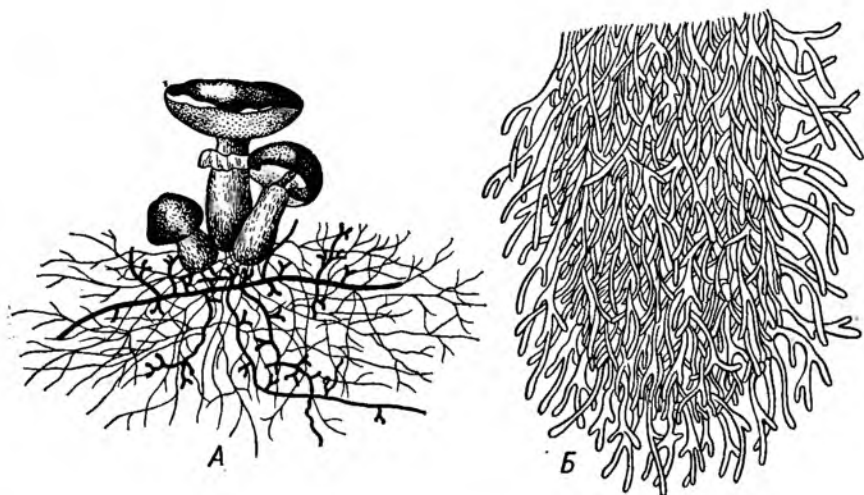


Рис. 185. Грибы-микоризообразователи (по Лобанову Н. В., 1953). А — схема связи плодовых тел лесных грибов с корнями деревьев (древесный корень обозначен утолщенной линией); Б — окончание корня, оплетенное гифами гриба

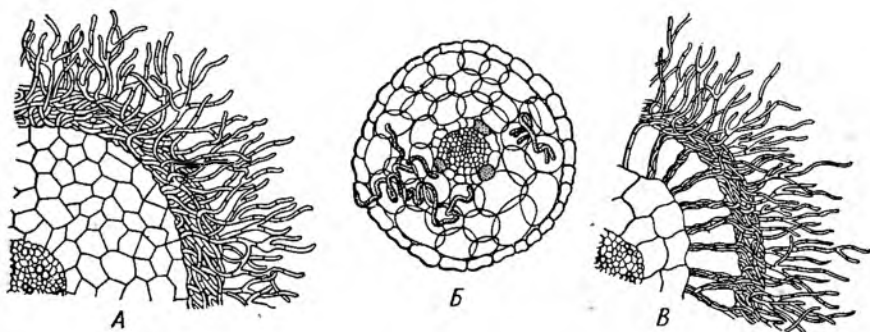


Рис. 186. Схема поперечного среза микориз древесных пород (по Лобанову Н. В., 1953).
Микоризы: А — эктотрофная (береза); Б — эндотрофная (клен); В — эктоэндотрофная (дуб)

Схема потребления продуктов фотосинтеза

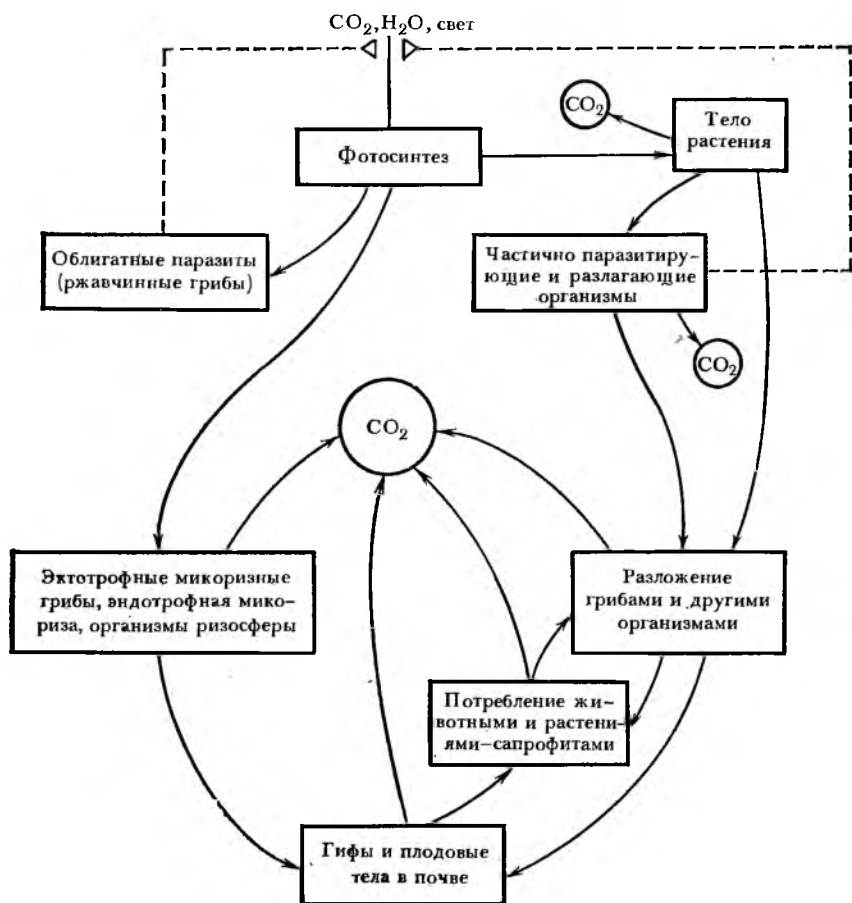


Рис. 187. Схема участия грибов в круговороте углерода в экосистеме (по Herley J., 1971). Левая часть — симбиотический цикл с непосредственным использованием продуктов фотосинтеза, правая часть — цикл разложения

что значительная часть продуктов фотосинтеза из корней высшего растения довольно быстро переходит в гифы гриба.

В случаях особо сильной почвенной засухи гриб-микоризообразователь может заимствовать от высшего растения и воду — об этом говорят факты вполне благополучного состояния микориз древесных пород при падении влажности почвы ниже коэффициента за-
выдания.

Среди микотрофных растений есть виды, которые совсем не могут расти без микоризы и не развиваются из семян без заражения их грибом-симбионтом (таковы многие орхидные); другие могут расти без нее, но испытывают явное угнетение; третьи одинаково хорошо развиваются как с микоризой, так (в благоприятных условиях) и без нее.

Из древесных пород «микотрофными в сильной степени» (Н. В. Лобанов, 1953) являются дуб, ель, лиственница, сосна, имеющие эндоектотрофную микоризу в самых разнообразных условиях: на почвах разного состава; очень сухих и влажных; при pH от 3,8 до 8; на разной высоте над уровнем моря; в посадках и у одиночно стоящих деревьев и т. д. Сожительство той или иной древесной породы с определенными видами грибов выражается в широко известных фактах приуроченности подосиновиков, подберезовиков, поддубовиков и других шляпочных грибов к своим древесным партнерам.

Еще в начале XX в. известный русский лесовод Г. Н. Высоцкий, обратив внимание на лучший рост зараженных микоризными

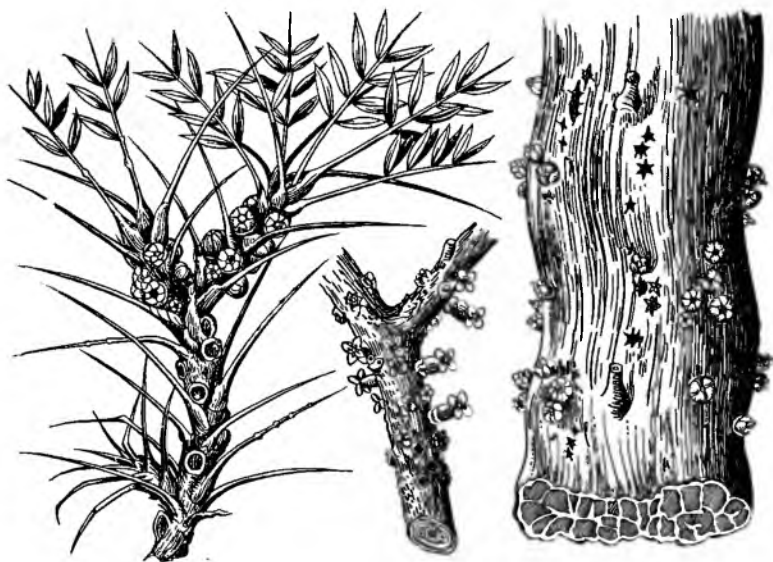


Рис. 188. Растения из семейства Rafflesiaceae — эндопаразиты древесных видов (по Кернеру А., 1896). Тело паразита находится внутри ветви или ствола хозяина, снаружи видны лишь цветки и плоды

грибами сеянцев древесных пород, назвал микоризу «оздоровляющей заразой» и предложил специально вносить в грядки лесных питомников лесную почву для заражения сеянцев.

П а р а з и т и з м — наиболее яркий пример прямых физиологических взаимодействий между растениями — переход одного из партнеров на гетеротрофный способ питания и существование за счет организма-хозяина. Паразиты многочисленны среди грибов и бактерий, гораздо меньше распространены они среди цветковых растений (всего 518 видов). Известны некоторые паразитические водоросли. Совсем нет паразитов среди мхов, папоротников, голосеменных. Растения паразитируют в основном на растениях, но некоторые (главным образом бактерии, отчасти грибы) также на животных и человеке, например энтомофторовые грибы — на мухах, патогенные грибки — на кожных покровах человека.

У растений-эктопаразитов большая часть тела находится вне хозяина, а в него внедряются и вступают в контакт с живыми клетками лишь органы чужедного питания — присоски (гаустории). У растений-эндопаразитов почти все тело помещается внутри тканей хозяина, наружу выходят лишь органы размножения. Классический пример — виды рода *Rafflesia* (рис. 188), у которых вегетативное тело — это нити, напоминающие гифы гриба, погруженные в ткани питающего растения (виды рода *Cissus* и др.); снаружи развиваются лишь огромные (до 1 м в диаметре) цветки. У многих паразитических грибов тело находится в межклетниках высшего растения, а в клетки внедряются гаустории. Паразитические низшие грибы и бактерии живут внутри клеток растения-хозяина.

В связи с паразитическим образом жизни у растений редуцируется

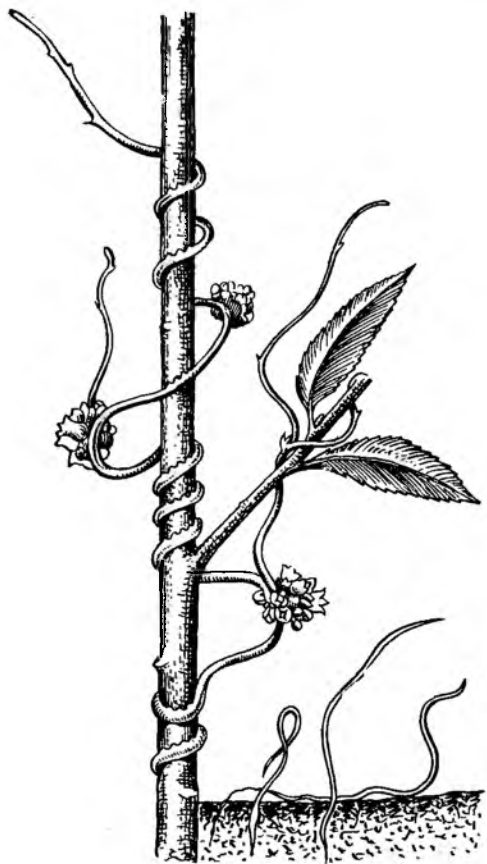


Рис. 189. Паразитное растение повилка — *Cuscuta* на стебле растения-хозяина (по Комарову В. Л., 1949)

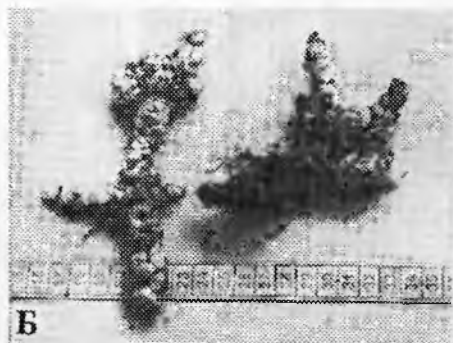


Рис. 190. Петров крест — *Lathraea squamaria* — паразит древесных пород.
 А — надземные побеги во время цветения; Б — подземные побеги с бесцветными чешуевидными листьями; В — присоски на корнях древесных пород

ряд физиологических функций и соответствующих органов. Отсутствуют (или сильно редуцированы) корни. Потеря способности к фотосинтезу привела к отсутствию хлорофилла (у некоторых заразах удается обнаружить лишь его следы). В эволюционном ряду растений-паразитов по мере усиления паразитических свойств сокращается ферментный аппарат, остаются лишь специализированные ферменты, позволяющие паразитировать на узком круге хозяев. Эта биохимическая специализация послужила основой строгой избирательности многих паразитов по отношению к растениям-хозяевам.

Один из наиболее известных эктопаразитов — повилика европейская (*Cuscuta europaea* и другие виды), паразитирующая на многих травянистых видах и невысоких кустарниках (рис. 189).

Тело растения представлено тонкими желтоватыми стеблями, напоминающими нити. Они обвиваются вокруг стеблей растения-хозяина, нередко переплетаясь друг с другом. Внедрение в ткани хозяина происходит с помощью гаусторий. Листья у повилики полностью отсутствуют, а после прикрепления к хозяину отмирает и весьма слабо развитый корень, так что стебли повилики не имеют связи с почвой. В середине лета на нитях появляются шаровидные клубочки мелких бледно-розовых цветков. Сходный облик имеют паразиты из рода *Cassytha*, распространенные в экваториальных областях Австралии, Южной Африки.

На корнях древесных и кустарниковых пород (ольхи, лещины клена, липы и др.) паразитирует Петров крест (*Lathraea squamaria*) — растение, ведущее большую часть года подземный образ жизни (рис. 190). На глубине 10—20 см располагаются подзем-



Рис. 191. Паразитное растение *Cistanche* на корнях погибшего растения-хозяина — песчаной акации — *Ammodendron conollyi* в пустыне Каракумы



Рис. 192. Паразитное растение *Langsdorfia hypogaea* из семейства Balanophagae, Центральная Америка (по Кернеру А., 1896)

ные побеги, покрытые толстыми беловатыми чешуями — видоизмененными листьями, лишенными хлорофилла. На слабо развитых корнях, лишенных корневых волосков, имеются округлые расширенные присоски, с помощью которых паразит прикрепляется к корням древесных пород и высасывает из них воду и питательные вещества. Впрочем, не исключена возможность и частичного поглощения веществ из почвенного раствора всей поверхностью чешуй. Петров крест размножается в основном вегетативно, но способен и к семенному размножению: поздней весной в травяном покрове лиственных лесов под деревьями, зараженными этим паразитом, появляются группы невысоких бледных мясистых стеблей, покрытых довольно крупными темно-розовыми цветками, из которых после опыления развиваются коробочки с многочисленными семенами. Период цветения и плодоношения длится всего 1,5—2 месяца, и только в это время части растения выходят на дневную поверхность. Всю остальную часть года Петров крест находится под землей, и о его присутствии в лесу часто и не подозревают.

Из других бесхлорофилльных паразитов следует назвать виды рода зарази́ха (*Orobanche*), поражающие многие сельскохозяйственные культуры (подсолнечник, коноплю, табак и др.) и виды дикой флоры. Толстый мясистый стебель зарази́хи, покрытый чешуйчатыми бесцветными листьями, несет на конце колосовидное соцветие. Нижний его конец, обычно вздутый и утолщенный, прикреплен к корню растения-хозяина. Соединение это очень прочное: иногда трудно провести границу между тканями паразита и хозяина, недаром в прошлые века ботаники считали зарази́ху «болезненным выростом корня культурного растения».

По строению и образу жизни близки к заразихам паразиты из рода *Cistanche* (рис. 191), которые можно встретить в среднеазиатских пустынях на корнях пустынных кустарников (саксаула, песчаной акации и др.). Толстые стебли, густо покрытые крупными лимонно-желтыми цветками, иногда достигают 1—1,5 м в высоту. В тропических лесах на корнях древесных пород паразитируют разнообразные булавоносцы (из родов *Langsdorfia*, *Balanophora* и др., рис. 192).

Существует ряд переходов от настоящих паразитов к автотрофным растениям. Промежуточное звено в нем представляют полупаразиты, или «зеленые паразиты», — растения, частично или полностью утратившие способность поглощать из почвы воду и питательные вещества, но сохранившие хлорофилл и возможность самостоятельного фотосинтеза. Широко известны луговые травянистые полупаразиты: погребки большой и малый — *Alectrolophus major* и *A. minor*, очанки — *Euphrasia*, мытник — *Pedicularis* и др. К корням травянистых растений-хозяев они прикрепляются с помощью гаусториев. Полупаразитный образ жизни ведут омела белая — *Viscum album* (рис. 193) и ремнецветник европейский — *Loranthus europaeum*, поселяющиеся на ветвях древесных пород (липы, тополя и др., а разновидность *V. album* var. *abietinum* — на ветвях хвойных). Всего насчитывают 1964 вида полупаразитов.

Полупаразиты лишают хозяина значительной части минерального питания. В ряде случаев они содержат в своих тканях больше зольных элементов (особенно калия и фосфора), чем растение-хозяин. Имея повышенное осмотическое давление, облегчающее процесс поглощения, и достаточно развитую транспирирующую листовую поверхность, полупаразиты оказывают на хозяина и иссушающее действие. Измерения показали, что полупаразиты *Melampyrum nemorosum*, *Alectrolophus major*, *Pedicularis kaufmanni* часто транспирируют сильнее, чем растущие в этих же местообитаниях и сходные по структуре листа непаразитические виды. Обилие полупаразитов на луговых растениях может привести к заметному снижению продуктивности луговых травостоев (недаром погребков получил прозвище «молочного вора»), а омела, поселяясь в больших количествах на деревьях, может вызвать снижение их прироста и усыхание.

Между растениями-паразитами (или полупаразитами) и растением-хозяином складывается сложная система отношений, которые включают со стороны первого ряд адаптаций, гарантирующих заражение, а со стороны второго — защитные реакции. Для паразита очень важно обеспечить контакт с хозяином, начиная с прорастания семян. Семена многих паразитических видов не прорастают в земле до тех пор, пока не окажутся вблизи корней растений-хозяев, от которых в почву поступают выделения, стимулирующие прорастание семян паразита и определяющие направление роста его гаусторий. Проростки некоторых паразитов (заразих, повилик) производят винтообразные движения «в поисках» корня или стебля

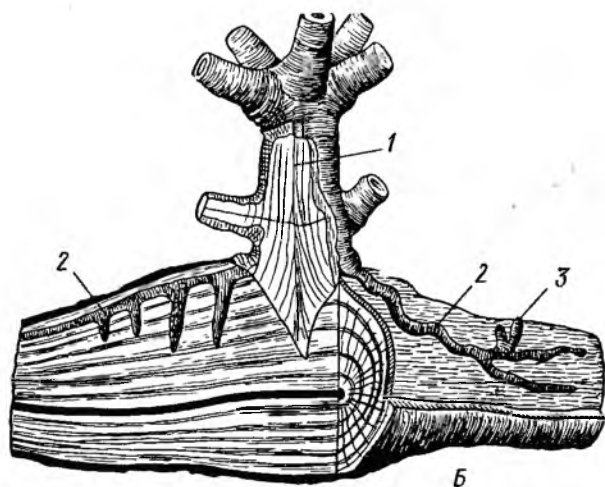


Рис. 193. Полупаразитное растение омела *Viscum album* (по Комарову В. Л., 1949).

А — отдельный куст с плодами на ветке дерева-хозяина; Б — нижняя часть стебля омелы (1) с корнями (2) в теле хозяина и придаточными почками (3), из которых вырастают новые побеги омелы

растения-хозяина. Различны контакты гаусторий с тканями растений-хозяев: у погрелков гаустории охватывают корень хозяина, но гораздо чаще (у марьянника, Петрова креста, повилики, омелы и др.) они проникают сквозь покровы и внедряются глубоко в ткани корня или стебля. Особенно тесны (вплоть до срастания) контакты между проводящими системами паразита и хозяина. Например, с помощью электронномикроскопических исследований показано, что при внедрении гаустории омелы в ткани тополя растворяются клеточные стенки между сосудами паразита и хозяина, в тканях сосны образуются соединительные каналы и т. д. Интересно, что вблизи проникновения гаустории омелы направление роста сосудов растения-хозяина отклоняется в сторону присоски, вероятно, под влиянием выделений паразита, облегчающих установление контактов с хозяином.

Для успешного заражения хозяина растению-паразиту важно обеспечить контакт с ним не только в пространстве, но и во времени: иными словами, активные фазы жизненного цикла паразита должны совпадать с такими же фазами хозяина. Важная адаптация паразитов — синхронизация их жизненных циклов с сезонным развитием растений-хозяев, позволяющая осуществить заражение хозяина в нужный момент; это явление, например, широко известно для многих паразитических грибов. Некоторые паразиты способны к временной приостановке развития, начавшегося в «неподходящий» момент: так, слишком рано появившиеся проростки повилики прекращают рост (иногда на несколько недель) до тех пор, пока рядом не разовьются проростки травянистых растений — возможных хозяев.

Одна из существенных адаптаций растений-паразитов, повышающая вероятность встречи с хозяином, — огромная семенная продуктивность. Например, полупаразит *Striga* (колдунья трава), широко распространенный в Африке, Южной Азии, Австралии на хлебных злаках, сорго, сахарном тростнике, образует на одном растении до полумиллиона очень мелких семян. Семена паразитов весьма долговечны, что дает им возможность длительного «выжидания» контакта с растением-хозяином (семена *Striga* могут сохранять всхожесть в земле до 20 лет).

Адаптации паразита к существованию на определенном хозяине включают также весьма тонкую биохимическую специализацию — выработку определенного набора ферментов, облегчающих проникновение в тело хозяина и использование поступающих от него веществ.

Защитные реакции растения-хозяина состоят прежде всего в выработке иммунитета — невосприимчивости к заражению паразитами. Известны устойчивые к паразитным грибам сорта картофеля, хлебных злаков и других сельскохозяйственных культур. К защитным приспособлениям относятся также особенности покровных тканей, затрудняющие проникновение зачатков паразита (толстая кутикула, опушение и др.), выделение защитных веществ (фитоалексинов), особенности химического состава клеток и тканей. Так, от-

мечено, что к грибным паразитам устойчивы растения, содержащие много эфирных масел, сапонинов, алкалоидов, многие галофиты с повышенным содержанием солей.

Отношения между растением-паразитом и растением-хозяином на популяционном и видовом уровнях определенным образом уравновешены: очевидно, паразит не может размножаться до такой степени, чтобы привести к вымиранию популяции хозяина и лишить себя «кормовой базы». Регулятором равновесия служит сравнительно медленное воздействие на хозяина некоторых паразитов (например, грибов, вызывающих ржавчину, головню, мучнистую росу), а иногда даже наблюдается некоторая биохимическая стимуляция роста хозяина со стороны паразита.

Явления сверхпаразитизма (существование паразита на паразите) в растительном мире довольно редки. К ним относятся, например, случаи поселения одного вида омелы (*Viscum moniliforme*) на другом (*V. orientale*) в лесах тропической Индии.

Другую группу растений с гетеротрофным питанием составляют сапрофиты — виды, использующие в качестве источника углерода органические вещества отмерших организмов. Это важное звено в биологическом круговороте, осуществляющее разложение органических остатков и перевод сложных соединений в более простые, представлено в основном грибами, актиномицетами, бактериями. Среди мхов и папоротников сапрофиты редки; среди цветковых они встречаются у представителей семейств орхидных, грушанковых и др. Некоторые цветковые полностью утратили хлорофилл и перешли на питание готовым органическим веществом. Таково, например, растение темных ельников гнездовка — *Neottia nidus avis*, получившая свое название из-за особенностей строения подземных органов — переплетения выростов, напоминающих птичье гнездо. Примеры других бесхлорофилльных сапрофитов в напочвенном покрове хвойных лесов: вертляница — *Monotropa hypopitys*, надбородник безлистный — *Epipogon aphyllum* (рис. 194) и др. Следует, однако, подчеркнуть, что в применении к этим растениям о сапрофитном способе питания говорят лишь по традиции: все они микотрофны и органическое вещество получают не в виде «мертвых остатков» из почвы, а от живого гриба-микоризообразователя. Поскольку гриб для них — единственный источник органических веществ, то здесь, по существу, имеет место паразитирование цветкового растения на грибе. Поэтому многие авторы этот случай рассматривают не как сапрофитизм, а как «микотрофный паразитизм». Так, с помощью меченых атомов удалось показать перемещение питательных веществ из корней лесных деревьев в мицелий гриба, а из него — в «сапрофитные» растения вертляницы.

Таким образом, здесь уже можно говорить о паразитировании вертляницы на дереве при посредстве гриба-микоризообразователя. В экспериментах было показано, что при изоляции *Monotropa hypopitys* от корней дерева металлическими листьями растения гибли в течение года.

«Микотрофный паразитизм» — вполне эффективный способ пи-



Рис. 194. Сапрофиты хвойных лесов.
 А — подтельник обыкновенный — *Monotropa hypopitys*
 Б — надбородник безлистный — *Epipogon aphyllum*

тания: об этом свидетельствует пример гигантских азиатских бесхлорофилльных орхидей из рода *Galeola*. Они взбираются на деревья высотой до 50 м, имеют массу более 100 кг и плодоносят столь обильно, что почва под ними бывает покрыта слоем их семян.

Кроме названных существует и ряд других переходов от сапрофитного способа питания к настоящему паразитизму. Есть и переходы от автотрофного питания к сапрофитизму: например, способные к фотосинтезу зеленые и синезеленые водоросли в глубоких слоях почвы становятся сапрофитами из-за недостатка света; к сапрофитизму нередко переходят и водоросли водоемов, сильно загрязненных органическими веществами.

Еще один случай прямых физиологических контактов между растениями — срастание корней близко растущих деревьев (одного и того же вида или родственных видов). Это явление, по-видимому, не столь уж редкое в природе, хотя и не часто замечаемое. Так, обнаружено, что в густых насаждениях ели *Picea abies* срастаются

корнями около 30% всех деревьев, а в североамериканских лесах из дуба эллипсовидного *Quercus ellipsoidalis* — почти все деревья. С помощью метода меченых изотопов удастся показать, что между сросшимися деревьями существует обмен через корни — перенос воды и питательных веществ. С их током возможен и перенос грибных спор. Очевидно, в зависимости от степени различия или сходства потребностей сросшихся партнеров между ними возможны отношения как конкурентного характера (например, перехват веществ более развитым и сильным деревом), так и симбиотические.

Косвенные трансабиотические взаимоотношения растений

Эти взаимоотношения осуществляются через изменение растениями среды, воздействующей на сообитателей. Это наиболее универсальный и широко распространенный тип взаимоотношений растений при их совместном существовании.

Если какой-то вид или группа видов растений в результате своей жизнедеятельности сильно изменяет в количественном и качественном отношении основные экологические факторы, так что другим видам сообщества приходится жить в условиях, значительно отличающихся от зонального комплекса факторов физической среды, то говорят о средообразующей роли, средообразующем влиянии первого вида по отношению к остальным. Средообразующие влияния осуществляются разными путями. Один из них — взаимовлияния через изменение факторов микроклимата. В предыдущих главах неоднократно приводились примеры изменения основных экологических факторов под влиянием отдельных растений, структурных частей фитоценоза (например, яруса древостоя в лесу) и всего растительного сообщества. Достаточно напомнить ослабление солнечной радиации внутри растительного покрова (см. рис. 11), обеднение ее фотосинтетически активными лучами (см. рис. 13), изменение сезонного ритма освещенности (см. рис. 15) и т. д., благодаря чему для растений напочвенных ярусов лесных и травянистых ценозов создаются совсем иные условия светового режима, чем на территориях, лишенных растительности. Одни растения влияют на другие и через изменение температурного режима воздуха, его влажности, скорости ветра, содержания углекислоты и т. д. (см. рис. 86, 126, 134). Недаром микроклимат, складывающийся внутри растительного сообщества под влиянием присутствия и жизнедеятельности растений, обозначают особым термином — фитоклимат, или фитосреда. Существенное значение имеет изменение растениями и «почвенного климата» под растительным покровом (например, защита поверхностных слоев от резких колебаний температуры).

Другой путь взаимодействия растений в сообществах — через напочвенный слой мертвых растительных остатков, называемых в лесу подстилкой, а на лугах и в степях — ветошью, травянистым опадом или «степным войлоком». Этот слой, иногда толщиной в несколько сантиметров, может сильно затруднять проникновение семян и спор в почву. Семена, прорастающие в слое ветоши (или на нем), неред-

ко гибнут от высыхания раньше, чем корни проростков достигнут почвы. Для зачатков, уже попавших в почву и прорастающих, слой напочвенных остатков может служить серьезным механическим препятствием на пути ростков к свету. В этом легко убедиться: стоит лишь отвернуть пласт лиственной подстилки в лесу, чтобы увидеть множество этиолированных, извитых и скрученных всходов, не способных пробиться сквозь подстилку к дневной поверхности. Особенно трудное препятствие для таких всходов представляет подстилка из твердых листьев дуба, бука и других древесных пород (ее нижний полуразрушенный слой буквально «прошит» всходами).

Состав и качество подстилки (ветоши), а также скорость ее разложения и минерализации оказывают большое влияние на химические и физические свойства почвы, а следовательно, на условия минерального и водного питания растений-сообитателей, условия перезимовки почек возобновления многолетних трав и т. д. Так, можно говорить о благоприятном влиянии древесных пород, содержащих много минеральных веществ в опаде, или о защитном влиянии лиственных деревьев, образующих пышную подстилку, на тепловой режим зимующих травянистых многолетников.

Наконец, возможны и взаимовлияния растений через содержащиеся в подстилке продукты распада растительных остатков, которые могут тормозить (или, напротив, стимулировать) рост растений. Так, установлено, что в свежем опаде ели и бука содержатся вещества, которые тормозят прорастание семян ели и сосны, а в районах со скудными осадками и слабым промыванием подстилки могут угнетать естественное возобновление древесных пород. Водные вытяжки из лесных подстилок отрицательно действуют и на рост многих степных трав.

Взаимовлияния растений через почву сложны и многообразны. В результате жизнедеятельности растений изменяются химические и физические свойства почв, иными словами, накапливаются средообразующие эдафические влияния, небезразличные для растений-сообитателей. В лесоводстве давно уже сложилось понятие о «почвоулучшающих» и «почвоухудшающих» древесных породах. К первым относится большинство лиственных пород (из хвойных — лиственница), которые способствуют перекачке элементов минерального питания из глубоких горизонтов почвы в ее верхние слои, а также имеют быстро разлагающийся и минерализующийся опад; ко вторым — ель и сосна, способствующие накоплению слабо разлагающихся остатков с кислой реакцией («грубого» гумуса) и ухудшению водно-физических свойств почв.

Еще один существенный путь взаимного влияния растений — взаимодействие через химические выделения. Живые растения выделяют в окружающую среду (воздух, воду, почву) разнообразные вещества (рис. 195) в процессе гуттации, секреции нектара, эфирных масел, смол и т. д.; при вымывании минеральных солей дождевыми водами (известно, что листья деревьев теряют при вымывании калий, натрий, магний и другие ионы); в ходе метаболизма (корневые выделения, газообразные вещества, выделяемые над-

земными органами, — непредельные углеводороды, этилен, водород и др.); наконец, растения выделяют летучие вещества при нарушении целостности тканей и органов (так называемые фитонциды) и вещества из отмирающих частей растений. Многие из выделяемых соединений не являются «отбросами», они необходимы растениям,

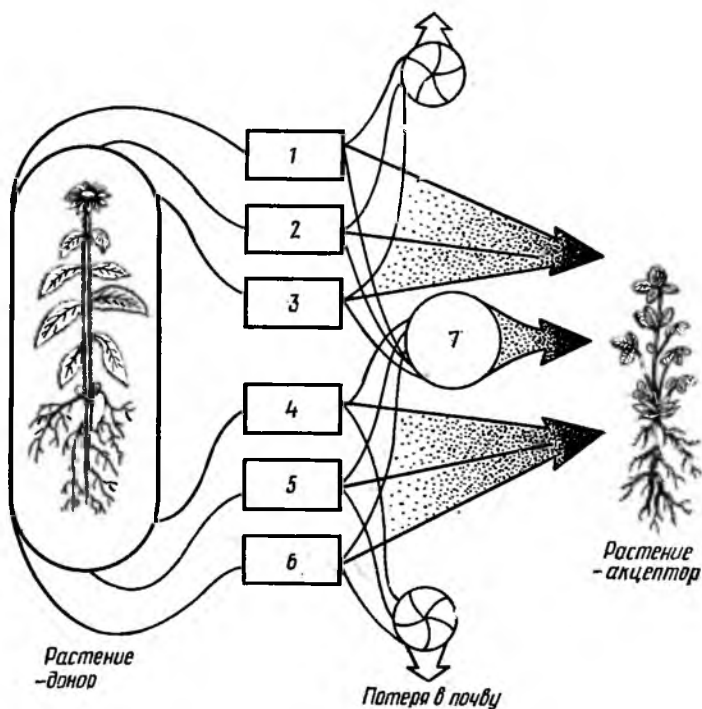


Рис. 195. Схема аллелопатических влияний одного растения на другое (по Гродзинскому А. М., 1965):

1 — миазмины, 2 — фитонцидные вещества, 3 — фитогенные вещества, 4 — активные прижизненные выделения, 5 — пассивные прижизненные выделения, 6 — посмертные выделения, 7 — переработка гетеротрофными организмами

но в связи с развитием большой поверхности тела растений их потеря, по-видимому, столь же неизбежна, как и транспирация.

Химические выделения растений имеют значение для сообитателей и могут служить одним из способов взаимодействия между растениями в сообществе. Такие химические взаимовлияния получили название аллелопатии. Многочисленные доказательства возможности влияния одних растений на другие химическим путем получены в лабораторных опытах, где в качестве действующего агента использовались вытяжки из растительных тканей, корневые выделения и т. д., а в качестве теста — реакция проростков различных культурных или диких видов (например, редиса, горчицы, ко-

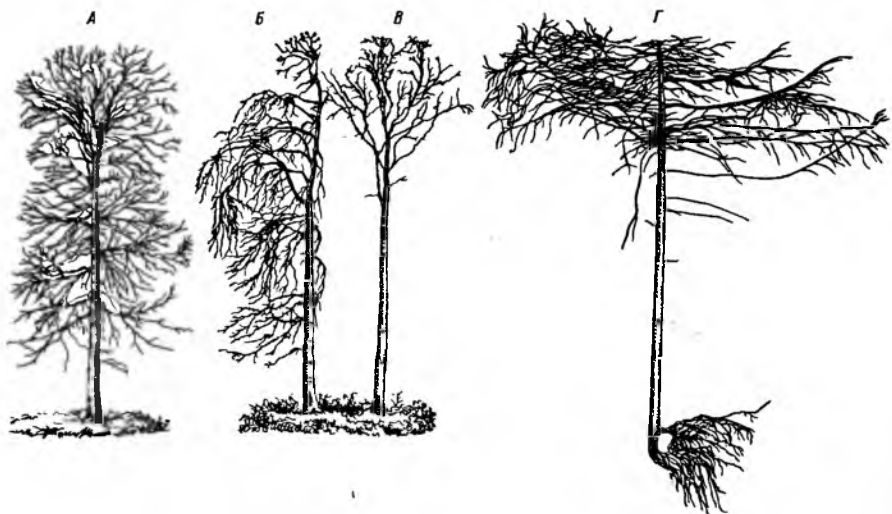


Рис. 196. Изменение формы кроны в зависимости от окружения. А — бук, выросший на открытом месте; Б — на опушке; В — в густом лесу (по Јапковић М. М., 1966); Г — зонтиковидный подрост ели под пологом елового леса (по Кожевнико-ву А. В., 1951)

леоптилей овса). Однако на основании этих экспериментальных данных еще трудно судить о действительной роли выделяемых веществ в условиях естественных растительных сообществ, где эти вещества подвергаются разбавлению, вступают в химические соединения или распадаются. К тому же действие их на виды дикорастущей флоры может быть совсем иным, чем на объекты лабораторных опытов. Тем не менее ряд авторов — физиологов и геоботаников — придают большое значение взаимным химическим влияниям растений, поскольку от них может зависеть возможность совместного существования тех или иных видов и даже — в известной степени — формирование растительных сообществ.

В недавнее время возможные пути химических взаимодействий показаны с помощью меченых атомов, позволяющих проследить миграцию веществ из одного растения в другое при их близком соседстве. Например, меченый фосфор (радиоактивный изотоп ^{32}P), введенный путем инъекции в деревья (дуб, липу, ясень, березу и др.), через 2—3 дня обнаруживали в соседних деревьях, а также в травяном покрове — в пырее ползучем, мятлике, причем и в случаях соприкосновения корней, и при отсутствии их прямых контактов.

Изменение условий существования растений под влиянием со-обитателей влечет за собой изменение и внешнего облика растения (рис. 196), и основных процессов его жизнедеятельности — интенсивности физиологических процессов, скорости роста и развития. Поэтому не будет преувеличением сказать, что косвенные трансбиотические отношения растений в конечном итоге сводятся к вза-

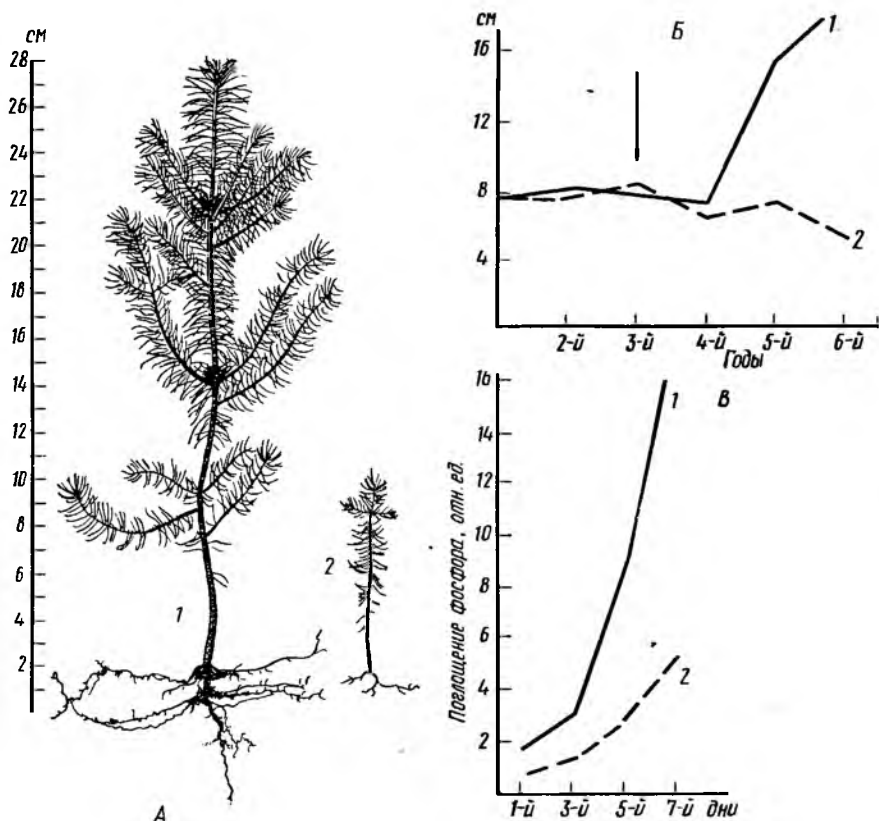


Рис. 197. Влияние корневой конкуренции со стороны взрослых деревьев на рост сеянцев ели под пологом лесов таежной зоны (по Карпову В. Г., 1969). А — общий вид сеянцев; Б — прирост верхушечного побега (стрелка указывает обрубку корней взрослых деревьев вокруг опытной площадки); В — поглощение корнями сеянцев радиоактивного фосфора из почвы:

1 — в условиях изоляции от корней взрослых деревьев, 2 — в естественных условиях корневой конкуренции

имodelьствию на уровне взаимного изменения физиологических процессов.

Степень воздействия на среду (а следовательно, и на жизнь сообитателей) у разных видов растений неодинакова в соответствии с особенностями их морфологии, биологии, сезонного развития и т. д. Растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования для других сообитателей, называют **э д и ф и к а т о р а м и**. Различают сильные и слабые эдификаторы (или виды с сильной и слабой эдификаторной ролью). Примером первых могут служить виды, определяющие условия жизни других растений и режим экологических факторов: ель (сильное затенение, обеднение почвы питательными веществами и т. д.); сфагновые мхи (задержание влаги и создание избыточного увлажнения).

нения, вплоть до анаэробных условий, увеличение кислотности, особый температурный режим и т. д.). Напротив, относительно слабыми эдификаторами являются лиственные породы с ажурной кроной (береза, ясень), растения травяного покрова лесов. Однако в разных сферах воздействия средообразующая роль одного и того же вида может быть неодинакова: так, лиственница довольно слабо изменяет элементы микроклимата в приземном слое воздуха, но благодаря ежегодному опаданию сильно влияет на свойства почвы.

Наряду со средообразующими влияниями в качестве особой формы трансбиотических взаимоотношений растений иногда выделяют конкуренцию. По определению Н. В. Дылиса, это те взаимные или односторонние отрицательные влияния, которые возникают на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местобитания. Так, в густых сообществах (особенно лесных) в результате сильного сближения надземных частей между растениями возникает конкуренция за свет — перехват солнечной радиации более высокорослыми видами, взаимное боковое затенение растений одного яруса. Сильное влияние на жизнь растений оказывает конкуренция за почвенную влагу, особенно выраженная в областях с недостаточным увлажнением, и конкуренция за питательные вещества почвы, более заметная на бедных почвах. В полевых экспериментах с устранением корневой конкуренции (обрубка корней одного из конкурентов на опытных площадках) удается показать, что взрослые деревья в лесу не только затеняют молодые сеянцы, но и перехватывают у них влагу и питательные вещества, что в значительной мере служит причиной угнетенного состояния лесного подростка (рис. 197). Так, в еловых лесах таежной зоны конкуренция идет в основном за подвижные формы азота. На площадках с обрубленными корнями взрослых деревьев заметно увеличивается содержание азота и других питательных элементов в хвое елового подростка и лесных трав, резко ускоряется их рост и улучшается общее состояние. В дубовых лесах лесостепи, где конкуренция идет в основном за влагу, изоляция опытных площадок от влияния перехватывающих влагу корней взрослых деревьев приводит к существенному улучшению водного режима почв и водоснабжения растений нижних ярусов: даже в условиях сильной засухи они не теряют тургор и сохраняют высокую оводненность тканей.

Косвенные трансбиотические взаимодействия между растениями

Эти взаимодействия осуществляются через посредство других организмов. Приведенные выше примеры влияния животных на растения во многих случаях являются лишь звеньями более сложной цепи взаимосвязей. При поедании или повреждении животными определенных групп растений изменяются не только численные соотношения видов, но и — что особенно важно — частично или полностью устраняются конкурентные отношения. Это способствует разрастанию неповреждаемых растений, усилению их влияния на

лить определенные группировки — консорции, т. е. сочетания разнородных организмов, тесно связанных в своей жизнедеятельности: например, дуб со свойственными ему фитофагами и паразитами из мира животных, растений и микроорганизмов, эпифитами (мхи, лишайники), симбионтами (микориза). Пример для березы — рис. 198). Растение служит основой для формирования консорции, субстратом для питания и поселения ее членов (консортов), а для некоторых — партнером (например, в симбиозе). Консортивные связи специфичны для каждого вида растений, иными словами, на растениях одного вида в сходных условиях складываются сходные консорции.

Различают консорции первого порядка — автотрофное растение и связанные с ним односторонне (потребление, затенение) виды — и консорции более широкие — второго, третьего порядков. С другой стороны, в пределах консорции одного растения можно выделить обособленные элементы: например, на дереве дуба — обитателей желудей (насекомые, плесневые грибы, а также живущие за их счет энтомофаги и др.).

ВЛИЯНИЕ СООБИТАТЕЛЕЙ НА ПОЛОЖЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОПТИМУМА

Отношение растений к экологическим факторам тесно зависит от влияния других сообитателей (в первую очередь от конкурентных отношений). Вид может успешно произрастать в широком диапазоне действия какого-либо фактора (что обычно определяется экспериментально), но присутствие сильного конкурента вынуждает его ограничиваться более узкой зоной. Так, в опытах с чистыми посевами злаков было выяснено (рис. 199), что лисохвост луговой — *Alopecurus pratensis*, французский райграс — *Arrhenatherum*

elatius и костер прямой — *Bromus erectus* хорошо растут при разных уровнях стояния грунтовых вод, давая наибольшую массу при среднем уровне. Однако в смешанных посевах этих трех видов при оптимальных условиях райграс — крупный злак с большей конкурентной способностью — подавлял развитие других видов, так что продуктивность лисохвоста оказалась наибольшей в более влажных, а костра — в более сухих условиях. Сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris* имеет очень широкий экологический ареал по отношению к почвенным факторам, но в таежной зоне образует леса главным обра-

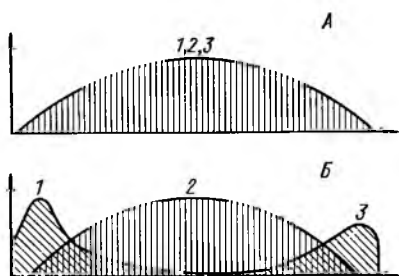


Рис. 199. Продуктивность некоторых луговых злаков при разных уровнях грунтовых вод (по Walter Н., 1962). А — в чистых культурах; Б — в смешанном посеве:

1 — лисохвост — *Alopecurus pratensis*, 2 — французский райграс — *Arrhenatherum elatius*, 3 — костер — *Bromus erectus*.

По оси абсцисс — понижение уровня грунтовых вод, по оси ординат — продуктивность

зом на сухих и бедных песчаных почвах или на сильно переувлажненных торфяниках, т. е. там, где отсутствуют конкурирующие древесные породы. В обоих примерах реальное положение оптимумов на шкале действия фактора различно для растений, испытывающих или не испытывающих биотические влияния. В связи с этим различают понятия об экологическом оптимуме вида (при отсутствии конкуренции) и о фитоценотическом (или биоце-

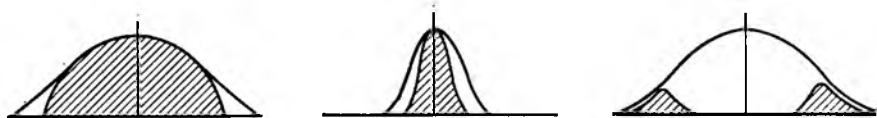


Рис. 200. Основные типы соотношения оптимумов: экологического (область, ограниченная кривой) и фитоценотического (заштрихованная часть) у высших растений (по Кнапп R., 1954)

нотическом) оптимуме, соответствующем реальной позиции вида в ценозе¹. Для определения фитоценотического оптимума чаще всего служат критерии популяционного и видового уровней: численность, продуктивность фитомассы, способность занять и удержать территорию.

Кроме положения оптимума различают пределы выносливости вида: экологический ареал (потенциальные пределы распространения вида, определяемые только его отношением к данному фактору) и реальный фитоценотический ареал.

У разных видов соотношение между экологическим и фитоценотическим ареалами и оптимумами может быть неодинаковым (рис. 200). Как правило, экологический ареал шире фитоценотического, поскольку при совместном существовании растений в сообществе конкурентные взаимоотношения между ними ограничивают возможность массового произрастания видов во всем диапазоне их экологического ареала. Местообитания, еще доступные тому или иному виду по его экологическим возможностям, нередко оказываются занятыми более конкурентоспособными сообитателями, в результате чего происходит сужение ареала вида, а иногда также и сужение или сдвиг экологического оптимума.

¹ В зарубежной литературе принято первый оптимум называть физиологическим, а второй — экологическим.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

О ПОНЯТИИ «ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА»

Как уже отмечалось в предыдущих главах, лишь причины методического характера побуждают экологов изучать и рассматривать влияние на растения отдельно взятых экологических факторов, а соответственно и выделять экологические типы растений по отношению к одному фактору (например, по отношению к влажности — гигрофиты, мезофиты, ксерофиты; по отношению к засоленности почвы — гликофиты, галофиты и т. д.). В действительности среда влияет на организмы как нераздельное целое, и адаптации вырабатываются у них ко всему комплексу факторов. Потребность типизировать растения по сходству их приспособлений к среде привела к возникновению понятия об основных группах растений, имеющих сходный облик в результате сходства путей приспособления. На первых порах такие группы выделяли по чисто внешним признакам. Так, в трудах древнегреческого естествоиспытателя и философа, «отца ботаники» Теофраста, все растения подразделяются на деревья, кустарники, полукустарники и травы. По мере расширения географического кругозора ботаников и накопления экологической информации о растениях все яснее оформлялась идея о сходных типах приспособления растений в сходных условиях. В 1806 г. известный ботаник, основоположник ботанической географии А. Гумбольдт, изучивший растительный мир разных континентов, предложил выделить 19 «основных форм» растений. Вот некоторые из них:

- | | |
|---------------------------------|----------------------------|
| 1. Форма пальм | 5. Форма лиан |
| 2. Форма бананов | 6. Форма лавровых деревьев |
| 3. Форма хвойных деревьев | 7. Форма злаковидная |
| 4. Форма кактусовидных растений | 8. Форма мхов |
| | 9. Форма орхидей |

Принцип выделения этих групп в основном физиономический: хотя они и названы по имени определенных таксонов, но далеко не всегда совпадают с ними (так, «форма лавровых деревьев» кроме лавра включает олеандры, магнолии и прочие жестколистные породы; «форма злаковидная» — злаки, осоки, ситники). Вместе с тем некоторые группы имеют определенное экологическое и географическое содержание: например, «форма хвойных деревьев» подразумевает приспособление к климату с холодной зимой, «форма кактусовидных растений» — к летней сухости, «форма лиан» — светолюбие, отсутствие собственной опоры, «форма орхидей» — эпифитный образ жизни и т. д.

Таким образом, «основные формы» растений А. Гумбольдта от-

ражали первую попытку выделить основные типы растений со сходным приспособлением ко всему комплексу факторов среды. В последующие годы число этих «форм» было одними авторами увеличено (до 54 Х. Гризебахом в 1872 г.), другими — уменьшено (до 11 А. Кернером в 1863 г.). Принцип их выделения оставался неопределенным. использовались и особенности роста, и морфология листовой пластинки, и принадлежность к определенной таксономической группе. Само разделение на группы скорее выражало идею о разнообразии растительного мира вообще, чем о путях приспособления к среде. Только с оформлением основных понятий экологии растений «основным формам» растений стали придавать экологическое содержание.

Один из основоположников экологии растений Е. Варминг ввел понятие о «жизненной форме» как совокупности приспособительных признаков. По его определению, это форма, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни. Современное определение этого понятия, более краткое и общее, имеется у А. П. Шенникова (1964). «Виды растений, сходные по форме и приспособлению к среде, объединяют в одну жизненную форму». Та же мысль по-иному выражена В. В. Алехиным (1944): «Жизненная форма — это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике».

Поскольку необходим какой-то критерий этого сходства, нужно выбрать определенные признаки, в наибольшей степени отражающие приспособление растений к среде. Очевидно, для этого непригодны так называемые «конституционные», или «организационные», признаки, закрепленные в генотипе и не подвергающиеся быстрому изменению под влиянием среды (характер листорасположения, число лепестков и других частей околоцветника и т. п.), поскольку они не изменяются под влиянием условий. Сравнительно мало экологической информации дают и такие признаки, которые унаследованы от предковых форм и отражают приспособление к прошлым, уже изменившимся условиям (например, вечнозеленость у некоторых травянистых и кустарничковых видов еловых лесов). Для определения жизненных форм наиболее применимы так называемые «приспособительные» признаки, пластичные и быстро реагирующие на изменение среды (форма роста, ритм сезонного развития, степень защищенности от неблагоприятных условий наиболее уязвимых частей, способность к вегетативному размножению и т. д.). Часто такие признаки бывают конвергентными, т. е. развиваются в сходной экологической среде у систематически отдаленных групп. Вот почему жизненные формы не совпадают с систематическими единицами (видами, родами, семействами). Но в экологии растений они являются своего рода единицами классификации. Подобно тому как в систематике принадлежность растений к одной и той же таксономической единице означает общий путь происхождения, в экологии отнесение к одной жизненной форме озна-

чает одинаковый путь приспособления растений к среде. В этом смысле некоторые авторы называют жизненные формы таксономическими единицами в экологии растений.

Систем жизненных форм предложено много, причем разные авторы используют для классификации различные признаки.

СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАУНКИЕРА

В качестве примера классификации жизненных форм рассмотрим систему датского ботаника Раункиера, давно и прочно вошедшую в обиход экологических и фитоценологических исследований. В основу ее положена идея о том, что сходные типы приспособлений растений к среде — это прежде всего сходные способы перенесения наиболее трудных условий (действительно, благоприятные условия в целом благоприятны для всех растений, если исключить случаи резкого сдвига экологических оптимумов в особых условиях, и не требуют особых приспособлений; адаптивные же изменения связаны в основном с преодолением условий, лежащих за пределами оптимальных). В областях с сезонной периодичностью климата такие трудные для растений условия наступают главным образом в осенне-зимний сезон, а в аридных областях — еще и в период летних засух. Значит, основное сходство приспособлений растений к среде должно заключаться в сходстве способов перенесения неблагоприятного периода года.

В качестве признака, выражающего приспособленность к перенесению неблагоприятного сезона, Раункиер использовал способ перезимовки почек возобновления, т. е. их положение в пространстве (относительно поверхности земли) и способ защиты. Этот признак, на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комплексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиономических.

Основные жизненные формы в системе Раункиера следующие (рис. 201).

Фанерофиты. Эта группа (см. рис. 201, 1) объединяет растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей. Сюда принадлежат главным образом деревья и кустарники. Раункиер весьма подробно подразделил эту группу, выделив 15 подтипов по признакам размеров (мега-, мезо-, микро- и нанофанерофиты), длительности жизни листьев (вечнозеленые и с опадающими листьями) и степени защищенности почек возобновления. Отдельно выделен подтип стеблесуккулентных фанерофитов (древесные кактусы, молочаи и др.). В группу фанерофитов отнесены также растения совсем иной морфологии и биологии, но подходящие под опре-

деление фанерофитов по пространственному положению почек возобновления (эпифиты, растущие на деревьях и кустарниках).

Удаленное от поверхности земли положение почек означает возможность их открытой перезимовки, без защиты снегом или иным покровом, предохраняющим от вымерзания. Действительно, фане-



Рис. 201. Жизненные формы (по Раункиеру):

1 — фанерофиты (тополь), 2 — хамефиты (черника), 3 — гемикриптофиты (лютик, одуванчик, злаки), 4 — геофиты (ветреница, тюльпан), 5 — терофиты (семя фасоли). Зимующие почки выделены черным цветом

рофиты — растения в основном мягкого климата, они наиболее обильны и разнообразны в тропических областях. Преобладание их в столь благоприятных условиях связано еще и с тем, что дерево — сравнительно неэкономная структура с точки зрения продуктивности фотосинтеза, поскольку оно имеет небольшую долю фотосинтезирующих тканей при большой массе механических и проводящих. Правда, эта жизненная форма достаточно представлена и в более суровых условиях (хвойные леса), но здесь ее видовое разнообразие весьма ограничено.

Жизненная форма фанерофитов (особенно крупных размеров) в гораздо большей степени, чем другие формы, обеспечивает средообразующую роль растений и господствующее положение видов в растительном сообществе.

Хамефиты (см. рис. 201, 2) — невысокие растения с почками возобновления на зимующих побегах, расположенных вблизи поверхности земли, реже — на поверхности). Положение почек на высоте не более 20—30 см над поверхностью почвы означает их зимовку под защитой снежного покрова (а в более теплых областях — частичное укрытие отмершими частями растений). Среди хамефитов есть кустарнички с вечнозелеными (брусника, вороника, линнея) или опадающими (черника, голубика) листьями, а также полукустарнички, у которых в неблагоприятный период отмирают

не только листья, но и части побегов; особенно много таких видов в средиземноморском климате, где отмирание части побегов происходит в засушливый период. К группе хамефитов относятся и некоторые травянистые растения, сохраняющие на зиму лежащие или приподнимающиеся побеги с почками на их концах и в пазухах отмерших листьев (например, звездчатка ланцетовидная — *Stellaria holostea*, барвинок — *Vinca minor* и др.). Хамефитами являются также растения-подушки, об эколого-морфологическом своеобразии которых уже было сказано выше (см. с. 86). Здесь лишь напомним, что для них характерны крайне ограниченный рост побегов в сочетании с усиленным ветвлением, приводящий к чрезвычайно плотному строению, и очень большая продолжительность жизни.

Гемикриптофиты (см. рис. 201, 3) — травянистые многолетники, у которых надземные органы (или их большая часть) в конце вегетации отмирают, а почки возобновления находятся на уровне почвы и защищены собственными отмершими листьями, лиственной подстилкой и снегом. Морфологически эта группа довольно разнообразна: у одних видов имеются несколько удаленные от основания воздушные побеги с почками, зимующие при благоприятных условиях, а также надземные или подземные столоны (группа протогемикриптофитов, по Раункиеру; например, крапива, чистец лесной — *Stachys sylvatica*, котовик — *Nepeta* и др.). У других листья (или большинство их) собраны в виде розетки у основания побега (одуванчик, росянка, примула). Первая группа довольно пластична и хорошо приспособлена к изменчивым метеорологическим условиям, как это видно по наблюдениям за перезимовкой растений в степях: в суровые зимы они сохраняют только почки, при мягкой зиме — еще и расположенные на разной высоте побеги с листьями. Розеточные гемикриптофиты, напротив, более консервативны, сохраняя на уровне почвы лишь одну-две почки. Обычно они зимуют под снежным покровом и хорошо выдерживают суровые зимы.

Гемикриптофиты распространены весьма широко, составляя значительную часть травянистых видов в луговых, степных, лесных растительных сообществах внетропических областей.

Криптофиты (рис. 201, 4). Группа объединяет растения, у которых почки возобновления располагаются под землей (у геофитов) или на дне водоемов (у гидрофитов)¹. Геофиты — травянистые многолетники, имеющие зимующие почки на подземных органах. Соответственно характеру подземных органов различают луковичные геофиты (тюльпаны, луки, пролески, гусиный лук и др.), клубневые (цикламен, хохлатка, чистяк, картофель, топиамбур и др.), корневищные (ландыш, кипрей, купена — *Polygonatum*, пырей ползучий — *Agropyron repens*), корневые (бодяк полевой — *Cirsium arvense*, вьюнок полевой — *Convolvulus arvensis*). Углубление в почву наиболее уязвимых частей растения — меристем, обе-

¹ В системе Раункиера группа криптофитов наряду с гидрофитами включает также жизненную форму гелофитов; в настоящей книге о гелофитах см. на с. 143.

специвающих продолжение развития, служит весьма эффективной защитой как от холодного, так и от засушливого периода. Этим объясняется широкое распространение геофитов в различных климатических условиях. Сюда относятся, в частности, многие лесные травянистые виды, а также весенние эфемероиды степей, пустынь, лиственных лесов (многолетники с коротким циклом вегетации и длительным летним покоем).

Отличительная адаптивная черта геофитов — запасание значительных количеств питательных веществ в подземных органах, что дает возможность быстро возобновить развитие весной, а для эфемероидов — возможность стремительного роста и начала цветения в очень ранние сроки, когда температурные условия для фотосинтеза еще мало благоприятны. Эта физиологическая адаптация, обеспечивающая занятие влажной весенней экологической ниши, так же важна для геофитов в засушливых районах, как и подземное положение почки возобновления.

Интересно отметить, каким путем у растений, первоначально прорастающих из семян близ поверхности почвы, через несколько лет почка возобновления оказывается на довольно значительной глубине. У многих геофитов развиваются специальные утолщенные контрактильные корни (см. рис. 70), которые, высыхая, сокращаются в поперечном направлении и постепенно, год за годом, втягивают луковицу или клубень в почву.

Гидрофиты — водные растения с плавающими или погруженными листьями, отмирающими на зиму; почки возобновления зимуют на дне водоема, на многолетних корневищах (кувшинки, кубышки) или в виде турионов, опускающихся на дно осенью и всплывающих к весне (водокрас, ряска, рдесты и др.). Благодаря постоянству зимних температур в придонном слое воды почки гидрофитов зимуют в еще более защищенных условиях, чем почки геофитов.

Терофиты (рис. 201, 5). К этой группе относят монокарпические растения, переживающие неблагоприятный период (холодную зиму или засушливое лето) в виде семян или спор. Важнейшая адаптивная черта этой жизненной формы — способность быстро (часто в очень сжатые сроки — несколько недель) проходить годичный цикл развития от семени до семени, используя благоприятные сезонные экологические ниши, иногда весьма кратковременные. Во многих отношениях семена (споры) представляют наиболее надежный способ переживания неблагоприятного сезона, поскольку они снабжены защитой как морфологической (плотные наружные покровы), так и физиологической (состояние покоя, исключающее возможность несвоевременного прорастания даже при случайном кратковременном возврате благоприятных условий). Но однолетний цикл развития имеет и свои недостатки: ограниченную продуктивность, а потому и невозможность для растения достигнуть больших размеров, заметно воздействовать на среду и быть конкурентноспособным.

Терофиты довольно скромно представлены в областях умеренного и холодного климатов, но весьма разнообразны в аридных зонах. К ним принадлежат, например, степные и пустынные весенние эфемеры, заканчивающие цикл развития до наступления знойного лета. У некоторых степных видов (рогозавник серпорогий — *Ceratocephalus falcatus*, веснянка весенняя — *Erophila verna*, вероника весенняя — *Veronica verna*) вегетация длится всего несколько недель. Столь же непродолжительна жизнь многих пустынных эфемеров. Следует заметить, что в ряде случаев отнесение пустынных терофитов к группе эфемеров довольно условно, поскольку при достаточном количестве тепла и осадков вегетация у них начинается гораздо раньше наступления весны — зимой или даже осенью — и длится, таким образом, несколько (иногда до 8—9) месяцев. Название «эфемеры», традиционно сохраняемое, например, в применении ко многим зимневегетирующим однолетникам среднеазиатских пустынь, означает здесь лишь очень раннее по календарным срокам (в конце весны) окончание вегетации, сдвинутой по отношению к обычным срокам развития растений умеренных широт.

Эфемеры известны не только в аридных, но и в достаточно увлажненных районах, где они встречаются в местообитаниях с очень кратким периодом, благоприятным для вегетации. Так, в нижнем течении Амура на берегах, в течение года неоднократно затопляемых паводками, в межпаводковые периоды развивается своеобразная группа эфемеров (более 100 видов), у которых весь жизненный цикл укладывается в 4—6 недель.

По характеру сезонных циклов группа терофитов довольно неоднородна. Она включает однолетники незимующие, или «яровые» (т. е. дающие всходы весной), зимующие, или «озимые» (всходы осенью), а также монокарпические двулетники. У некоторых видов продолжительность цикла развития меняется в разных условиях. Например, мятлик *Poa annua*, однолетний или двулетний в большинстве районов своего обширного ареала, становится многолетником в высокогорьях Пиренеев, но снова двулетником там же, в долинах. Некоторые арктические растения — ложечная трава (*Cochlearia arctica*), проломник северный (*Androsace septentrionalis*) — в южной части ареала являются двулетними, а в северной — многолетними монокарпиками. Есть травянистые виды, которые в зависимости от условий могут быть то многолетними гемикриптофитами, то двулетниками, то однолетниками. Интересна группа терофитов, способных в течение одного вегетационного сезона давать две-три генерации подряд благодаря прорастанию только что созревших семян (без периода покоя). Таковы мокрица — *Stellaria media*, пастушья сумка — *Capsella bursa pastoris* и др.

Все эти особенности и отклонения ритмики привели некоторых авторов к мысли о том, что терофиты — группа еще не совсем стабильная. По-видимому, это может быть связано с ее относительной молодостью как жизненной формы. Другое, не менее выразительное свидетельство ее молодости — полное отсутствие терофитов среди голосеменных.

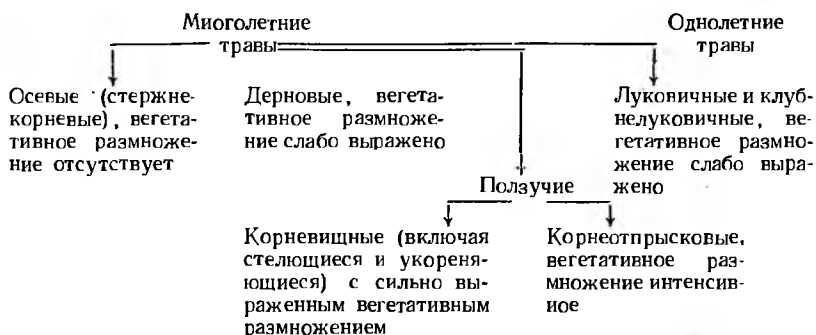
Система жизненных форм Раункиера не универсальна. Например, в тропиках типизация жизненных форм растений, естественно, должна быть основана на иных признаках, чем в умеренных широтах. В тропических областях отсутствуют сезонные понижения температур, от которых требовалось бы защищать почки возобновления: температура в течение года настолько постоянна, что ее годовые колебания, как правило, не превышают суточных. Однако в отдельных районах тропиков имеются неблагоприятные для растений сезоны (называемые некоторыми авторами «экологической зимой»): например, перерыв вегетации из-за недостатка влаги в сухой и жаркий период; остановка развития при периодическом затоплении лесов в аллювиальных долинах, когда многие деревья теряют листья, и т. д. В связи с этим многие фитогеографы используют систему Раункиера и для тропической растительности, однако вносят в нее разнообразные изменения и дополнения, в основном отражающие особенности морфологии (в том числе величину растений, форму роста, форму кроны, строение листьев и т. д.), а также сезонную периодичность (вечнозеленость или разные типы листопадности). Так, среди деревьев (фанерофитов) тропических лесов различают: деревья с досковидными корнями, деревья с лианоидным стволом, полуэпифитные деревья, пальмы и др. Пример довольно дробного выделения жизненных форм в пределах одной систематической группы представляет разделение пальм на одноствольные, дихотомически разветвленные, бесстебельные пальмы — геофиты, лазающие пальмы (ротанги) и др.

В тропических дождевых лесах есть своеобразные жизненные формы, отсутствующие в умеренных широтах, например гигантские травянистые многолетники, которые, по Раункиеру, должны быть отнесены к «травянистым фанерофитам», так как их почки возобновления находятся довольно высоко над землей. Корневища у таких трав служат только функции вегетативного размножения, так как нет необходимости переживать неблагоприятные периоды. Очень велик и своеобразен здесь и набор эпифитных жизненных форм.

В высокогорьях тропических областей Африки описаны жизненные формы, также не укладывающиеся в рамки системы Раункиера, например гигантские розеточные «деревья», у которых практически нет покоящихся почек; крупные бесстебельные розеточные растения и др. Неблагоприятные периоды здесь определяются не столько сезонными, сколько суточными ритмами температур (ночные заморозки), к которым у растений вырабатываются своеобразные адаптации (см. рис. 63).

Для растительности умеренных областей, в связи с конкретными задачами исследований растительного покрова, были предложены различные системы жизненных форм применительно к отдельным группам растений и типам растительности. В 1915 г. Г. Н. Высоцким разработана система для степных сообществ юга России.

Впоследствии она была развита и дополнена Л. И. Казакевичем (1922) и до сих пор широко применяется при анализе растительных сообществ, составленных травянистыми многолетниками. За основу выделения жизненных форм авторы взяли способ вегетативного размножения и расселения растений, в связи с чем большое внимание уделено строению их подземных органов. В основных чертах система жизненных форм, по Высоцкому — Казакевичу, выглядит следующим образом:



Исследуя растительность Саратовской области, Л. И. Казакевич на большом материале показал экологическую приуроченность жизненных форм травянистых многолетников: например, преобладание стержнекорневых растений на меловых обнажениях и в сухих степях, корневищных — в лесах и т. д.

Эта система послужила основанием для более детализированной и усовершенствованной системы жизненных форм степных растений, предложенной в 1955 г. М. С. Шалытом и основанной на таких разнообразных признаках, как продолжительность жизни, форма роста, количество плодоношений, способ вегетативного размножения, строение корневой системы и др. Группа многолетников разделена на монокарпики и поликарпики. Среди трав-поликарпиков различаются длительновегетирующие и коротковегетирующие (весенние, летние и осенние); при дальнейшем подразделении выделяются группы жизненных форм по характеру роста (осевые, дернистые, ползучие) и строению подземных частей.

Следует еще упомянуть о системе жизненных форм луговых растений, предложенной В. Р. Вильямсом (1922). Из ее разделов в ботанический обиход вошло деление злаков по типу кущения (корневищные, рыхлокустовые, плотнокустовые), отражающее не только морфологические черты растений, но и особенности почвенной среды, к которой они приурочены. Так, уменьшение доли корневищных злаков и увеличение плотнокустовых обычно связано с уплотнением почвы и ухудшением ее аэрации.

На эколого-морфологическом принципе построена система И. Г. Серебрякова (1962, 1964), разработанная в основном для древесных и кустарниковых форм. Он определяет жизненную фор-

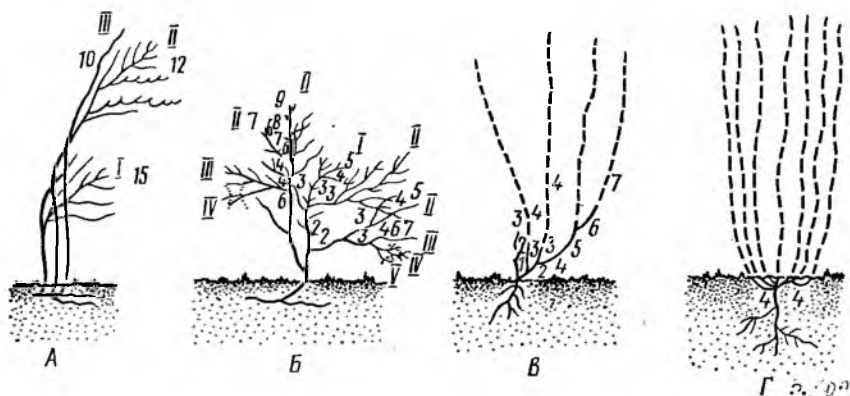


Рис. 202. Нарастание и длительность жизни скелетных осей у различных жизненных форм (по Серебряковой Т. И., 1972). А — кустарник; Б — кустарничек; В — полукустарничек; Г — многолетняя трава.

Точками и пунктиром обозначены отмирающие части побегов. Римские цифры — основные структурные оси, арабские — годовичные приросты

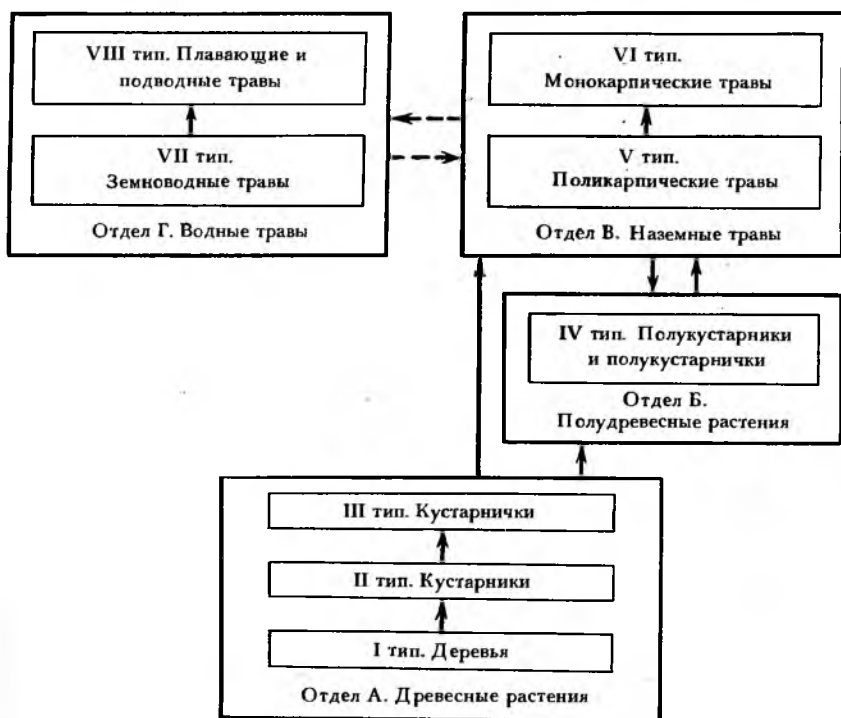


Рис. 203. Соотношение отделов и типов жизненных форм покрытосеменных растений (по Серебрякову И. Г., 1962)

му как своеобразный общий облик (габитус) группы растений (включая их надземные и подземные органы — подземные побеги и корневые системы). Этот габитус возникает в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды. Он выражает приспособленность к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания, пространственному расселению и закреплению территории.

И. Г. Серебряков особо подчеркивает, что жизненная форма — категория морфологическая. Если приспособления к одному фактору среды у экологических типов — ксерофитов, мезофитов, галофитов и т. д. — не обязательно отражаются на внешнем облике (могут идти по пути внутренних, физиологических адаптаций), то приспособленность ко всему комплексу факторов достигается изменением роста (его интенсивности, направления, продолжительности) и развития растений, а также длительности жизни вегетативных органов (рис. 202). Понятно, что в первую очередь это отражается на внешнем облике и особенностях морфологии растения.

Классификация жизненных форм И. Г. Серебрякова подробно разработана для древесных, кустарниковых и кустарничковых растений. В ней выделен ряд подразделений по принципу соподчинения (рис. 203). Более крупные (отделы) делятся на меньшие (типы), которые в свою очередь включают более мелкие подразделения. Отделы и типы выделены по характеру структуры и длительности жизни надземных скелетных осей; дальнейшая детализация идет по признакам формы роста, строения надземных и подземных органов, вегетативного размножения и т. д. Так, отдел «Древесные растения» включает виды, которые имеют возвышающиеся над уровнем почвы многолетние скелетные оси, в большей или меньшей степени одревесневшие: тип «деревья» с многолетним (десяtkи и сотни лет) стволом высотой от 3—5 до 150 м; тип «кустарники», имеющие несколько (или много) надземных скелетных осей с длительностью жизни 10—20 лет и высотой от 1 до 5—6 м; тип «кустарнички», у которого имеется значительное количество ветвящихся скелетных осей, связанных друг с другом надземно или подземно и последовательно сменяющихся в течение онтогенеза; длительность их жизни не превышает 5—10 лет, а высота — от 5 до 50—60 см. Дальнейшее подразделение можно проиллюстрировать на примере деревьев (рис. 204, 205). Столь же подробно разработана классификация жизненных форм и в других крупных разделах системы Серебрякова.

Некоторые авторы в понятие приспособленности жизненных форм к среде включают и позицию растения в растительном сообществе: так, по определению Б. А. Тихомирова (1963), под жизненной формой в широком смысле следует понимать форму уживаемости растений, их сосуществования со своими соседями и окружающей средой. Г. М. Зозулиным (1959) разработана система жизненных форм на основе сходства приспособлений для удержания растительной особью площади питания и распространения по ней.

Кроме систем жизненных форм общего значения известны и

более локальные, разработанные применительно к определенному региону или типу растительности. В этих случаях они обычно отличаются большой подробностью и используют весьма тонкие детали строения и образа жизни растений. Так, в еловых лесах таежной зоны СССР В. Н. Сукачев (1928), учитывая внешний облик,

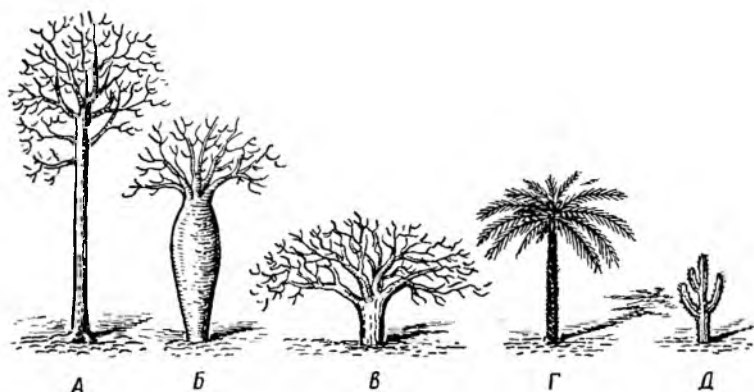


Рис. 204. Разнообразие жизненной формы «дерево» (по Серебряковой Т. И., 1972). А — лесное дерево обычного типа; Б — саванное дерево с водозапасающим стволом («бутылочное»); В — саванное дерево с зонтиковидной кроной; Г — розеточное дерево (пальма); Д — суккулентно-стеблевое дерево (кактус)

способ питания, листопадность или вечнозеленость, теневыносливость и другие признаки, различает следующие группы жизненных форм: теневыносливые микотрофные хвойные (ель, пихта); длиннокорневищные микотрофные травянистые растения теневого типа; длиннокорневищные травянистые микотрофы с листьями брусничного типа; злаковидные зимнезеленые растения теневого типа; теневые травы с клейстогамными цветками; вечнозеленые иглолистные микотрофные травы; зимнезеленые микотрофные кустарнички; летнезеленые кустарнички; полусапрофиты; сапрофиты; полупаразиты.

Нельзя не заметить, что почти во всех этих системах (а также во многих других, не упоминаемых здесь) в качестве критерия приспособленности растения к среде в первую очередь рассматриваются признаки структуры (почему иногда и само понятие жизненной формы определяют как «структурный тип растений»). Между тем приспособление растения к среде идет не только путем выработки соответствующих особенностей структуры, но включает и адаптивные изменения физиологических процессов, химического состава растения, сезонных ритмов развития и т. д. Предпочтение структурным признакам в выделении жизненных форм отдается отчасти из-за сравнительной легкости их наблюдения, отчасти потому, что информации об эколого-физиологических особенностях растений в естественных условиях очень мало.

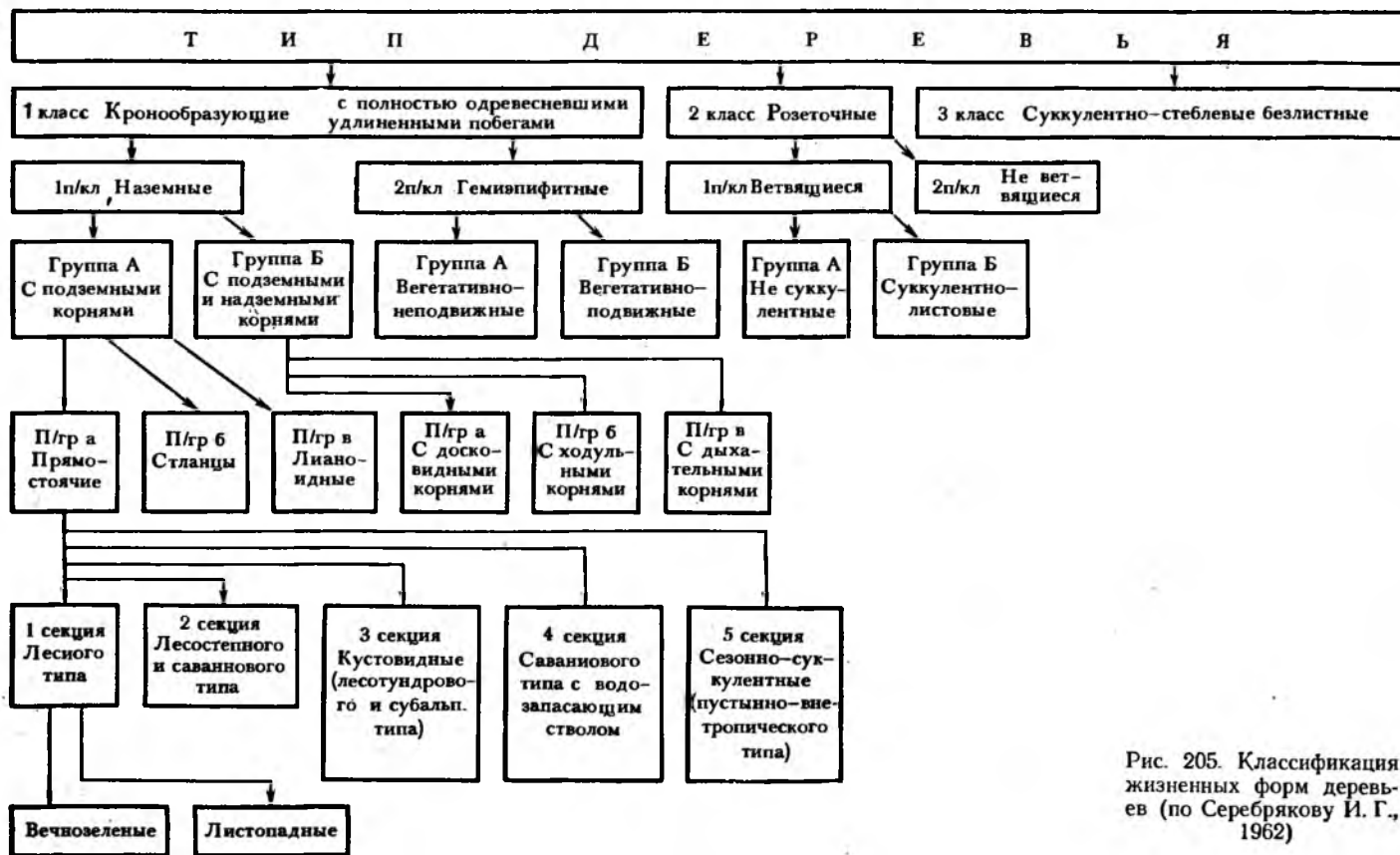


Рис. 205. Классификация жизненных форм деревьев (по Серебрякову И. Г., 1962)

В последние годы советскими геоботаниками (Е. М. Лавренко, В. М. Свешниковой) предложено понятие об «экобиоморфах» — типах растений, установленных не только по структурным особенностям, но и по тем эколого-физиологическим свойствам, которые показывают отношение растений к ведущим факторам среды. Для того чтобы установить и охарактеризовать эти типы, требуется всестороннее изучение жизни растений как в естественных условиях, так и в искусственно созданных (питомники, камеры искусственного климата). Программа исследований экобиоморф, предложенная авторами, включает характеристику развития растения в онтогенезе (рост, динамика побегообразования и т. д.), анатомии листа и корня, опыления, образования и распространения семян; сезонной и суточной динамики фотосинтеза, дыхания, основных показателей водного режима, минерального питания; устойчивости к экстремальным факторам; наконец, характеристику изменчивости эколого-физиологических свойств у растений из разных частей ареала вида. Должны быть также исследованы консортивные связи растений в сообществе с другими растениями и животными. Ясно, что столь обширная и трудоемкая программа под силу лишь большому и хорошо организованному коллективу, состоящему из специалистов разных профилей. Поэтому в качестве объектов исследований следует, по предложению авторов, выбирать лишь немногие наиболее важные виды — эдификаторы — зональных типов растительности. Полученная информация дает «синтетическое представление о растении как целостном организме» и возможность охарактеризовать жизненные формы как «типичные адаптационные системы на организменном уровне» (Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова, 1966).

Первые по программе, близкой к предложенной, в конце 60-х — начале 70-х годов Ботаническим и Зоологическим институтами АН СССР было проведено исследование ксерофильных микротермных дерновинных степных злаков (несколько видов ковыля, типчак и др.).

В зарубежной ботанике сходные идеи нашли выражение в понятии ценотипов¹ (Дансбро) — групп растений (или животных), имеющих одинаковый габитус, жизненный цикл, периодичность и сходный обмен веществ. Характеристика ценотипов должна включать: размеры растения и его отдельных частей (форму и строение листьев); фенологию; физиологические показатели; распространение зачатков; а также ряд признаков, по которым можно оценить степень участия растения в круговороте веществ экосистемы (интенсивность накопления органических веществ, их отчуждения и повторного вовлечения в круговорот).

Использование многочисленных и разносторонних признаков жизнедеятельности растений для типизации их отношения к среде связано с огромной затратой труда. Но есть и еще одно затруднение: в этом случае очень нелегко наметить группы, совпадаю-

¹ В СССР термин ценотип употребляется в другом смысле (см. с. 333).

щие по всем признакам, — приходится прибегать к весьма дробному выделению групп. Не случайно некоторые авторы приходят к мысли, что «каждый вид представляет неповторимую систему эколого-биологических приспособлений и может рассматриваться как отдельная жизненная форма» (В. Н. Голубев, 1968, с. 1092). Ясно, что в таком случае исчезает сама идея жизненной формы как типовой категории.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ У СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

В связи с разнообразием условий обитания, внешнего облика и приспособления к среде делаются попытки установления жизненных форм не только у цветковых растений, но и у споровых. При этом за основу нередко берут систему Раункиера, а там, где нет соответствующих аналогий в структурах растений, пытаются использовать сходный принцип (приспособление к переживанию неблагоприятных периодов).

Для мхов выделяют жизненные формы, в основном морфологически сходные с формами цветковых растений. Примером может служить группа бриохамефитов с дальнейшим подразделением по форме роста (дернистые, ползучие и т. д.).

У лишайников различить жизненные формы по общепринятым принципам довольно трудно. Их выделяют в основном по формам роста слоевищ (т. е. по признакам морфологическим), но, кроме того, и по образу жизни, главным образом в связи с характером субстрата и прикреплением к нему. Различают жизненные формы кочующие (лишайники степей и пустынь, например известная «лишайниковая манна»), приросшие к субстрату, укоренившиеся, погруженные в субстрат (камень, древесину). В других системах к этим группам добавляют водные лишайники (включая и амфибии), лишайники, живущие в насыщенно-влажной атмосфере (например, эпифиты из рода *Usnea*). Иногда используются чисто внешние, физиономические аналогии с жизненными формами Раункиера: так, некоторые авторы различают формы «лишайников-хамефитов», лишь внешне сходные с хамефитами — цветковыми кустарничками.

Глубокую эколого-биологическую характеристику жизненных форм лишайников затрудняют такие особенности этих растений, как отсутствие у них сезонности в проявлениях жизнедеятельности, а также четкого соответствия между формой и экологическими особенностями.

Выделение жизненных форм у грибов встречает ряд трудностей из-за сложных жизненных циклов и разнообразия форм роста одного и того же вида в различных условиях. Так, вешенка — *Pleurotus ostreatus* на вертикальных стволах деревьев образует половинчатые или языковидные шляпки, а на пнях и лежащих стволах — шляпки с цельной ножкой. Нередко форма роста гриба неодинакова на разных стадиях развития вида; в этих случаях их также пришлось бы отнести к разным жизненным формам. Для грибов

предложено несколько систем жизненных форм. В одной из них они выделяются по принципу биолого-морфологическому, на основании расположения плодовых тел по отношению к субстрату (подземные грибы, наземные, живущие на стоящих деревьях, на травах и т. д.) с дальнейшим подразделением по форме (клубневидные, шаровидные, шляпочные, шляпконожковые и др.). В другой — наряду с морфологическими признаками (размер, форма, окраска плодовых тел) использованы и различия в переживании периода покоя: наличие или отсутствие покоящихся структур, а также особенности цикла развития. Некоторые авторы подчеркивают, что для грибов, как организмов гетеротрофных, при типизации жизненных форм особо важны признаки приспособления к субстрату. Свойства субстрата (например, живое дерево или мертвое) при выделении жизненных форм грибов должны быть учтены в такой же степени, как и признаки самого гриба.

Для морских водорослей — растений, живущих в весьма своеобразной среде, — при различении жизненных форм наряду с общими принципами системы Раункиера используют черты приспособления к специфическим особенностям морских условий. Здесь переживание неблагоприятных условий связано с развитием таких структурных признаков, как, например, размеры и форма слоевищ (что дает возможность противостоять гидродинамическому действию воды, особенно при осенне-зимних штормах), большое содержание извести (противодействие истирающему действию льда), наличие микроскопических и особенно эндолитических (развивающихся внутри субстрата) стадий, хорошо защищенных от неблагоприятных условий. Вместе с тем при выделении жизненных форм морских водорослей используют и признаки формы роста талломов (шнуровидные, кустистые, пластинчатые, шаровидные и др.). Специальная система жизненных форм предложена для морских диатомовых водорослей, среди которых по местообитанию и образу жизни различают планктонные (свободноплавающие) и бентосные (донные, прикрепленные или свободные, но обязательно связанные с субстратом); последние обычно имеют толстостенный панцирь, защищающий от ударов о субстрат при перекатах, крупные хроматофоры с большим содержанием пигментов. Внутри этих групп выделяют водоросли прибрежных и глубоководных зон. У первых в цикле развития имеется стадия покоя (спорообразования) в связи с резкими изменениями среды, вторые обычно не образуют покоящихся спор, так как условия в океанических областях более однообразны и постоянны. Более дробное подразделение групп жизненных форм диатомовых основано на признаках подвижного или неподвижного образа жизни; одиночного или колониального.

Среди почвенных водорослей жизненные формы выделяют по структурным и физиологическим особенностям отдельных клеток (у одноклеточных форм) и всего таллома (у колониальных), образу жизни и предпочитаемым экологическим условиям. Так, одну из жизненных форм составляют колониальные синезеленые водоросли с наземными талломами, засухоустойчивые и световыносливые

(пойкилоксерофиты); другую — одноклеточные зеленые водоросли, живущие среди почвенных частиц, теневыносливые, но не выносящие засухи и экстремальных температур; третью — эфемерные подвижные диатомовые водоросли, живущие в самых поверхностных слоях влажной почвы и способные к очень быстрому развитию; есть и ряд других форм.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ В БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ

Поскольку жизненные формы Раункиера отражают типы приспособления к неблагоприятным климатическим влияниям, их количественное соотношение во флоре того или иного района земного шара отражает биологически важные особенности климата и может служить его своеобразным индикатором. В одной из своих работ Раункиер по преобладанию той или иной жизненной формы выделял следующие ярко выраженные типы климатов: 1) «климат фанерофитов» — в тропической зоне с обилием тепла и осадков; 2) «климат терофитов» — в областях субтропической зоны с зимними дождями; 3) «климат гемикриптофитов» — в большей части умеренной и холодной зон; 4) «климат хамефитов» — в холодной зоне.

Процентное соотношение разных жизненных форм, выраженное в виде таблицы или диаграммы, называется, по Раункиеру, «биологическим спектром жизненных форм». Сравнение таких спектров для влажного тропического леса и листопадного леса умеренных широт (рис. 206) показывает, что в первом, в связи с отсутствием неблагоприятных сезонов, резко преобладают фанерофиты; во втором, при хорошо выраженной сезонности климата, фанерофиты занимают более скромное место, а наиболее многочисленны гемикриптофиты и геофиты, зимующие в хорошо защищенных условиях.

Такое сравнение само по себе достаточно показательно, но, кроме того, для эталона Раункиер предложил использовать «нормальный» биологический спектр земного шара, составленный по любой случайной (но достаточно большой — не менее 1000 видов) выборке из списка флоры земного шара. Он включает: фанерофитов — 43%, хамефитов — 9, гемикриптофитов — 27, геофитов — 4, гидрофитов — 1, терофитов — 13%. Отдельно рассматриваемая группа эпифитов составляет 3%.

Для сравнительного ботанико-географического анализа

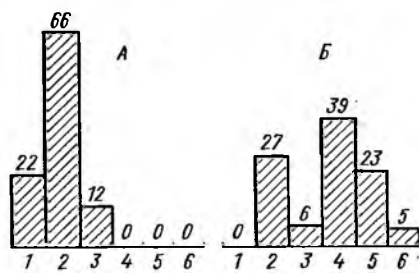


Рис. 206. Биологический спектр лесов (по Раункиеру). А — дождевой тропический лес; Б — листопадный лес умеренных широт:

1 — эпифиты, 2 — фанерофиты, 3 — хамефиты, 4 — гемикриптофиты, 5 — геофиты, 6 — терофиты. Цифры над колонками — проценты видов соответствующих групп во флоре

можно также использовать не полные биологические спектры жизненных форм, а лишь показатели, отражающие участие во флоре той или иной формы (обычно наиболее экологически выразительной). Так, процент травянистых видов (т. е. имеющих достаточно защищенные почки), как видно в табл. 20, весьма высок в северных или гористых (Швейцария) странах по сравнению с областями более мягкого климата, и особенно тропическими. Другой пример: показателем степени аридности климата той или иной территории может быть процент терофитов во флоре (это в основном эфемерные формы, заканчивающие вегетацию до наступления жары и засухи). Это хорошо иллюстрируется следующим примером: во флоре Прованса (юг Франции) терофитов 29%, в семиаридных областях Марокко (Сев. Африка) — 56, там же, в аридных районах на границе с Сахарой — от 75 до 91%.

Для биологически значимых особенностей климата весьма показательно участие определенных жизненных форм не только во всей флоре сравниваемых стран, но даже и в ее частях — отдельных семействах растений (табл. 21). Обращает внимание малый процент трав (а значит, обилие древесных и кустарниковых форм) в тропических областях даже в таких семействах, как сложноцветные или

Таблица 20 Доля травянистых видов во флорах некоторых стран и областей (по Синноту Ф. У. и Бейли Дж. У., 1914, Алехину В. В., 1950)

Умеренные области		Тропические области	
Страна или область	% травянистых видов	Страна или область	% травянистых видов
СССР ¹	87	Индия	42
Франция	89	Страны тропической Африки	42
США, северные штаты	78	О. Шри-Ланка	37
США, южные штаты	74	Малайский полуостров	17
Норвегия	87	О. Ява	27
Швейцария	91	Долина Амазонки	12

¹ По «Флоре СССР» (первые 24 тома).

Таблица 21. Доля травянистых видов в некоторых семействах высших растений (по Синноту Ф. У. и Бейли Дж. У., 1914)

Семейство	% травянистых видов			
	северная умеренная зона	Бразилия	Индия	страны тропической Африки
Сложноцветные	100	79	44	84
Молочайные	95	39	91	80
Фиалковые	100	6	52	18
Бобовые	90	22	38	41
Вербеновые	100	20	4	7
Вьюнковые	100	42	52	65

фиалковые (полностью «травянистые» в наших умеренных широтах).

Биологические спектры жизненных форм отражают не только общие черты климата при сравнении крупных географических регионов, но и более частные особенности условий и образа жизни растений в разных типах растительности в пределах одного района. Показательно преобладание хамефитов, приспособленных к суровым условиям, в хвойных лесах, гемикриптофитов — на лугах и в листопадных лесах (табл. 22).

Таблица 22. Биологические спектры жизненных форм в разных типах растительного покрова Ленинградской и смежных областей (по Сенияниновой-Корчагиной М. В., 1949)

Растительность	Жизненные формы, % видов				
	фанеро-фиты	хамефиты	гемикриптофиты	криптофиты	терофиты
Хвойные леса	24	26	32	17	1
Дубовые леса (или с примесью дуба)	26	4	56	13	1
Луга	—	1	73	23	3
Травяные болота	—	—	47	53	—
Сфагновые болота	6	49	31	13	1

Есть примеры достаточно четкого различия спектров жизненных форм даже в пределах небольших участков, но в разных экологических нишах: так, по берегам каналов в Истрии (север Югославии) на откосах северной экспозиции гемикриптофиты составляют 65%, терофиты 19%, а на более прогреваемых и сухих откосах южной экспозиции — соответственно 25 и 57%.

В литературе нередко указывают и на известную ограниченность применения спектров жизненных форм для ботанико-географического анализа. Так, по-видимому, индикаторное значение спектров ограничено для флористически «молодых», недавно сформировавшихся ценозов (например, верховых болот), где «растения-пришельцы» еще не успели выработать специфических для данных условий приспособлений. Далее, доля той или иной жизненной формы во флоре (т. е. списке видов, куда входят все виды, в том числе редкие и малочисленные) еще не отражает ее позиции в растительном покрове. Это бывает, например, в тех случаях, когда жизненная форма представлена небольшим процентом видов, но эти виды являются основными «строителями» растительного покрова как по числу и массе особей, так и по средообразующей роли (как фанерофиты в хвойных лесах). Кроме того, есть области, флористически богатые и бедные, и в последнем случае даже при доминировании в растительном покрове какой-либо жизненной формы она может быть представлена в биологическом спектре совсем небольшим числом видов.

Указанные причины (и другие) приводят к тому, что для некоторых климатически вполне аналогичных областей земного шара получены весьма различные спектры, например для Италии, Ю. Африки, Ю. Австралии. Поэтому к методу Раункиера предложены поправки, учитывающие не только наличие в определенном районе видов, представляющих ту или иную жизненную форму, но и их роль в растительном покрове, обилие особей, занимаемую территорию и другие показатели. Такой «спектр доминирования» жизненных форм, составленный с учетом этих моментов, более показателен для оценки биоклиматических особенностей района, чем традиционный «биологический спектр» Раункиера. На рис. 207 показано, что в сосновом лесу травянистые жизненные формы, хотя и преобладают по проценту видов, в растительном сообществе играют подчиненную роль. В тропическом лесу в «спектре доминирования» несколько снижается роль фанерофитов (видов много, но каждый вид немногочислен по числу особей) и заметно возрастает роль хамефитов, представленных обширными популяциями.

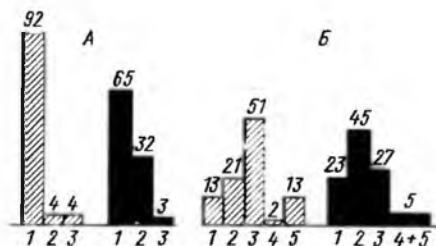


Рис. 207. Сравнение биологических спектров Раункиера (заштрихованные колонки) и спектров доминирования жизненных форм (по Emberger L., 1966). А — тропический лес (Берег Слоновой Кости); Б — сосновый лес (Франция).

Жизненные формы: 1 — фанерофиты, 2 — хамефиты, 3 — гемикриптофиты, 4 — геофиты, 5 — терофиты. Цифры над колонками — проценты видов во флоре

Еще более информативным было бы составление «спектров доминирования» жизненных форм отдельно по разным ярусам растительных сообществ (иначе, например в хвойном лесу, трудно сопоставить по одной и той же шкале фитоценотическую роль сосны и напочвенных кустарничков).

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Какие из жизненных форм наиболее древние и исходные, а какие возникли сравнительно недавно? По мнению Раункиера, первичной формой, по-видимому, следует считать ту, которая соответствовала климату в эпоху возникновения цветковых растений, т. е. теплому, влажному и сезонно равномерному. Очевидно, это должна быть форма с побегами, рост которых ничто не тормозит и которые достигают большой высоты над поверхностью почвы, — форма деревьев и кустарников. По мере ухудшения климата — появления сухого или холодного периода года — уменьшался рост побегов, вырабатывалась низкорослость (хамефиты), почки приобретали защиту на поверхности земли (гемикриптофиты) или углублялись (криптофиты), сокращался жизненный цикл (терофиты).

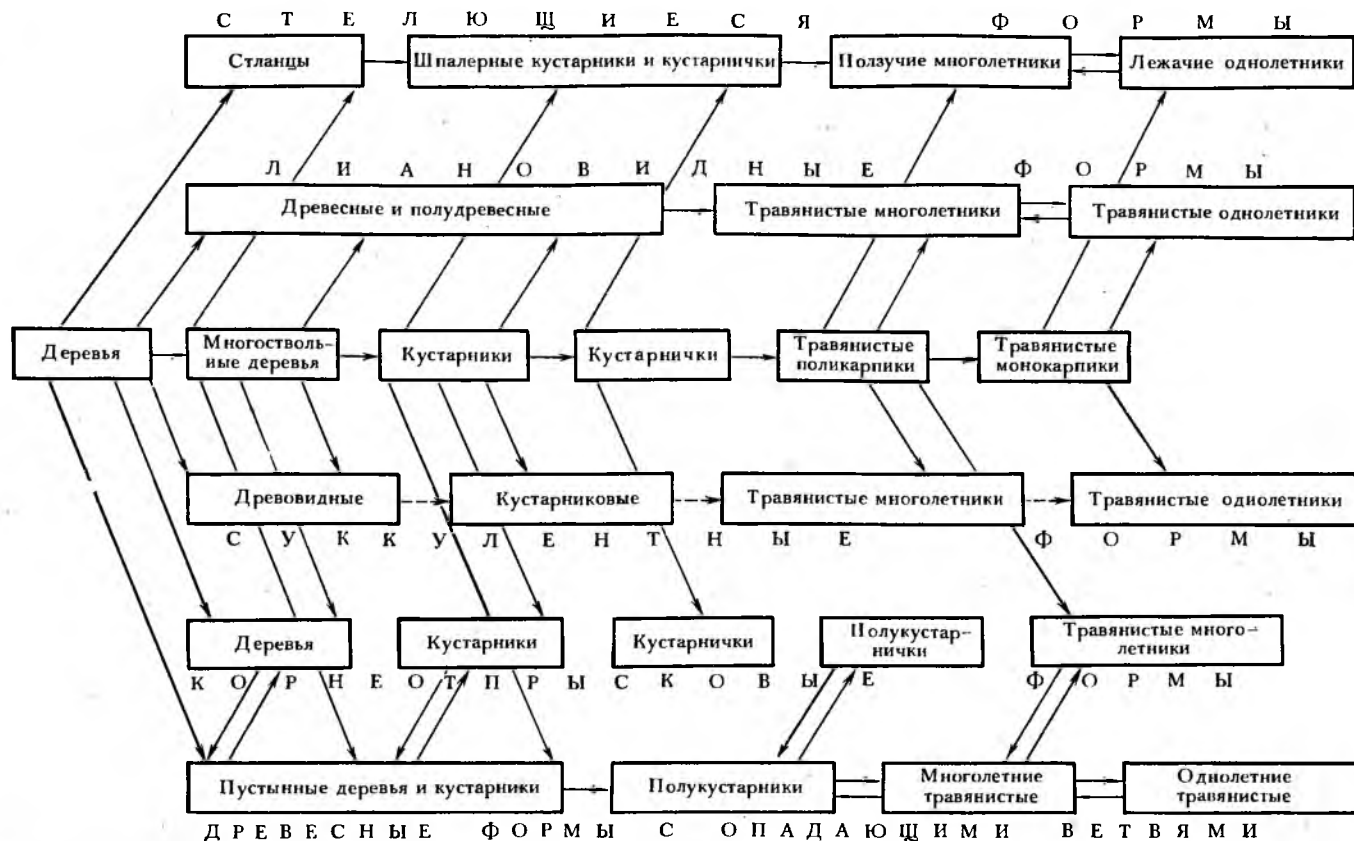


Рис. 208. Обобщенная схема филогенетических отношений основных групп жизненных форм покрытосеменных (по Серебрякову И. Г., 1955)

В настоящее время концепция этого основного направления эволюции жизненных форм — переход от древесных форм к травянистым и от многолетних трав к однолетним — принята большинством ботаников и хорошо аргументирована данными сравнительной анатомии, морфологии, палеоботаники, ботанической географии. Общая схема эволюции жизненных форм представлена на рис. 208. Ос-

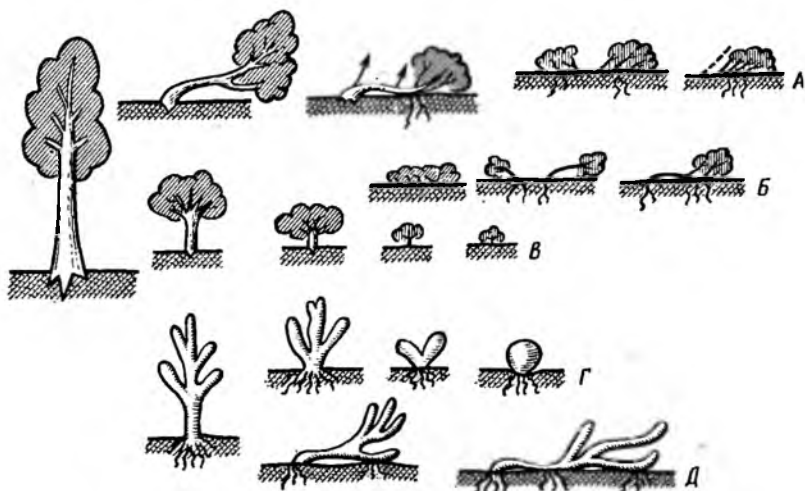


Рис. 209. Эволюционные изменения древесной формы роста (по Хохрякову А. П., 1973). В криофильных условиях: А и Б — образование стлаников и подушек; В — нанизм. В ксерофильных условиях: Г и Д — образование суккулентных и кустарниковых форм

новная линия эволюции хорошо прослеживается в пределах отдельных семейств и родов, например в роде *Potentilla* (переходы от кустарников к длиннокорневищным многолетникам), в роде *Rubus* (от корнеотпрысковых кустарников к травам) и т. д. Очевидно, конкретные пути эволюции жизненных форм в пределах основной линии были многообразны в разных климатических зонах и в разные исторические периоды. Так, по мнению ряда авторов, эволюция древесных форм, по-видимому, шла вначале по линии увеличения размеров, а затем уже под влиянием ухудшения климата во внутритропических областях по линии уменьшения размеров и перехода к недревесневающим надземным частям (рис. 209). В особых условиях могли иметь место и «обратные повороты»: так, в роде *Artemisia* по мере аридизации климата совершался переход от лесных мезофильных многолетних трав к ксерофильным полукустарничкам, у которых почки возобновления подняты над поверхностью почвы (своеобразный уход от обжигающего действия поверхности песка в пустынях и полупустынях).

АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕКА НА РАСТЕНИЯ

Человек как представитель гетеротрофного звена экосистем уже с незапамятных времен оказывал влияние на растительный покров. Но если на заре существования человека — в эпоху собирательства — оно мало чем отличалось от влияния животных на растительность, то с развитием трудовой деятельности влияние человека стало новым, мощным и весьма разнообразным фактором, действующим на растения и среду их обитания. Неизмеримо возросла интенсивность воздействия человека на природу (сознательного или бессознательного) в наши дни, в эпоху научно-технической революции и демографического взрыва.

По А. П. Шенникову, основные типы воздействия человека на растительность — это прямое влияние (в том числе связанное с трудовой деятельностью): сбор растений, вытаптывание, скашивание и др. — и косвенное изменение человеком природной среды обитания растений. Последнее может быть результатом непосредственного влияния на среду (орошение, загрязнение почвы и воздуха). Но и при прямых влияниях человека на растительность среда может изменяться через изменение растительности (например, при рубках леса или посадке новых видов). Таким образом, разграничение прямых и косвенных влияний человека на растительность очень условно.

Таблица 23. Основные формы влияния человека на растения и растительный покров (по Воронову А. Г., 1973)

Изменение ареалов растений	Непосредственное воздействие человека на растительный покров	Создание новых мест обитаний, не свойственных ненарушенной природе	Создание культурных фитоценозов	Охрана растительного покрова
Завоз растений Сокращение ареалов и уничтожение растений	Распашка Осушение Вырубка лесов Орошение и обводнение Выжигание Выпас диких животных Выкашивание Действие дымов, газов и других вредных примесей в воздухе	Создание рудеральных местообитаний Создание отвалов и других промышленных выбросов	Создание культурных фитоценозов	Охрана растительного покрова

О разнообразии современных форм воздействия человека на растительный покров дает представление табл. 23; в ней показаны лишь основные формы, которые еще можно дополнять и детализировать.

Антропогенные влияния на растительный покров, приводящие к изменениям растительных сообществ или к смене одних сообществ другими, рассматриваются в курсах геоботаники. В настоящем пособии речь пойдет в основном об антропогенных влияниях на жизнь растения, рассматриваемых на аутоэкологическом уровне.

ПРЯМЫЕ ВЛИЯНИЯ

Рубка. Одна из форм прямого влияния человека на растения — рубка деревьев. В лесном хозяйстве применяют разные типы рубок: сплошные, выборочные, рубки ухода (регулирующие состав и качество леса), санитарные (удаление поврежденных и пораженных деревьев).

Рубка дерева для хвойных пород означает прекращение существования индивидуума. Но среди лиственных пород многие обладают способностью давать поросль — побеги из спящих почек, расположенных (иногда довольно глубоко под корой) на стволе у основания дерева или на корнях. Многолетний покой этих почек прекращается с удалением кроны дерева. Порослевые побеги, использующие мощную корневую систему взрослого дерева и запасы питательных веществ, отложенные в ней, отличаются быстрым ростом, крупными (иногда гигантскими) листьями часто необычной формы. Однако рыхлая древесина порослевых побегов более подвержена заболеваниям, в ней хуже идут процессы вызревания.

Рубки представляют собой мощный фактор, влияющий на среду. Уже частичное удаление деревьев приводит к изменению фитосреды в лесном насаждении и, как следствие, к изменению жизнедеятельности и состояния лесных растений. В еловых и сосновых насаждениях было обнаружено, что в результате осветления усиливается фотосинтез теневой хвои в боковых и нижних частях крон, благодаря чему увеличивается продуктивность дерева, ростовые процессы активизируются в связи с усилением поглощения солнечных лучей стволами и прогревания камбия. Улучшается рост и состояние подроста, для которого наряду с осветлением имеет значение частичное устранение корневой конкуренции со взрослыми деревьями.

Тем более сильно меняются условия для жизни растений при сплошной вырубке древостоя. Резкая смена лесной фитосреды на условия открытого местообитания вызывает явления стресса у лесного подроста и тенелюбивых растений травянистого и кустарничкового ярусов. Как сразу после рубки, так и в последующие годы наблюдаются разрушение хлорофилла (побледнение листьев), резкая ксерофилизация, угнетение роста, ожоги, отмирание части надземных органов. Особо тенелюбивые травянистые виды выпадают из растительного покрова или — при естественном зарастании выру-

бок — находят прибежище под защитой порослевых «кустов». На вырубках создаются условия для поселения светолюбивых растений, устойчивых к нагреванию и недостатку влаги. На первых этапах преимущество в заселении вырубков имеют виды с анемохорными семенами и плодами, большой семенной продуктивностью или интенсивным вегетативным размножением.

Косвенное влияние санитарных рубок наряду с указанным выше состоит также в удалении очагов вредителей и инфекции, т. е. в регулировании биоценотических отношений в направлениях, благоприятных для лесных растений.

Скашивание — еще одна форма прямого вмешательства человека в жизнь растений. Ежегодное (иногда 2—3-кратное) удаление всех подземных частей трав на лугах и в степях означает для растений прежде всего прерывание нормального хода сезонного развития, удаление основной фотосинтезирующей «рабочей» площади, а следовательно, нарушение образования и накопления запасных веществ. Поскольку сенокосение на лугах обычно проводится до созревания семян, для большинства луговых трав скашивание означает также резкое ограничение семенной продуктивности и возможности распространения вида с помощью семян.

Большинство луговых трав после скашивания (или стравливания скотом) отрастает, давая отаву, или путем образования новых побегов, или путем продолжения роста срезанных. Наибольшей способностью к формированию отавы (отавностью) обладают травянистые виды, у которых имеются укороченные побеги, мало повреждаемые скашиванием, и почки на подземных органах. Большую роль играют наличие в подземных органах запасных веществ, расходуемых при образовании отавы, и условия почвенного питания, увлажнения. Чем раньше проведено скашивание, тем лучше отрастает отава. Важно и то, что при раннем скашивании (в фазе бутонизации или начала цветения) отава обычно успевает дать генеративные побеги и семена, так как в запасных органах сохраняется еще достаточно веществ для их формирования.

Своеобразной адаптацией луговых трав к продолжительному воздействию скашивания в определенные сроки послужило формирование сезонных форм с определенными сроками цветения и плодоношения. У однолетников — погремков, очанок, марьянника выделяются внутривидовые сезонные расы, способные давать семена до покоса (ранние формы) или медленно развиваться и обсеменяться после покоса (поздние). Сходное явление обнаружено у некоторых многолетников (например, клевера).

Скашивание луговых и степных травостоев, как и рубка леса, оказывает на растения также ряд сильных косвенных влияний: освещение (что очень существенно для всходов и ювенильных особей, а также для низкорослых трав с приземными листьями), усиление нагревания и иссушения почвы и припочвенного слоя воздуха; уменьшение накопления подстилки; обеднение почвы элементами питания в результате постоянного удаления их с фитомассой и т. д. В результате длительного и постоянного скашивания изме-

няется видовой состав луговых трав, а следовательно, нарушаются прежние биоценотические связи и формируются новые. Разные виды обладают неодинаковой устойчивостью к многократному скашиванию. Например, весьма устойчивы клевер белый, мятлик луговой, овсяница красная, малоустойчивы лядвенец рогатый, мятлик болотный, среднеустойчивы овсяница луговая, костер безостый, ежа.

Многие типы современных лугов представляют более или менее устойчивые экосистемы, в жизни которых регулярное скашивание стало фактором, поддерживающим их в состоянии равновесия; устранение этого фактора (прекращение сенокосения) приводит к существенным изменениям в среде. Так, накопление растительных остатков на почве ведет к увеличению ее влажности и ухудшению прогревания, но минеральное питание растений улучшается. В результате меняется видовой состав, в основном в сторону усиления позиций мезофильных и гигрофильных видов.

Рекреационные нагрузки. В наши дни все более ощутимыми становятся результаты еще одной формы прямого контакта человека с растительным покровом. Усиление индустриализации и урбанизации вызывает рост потребности населения городов и промышленных районов в отдыхе «на лоне природы». В связи с массовыми посещениями мест отдыха и развитием туризма возникло понятие об особой форме воздействия человека на растительный покров — рекреационных нагрузках, сочетающих прямые и косвенные влияния.

Основные рекреационные воздействия на растения и их среду — вытаптывание, уплотнение почвы и ее загрязнение; немалая роль принадлежит поломкам растений, удалению фитомассы (целых растений или их частей).

Изменение почвы, растительности и состояния отдельных видов при массовых посещениях хорошо прослеживаются вокруг больших городов и на популярных туристских маршрутах. Так, в лесопарковой зоне Москвы и в подмосковных лесах отмечено сильное уплотнение почвы: в ельниках-кисличниках объемная масса почвы в наиболее посещаемых зонах увеличилась в несколько раз по сравнению с запретными участками (от 0,17 до 1,01 г/см³), почти исчезла подстилка. Особенно возрастает уплотнение почвы при увеличении сети тропинок и дорог. В результате возможно повреждение или угнетение корневых систем древесных растений, что ведет к изреживанию крон, суховершинности, резкому падению годичного прироста и массовому усыханию деревьев. Например, в Измайловском парке Москвы отмирание сосны в отдаленных местах составляет 12%, а в сильно посещаемых доходит до 25%.

Весьма уязвимое звено лесного биогеоценоза — напочвенный покров. В старых еловых лесах при вытаптывании особенно сильно повреждается травяно-кустарничковый ярус (моховой страдает в меньшей степени). В широколиственных лесах с уплотнением почвы из травостоя в первую очередь выпадают ранневесенние виды и многие летневегетирующие лесные травы. И хотя травяной покров

составляет совсем небольшую долю общей фитомассы леса, тем не менее его разрушение имеет серьезные последствия для всего лесного ценоза.

В ненарушенных лиственных лесах при ежегодном отмирании травяного покрова в почву возвращаются большие количества минеральных веществ и азота, поглощенных растениями (например, в дубовых лесах — около 2/3 всего калия, около 1/3 азота). Деградация лесного травяного покрова, в наибольшей степени страдающего от вытаптывания, нарушает один из процессов возврата веществ в биогеохимические циклы; таким образом вытаптывание лесного травостоя обрекает деревья на частичное или периодическое голодание.

Влияние массового туризма на растения хорошо изучено в Альпах. В местах повторяющихся массовых посещений прослеживаются разные фазы повреждения растительного покрова в зависимости от силы «антропогенного давления». От вытаптывания первыми страдают альпийские кустарники и кустарнички (*Rhododendron*, *Erica*, *Alnus viridis*); на альпийских лужайках выпадают многие красивоцветущие виды, дольше всех сохраняются злаки (виды родов *Agrostis*, *Festuca*, *Dactylis glomerata*). Еще более тяжелая нагрузка приводит к гибели растений, что влечет за собой размыв склонов и дорог, деградацию почвы.

Одна из действенных мер защиты растительного покрова — упорядочение рекреационных нагрузок, т. е. организация посещений по определенным маршрутам, зонам отдыха и т. д., разработанная с учетом допустимой степени воздействия на растительность. Для исследования влияния рекреационных нагрузок применяют количественные методы: это и прямая регистрация результатов посещений на выбранных участках (изменения биомассы растений, свойств почвы и т. д.), и сравнение сильно посещаемых участков с нетронутыми, и, наконец, попытки количественной оценки самого фактора (рекреационной нагрузки): учет посещений, способов передвижения и распределения отдыхающих, использования дорожно-тропиночной сети, анкетирование посетителей и т. д. вплоть до анализа рекреационного использования растительного покрова с применением ЭВМ.

Обработка полученной информации позволяет создать математические модели, дающие возможность прогнозировать и предотвращать нежелательные последствия: например, предсказать степень уплотнения почвы или величину рН, при которой из растительного покрова начнут исчезать те или иные виды.

КОСВЕННЫЕ ВЛИЯНИЯ

Косвенные влияния состоят в изменении среды обитания растений при осушении болот, удобрении лугов, подтоплении, связанном с организацией водохранилищ, при разработке торфяников и т. д. В последние десятилетия чрезвычайно действенным фактором

изменения среды для растений служат загрязнения почвы, воздуха и воды в результате производственной деятельности человека.

Влияние загрязнений среды на растения. При работе промышленных предприятий и энергетических установок в воздух выбрасываются огромные количества отходов в виде газов, пыли, жидких аэрозолей. Их концентрация особенно велика в крупных промышленных центрах, а с воздушными потоками они проникают и в удаленные местности.

В странах с высокоразвитой промышленностью различают два типа атмосферного загрязнения: лос-анжелесский (углеводороды — продукты неполного сгорания бензина и масел в двигателях внутреннего сгорания) и лондонский (продукты неполного сгорания каменного угля — частицы угля, золы, аэрозоли серной и сернистой кислот).

Оба эти типа губительно действуют на наземные растения. Вещества-токсиканты адсорбируются на клеточных оболочках, нарушают структуру и функциональную активность клеточных мембран, благодаря чему создаются условия для проникновения токсикантов внутрь клетки и нарушений обмена веществ (отравления). В результате резко снижается фотосинтез, нарушается регуляция движения устьиц и слаженная работа ферментных систем. Дыхание, напротив, может быть патологически усилено. Иногда физиологические повреждения не сопровождаются внешними изменениями, но обычно признаки поражения растений токсикантами выражаются в некрозе края листа, побурении листьев и хвои, уродливых формах роста («смятые» листья и т. д.), скручивании, «ожогах», а в тяжелых случаях — засыхании и опадении листьев и хвои, отмирании растений. У пораженных токсикантами растений снижается общая устойчивость к засухе, холоду, вредителям.

Среди веществ, загрязняющих воздух, весьма токсичны для растений продукты сгорания, содержащие серу, и прежде всего сернистый ангидрид (SO_2), который вызывает разрушение хлорофилла, недоразвитие пылевых зерен, нарушает функции сосудистой системы и др. Токсичны также соединения фтора (HF), аммиак и др.

Вблизи крупных автодорог Европы и Северной Америки весьма ощутимо влияние на растения соединений свинца, поступающих в воздух и в почву с выхлопными газами двигателей внутреннего сгорания (в бензин добавляют антидетонатор — тетраэтилсвинец, повышающий октановое число). Часть соединений свинца оседает на поверхности листьев, значительная доля задерживается в тканях растений. В многочисленных исследованиях установлено повышенное содержание свинца в растениях и почве на расстоянии до 50 м в сторону от автодорог. Отмечены случаи отравления растений в местах особенно интенсивного воздействия выхлопных газов — например, елей в лесу (на расстоянии до 8 км) вблизи крупного Мюнхенского аэропорта, где происходит около 230 взлетов в день. Хвоя ели в этом районе содержит свинца в 8—10 раз больше, чем обычно.

Соединения других металлов (меди, цинка, кобальта, никеля,

кадмия и др.) заметно влияют на растения вблизи металлургических предприятий, поступая как из воздуха, так и из почвы через корни. Так, возле медеплавильных заводов содержание меди в клевере ползучем — *Trifolium repens* в 2—2,5 раза выше, чем в сельской местности; большие количества цинка (до 2,5%) обнаружены в ярутке полевой — *Thlaspi arvense* в районах цинкоплавильных предприятий. В Нидерландах в результате коррозии медных кабелей высокого напряжения отмечены случаи повышения содержания меди в почвах и травяном покрове. Даже на расстоянии 20 м от кабеля травы токсичны для овец.

Вредное действие на растения оказывают пылевые примеси в воздухе. Известно, что зеленые насаждения играют роль фильтров, задерживающих пыль и улучшающих гигиенические условия (так, 1 га елового леса за год связывает 32 т пыли, 1 га букового — 68 т). Пыль (и особенно сажа), оседающая на листья, действует как экран, снижающий освещенность и доступ фотосинтетически активной радиации, усиливающий поглощение тепловой радиации и нагрев листа. Возможна закупорка устьиц пылевыми частицами. Все это приводит к ухудшению условий для фотосинтеза и нормального водообмена. Особенно вредна цементная пыль в сочетании с увлажнением (например, при выпадении росы), образующая плотную корку на листьях. Весьма токсичны для растительного покрова и пылевидные частицы различных моющих средств (детергентов — стиральных порошков) в районах производящих их предприятий. Микроскопическими исследованиями показано, что клетки некоторых мхов разрушаются под влиянием детергентов сильнее, чем при действии SO_2 .

Серьезные последствия для растений имеет загрязнение почвы, Мирового океана и растительного покрова нефтепродуктами. В экспериментах показаны разные этапы поражения растений — от отсутствия завязывания семян и отмирания отдельных органов до полной гибели растений.

Наконец, следует упомянуть и о таком химическом агенте, как гербициды (имея в виду не целенаправленное воздействие на определенные виды с целью их уничтожения, а общее влияние на растительный покров). Действие гербицидов на растения многогранно: в малых дозах они оказывают стимулирующее влияние (усиливается рост, плодоношение, накопление витаминов, белков), в больших — усиливают дыхание и приводят к расстройствам обмена веществ. Следует также иметь в виду, что все гербициды со временем распадаются, и продукты их распада, вступая в реакции с другими веществами, могут давать далеко не безвредные соединения. Через растения гербициды и их производные включаются в пищевые цепи, которые могут доходить до человека. Случаи злонамеренного и варварского применения гербицидов и дефолиантов (веществ, вызывающих сбрасывание листьев) с целью уничтожения растений имели место во время войны, проводившейся США во Вьетнаме. С 1961 г. в течение нескольких лет этими веществами было обработано более 2 млн. га (20%) лесов Южного Вьетнама, в результате

чего погибли или необратимо пострадали огромные лесные массивы (главным образом, джунгли и мангровые леса).

Устойчивость растений к промышленным загрязнениям среды. Среди растений есть виды, весьма чувствительные к загрязнению среды, есть и более выносливые. Поэтому можно говорить о разной степени устойчивости к загрязнению (чаще всего имеется в виду газоустойчивость), подобно устойчивости к холоду, засухе и другим экстремальным экологическим воздействиям. Однако здесь есть и существенная разница. Появление в окружающей среде токсических веществ представляет новый и притом недавно существующий экологический фактор, к которому растения еще не успели выработать адаптации. Им приходится противостоять этому фактору, мобилизуя уже существующие средства устойчивости к другим неблагоприятным условиям. Поэтому трудно назвать какие-либо специальные признаки (морфологические или физиологические), связанные с выносливостью к загрязнениям.

Весьма нестойки к загрязнению воздуха газами (особенно SO_2) лишайники. Их чувствительность иллюстрируется следующим примером: в Лапландском заповеднике сильно видоизмененные формы обычных эпифитных лишайников найдены на расстоянии 35 км от источника загрязнения. Настольные лишайники, не выносящие даже следов сернистого газа, сильно угнетены или отсутствуют вдоль железных дорог (SO_2 — один из продуктов сжигания в топках паровозов угля, обычно содержащего примеси серы). Очень страдают от химических загрязнений воздуха хвойные древесные породы, в том числе ель и сосна.

Высокая чувствительность лишайников к химическим примесям в воздухе послужила основой их использования в качестве биологических индикаторов загрязнения среды (рис. 210). Показателем может служить количество и состав лишенофлоры (так, в США в окрестностях цинкоплавильных заводов найдено 65 видов лишайников, а вокруг самих заводов — всего 5 видов). Предложены специальные формулы «индекса атмосферного загрязнения», определяемого по числу видов лишайников и частоте их встречаемости. Картирование распространения лишайников в городах и вокруг промышленных предприятий позволяет выявить наиболее загрязненные зоны. Такие карты составлены для многих крупных городов. Как видно на рис. 211, в центре обычно располагается «лишайниковая пустыня», где лишайники совсем (или почти) отсутствуют; вокруг нее — «зона борьбы», в которой способны жить лишь немногие виды (и то в состоянии сильного угнетения);

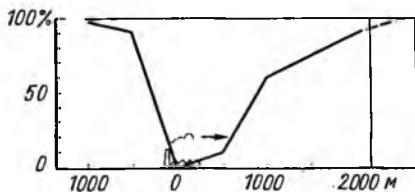


Рис. 210. Влияние загрязнения воздуха в районе алюминиевого завода на выживание лишайников (по Schönpbeck H., 1969, с изменениями). По оси абсцисс — расстояние от завода, по оси ординат — площадь трансплантатов лишайников в процентах от первоначальной. Стрелка показывает направление господствующих ветров.

и лишь на окраине города или в пригородах начинается «зона ненарушенного роста».

Для оценки степени загрязнения применяют трансплантацию корковых лишайников в места промышленных выбросов, а также используют некоторые особо чувствительные высшие растения:

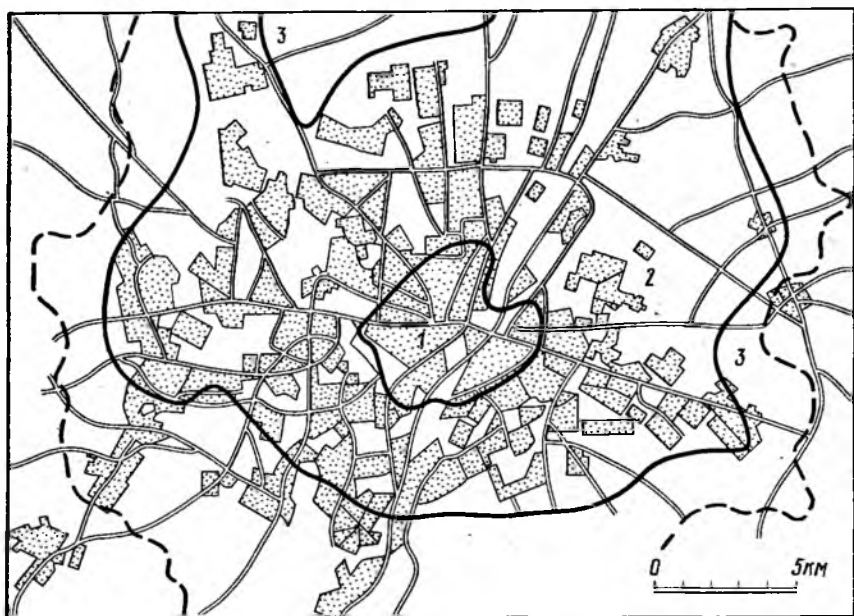


Рис. 211. Карта распространения лишайников в г. Мюнхене (по Jürging P., 1975, с изменениями):

1 — «лишайниковая пустыня», 2 — «зона борьбы», 3 — зона нормального роста

например, гладиолусы сорта Снежная принцесса служат хорошим индикатором сильного загрязнения фтористым водородом.

Биологическая индикация загрязнений возможна и по химическому составу растений: так, в лишайниках из рода *Parmelia* вблизи алюминиевых заводов сильно возрастает концентрация алюминия; листовая капуста *Brassica oleracea* возле промышленных предприятий накапливает в листьях железо, серу, свинец. Весьма чувствительным способом обнаружения примесей в воздухе сернистого ангидрида служит определение электропроводности экстракта из коры ели.

В качестве показателей загрязнения воздуха SO_2 кроме хвойных могут быть использованы и некоторые лиственные породы (платан, катальпа, лещина), у которых повреждаются листья при хроническом действии даже небольших его количеств. В этих же целях в качестве индикатора предложен мятник *Roa annua*, весьма чувствительный к токсическим газам. Возможны и более специальные слу-

чаи фитоиндикации: например, в США применяется геоботаническая съемка для обнаружения утечки газа из трубопроводов (по признакам отравления растений или исчезновения определенных видов).

Повышенная устойчивость к промышленным загрязнениям не связана с каким-либо комплексом специальных морфологических или физиологических адаптаций, однако есть сведения, что в ряде случаев устойчивыми к загрязнению оказываются растения, выносливые и к другим экстремальным факторам (морозостойкие, жаростойкие, засухоустойчивые). Например, среди древесных пород дуб и белая акация более газоустойчивы по сравнению с более мезофильными липой и конским каштаном. Более стойки также растения, происходящие из районов с карбонатными и слабозасоленными почвами (в засушливых зонах). Очевидно, это связано с тем, что такие виды имеют повышенное содержание катионов кальция, калия и натрия и потому способны связывать токсичные анионы (напомним, что это один из путей адаптации растений к избытку солей в почве). Довольно стойки к загрязнению нитрофильные травянистые виды — сорняки (или близкие к сорнякам): *Galeopsis tetrahit*, *Solanum dulcamara*, *Moehringia trinervia*. По-видимому, устойчивости способствуют некоторые особенности строения листьев, в том числе прочный, не стареющий в течение вегетационного сезона восковой слой, защищенные устьица и др. В целом же проблема морфолого-физиологических основ устойчивости растений к антропогенным загрязнениям — еще в начале разработки.

Для повышения газоустойчивости древесных пород экспериментально исследуется возможность применения своеобразных противоядий: растения опрыскивают «общеукрепляющими» средствами, стимулирующими рост (ростовые вещества, витамины), наносят на листья в виде эмульсий или пыли вещества — антиоксиданты, которые нейтральны для растений, но способны связывать содержащиеся в воздухе вредные газы.

Проводятся опыты селекции древесных пород на газоустойчивость. Например, таким путем удалось снизить гибель ели от фтористого водорода с 90% в родительском поколении до 6% у сеянцев следующего поколения, а гибель от сернистого газа — с 85 до 19%. Отсюда следует, что для создания насаждений в загазованных зонах посевной материал целесообразно получать из промышленных районов.

Некоторые факты указывают на то, что у низших растений адаптация к загрязнению среды идет, возможно, более быстрыми темпами: так, отмечено увеличение жизнеспособности спор микоризных грибов из ельников в сильно загазованных зонах.

Создание специфических экосистем с особыми условиями для растений. Одна из разновидностей современных индустриальных воздействий человека на среду обитания растений — создание новых субстратов. Это выбросы пустой породы (терриконы) вокруг горнодобывающих предприятий; золоотвалы, образующиеся после сжигания каменного угля и занимающие огромные площади в не-

посредственной близости от индустриальных центров; выработанные торфяники, карьеры и т. д. Для водных растений новые места обитания образуются при создании водохранилищ и систем прудов, затоплении карьеров.

Субстраты промышленного происхождения не всегда пригодны для поселения растений вследствие содержания токсических веществ или особого механического состава (спекание в золоотвалах). Однако многие из них заселяются растениями. Так, на терриконах Донбасса вначале появляются почвенные бактерии, перерабатывающие углистые включения в гумусовые вещества, затем поселяются единичные однолетники — сорняки. Далее, по мере накопления в породе пылевых частиц, снижения рН и улучшения водного режима формируются растительные группировки — вначале простые, затем более сложные и близкие по составу к растительности, окружающей терриконы. Всего на терриконах Донбасса поселяются до 90 видов цветковых растений и несколько видов мхов и грибов. Освоение растениями золоотвалов, хорошо изученное на Урале и в Донбассе, также начинается с поселения бактерий, водорослей, актиномицетов, затем — наиболее неприхотливых видов высших растений. Весьма перспективна искусственная рекультивация зольных субстратов и промышленных отвалов, включающая некоторые приемы их детоксикации, подбор видов растений для залужения, посевы и посадки. В Подмосковном угольном бассейне некоторые эффективные травосмеси на отвалах уже в течение 3—4 лет создают дернину мощностью 7—10 см. На терриконах Донбасса после подготовки и террасирования склонов удастся создать вполне жизнеспособные посадки древесных пород.

ЭКОЛОГИЯ ГОРОДСКИХ РАСТЕНИЙ

Особая среда создается для растений в поселениях человека и прежде всего в городах. В связи с ростом урбанизации (по прогнозам футурологов в начале следующего столетия $\frac{2}{3}$ населения планеты будут жить в городах) повседневное «зеленое» окружение человека все больше составляют городские растения. Растительность на улицах городов (главным образом, древесная) обычно рассматривается прежде всего с точки зрения улучшения городской среды для человека как в гигиеническом отношении (улавливание пыли, снижение шума, улучшение микроклимата и т. д.), так и в эстетическом. Чтобы успешно выращивать растения в городе и в полной мере использовать их полезные влияния, необходимо хорошо знать те особые и во многом необычные условия, которые представляет для растений городская среда, иными словами — взглянуть на нее «глазами растения» (К. А. Тимирязев).

Основные экологические факторы в городах существенно отличаются от тех, которые влияют на растения в естественной обстановке. Чаше всего обращают внимание на особенности воздушной среды (загрязнение, запыленность), наиболее ощутимо восприни-

маемой человеком (о них см. на с. 305—306). Но и другие факторы в городских условиях сильно видоизменены.

Световой режим характеризуется значительным снижением прихода солнечной радиации из-за запыления и задымленности воздуха, что хорошо иллюстрируется на рис. 9 («провалы» на диаграмме широтного распределения радиации относятся к большим городам). Другой пример: средняя освещенность в декабре в пригороде Ленинграда Павловске составляет около 5 клк, в Ленинграде — 2 клк. В городах с многоэтажной и тесной застройкой многие растения оказываются в условиях прямого затенения или испытывают значительное сокращение светового дня. Несомненно, изменяется и качественный (спектральный) состав света. К числу особенностей светового режима для растений в городе следует добавить и такой своеобразный фактор, как вечернее и утреннее освещение уличными фонарями: хотя его интенсивность может быть и недостаточна для влияния на процессы фотосинтеза, но, возможно, сказывается на фотопериодических явлениях.

Тепловой режим городских растений определяется весьма сложным и специфическим микроклиматом города, которому посвящены особые главы в курсах климатологии. Для растений весьма существенны такие его особенности, как дневное нагревание асфальта и каменных стен домов (рис. 212), а ночью — усиленное тепловое излучение от них. Это делает города более теплыми местобитаниями для растений по сравнению с естественным зональным фоном, а в отдельные периоды вегетационного сезона нагревание растений может достигать опасных пределов.

Водный режим растений в городах характеризуется ограниченным поступлением воды в почву из-за асфальтовых покрытий (хотя нередко в черте города осадков выпадает больше, чем в пригородах). Большая часть влаги атмосферных осадков теряется для растений, поступая в канализационную систему. Частично поступление воды восполняется путем регулируемых поливов.

По оценке некоторых авторов, климатические факторы для растений в городах (особенно в областях с континентальным климатом) нередко приближаются к условиям полупустынь и пустынь. Так, влажность воздуха в жаркие летние дни может снижаться до 20—22%, т. е. создаются условия атмосферной засухи.

Почвенные факторы в городских условиях весьма своеобразны. Ежегодная уборка и сжигание листвы в гигиенических целях означают для растений отсутствие возврата питательных ве-

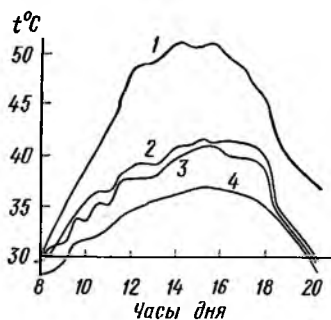


Рис. 212. Суточный ход температуры воздуха над асфальтированной улицей (по Гейгеру Р., 1960):

Температура: 1 — на поверхности асфальта, 2 — на высоте 30 см, 3 — на высоте 120 см, 4 — рядом с улицей

ществ в почву. Наблюдения показали, что при ежегодном сборе подстилки в парках в течение 20 лет прирост древесины уменьшается на 40—50%. Кроме того, удаление подстилки в 2—4 раза увеличивает глубину промерзания почвы. В городских посадках использование насыпных почв, строительного мусора и т. д. ухудшает качество почвы, кроме того, недостаточная мощность почвенных горизонтов, ограничение площади питания растений при посадках в лунки и при асфальтовом покрытии делают невозможным нормальное развитие корневых систем. На городских улицах крупные древесные растения (например, липа), по существу, растут в условиях кадочной культуры, поскольку основная масса их корней не идет глубже 50—60 см. Наконец, небезразличны для растений и такие особенности городских почв, как плохая аэрация их под асфальтом, ослабление деятельности микроорганизмов, просачивание в почву солевого раствора с дорожных покрытий.

Городские растения испытывают и ряд других необычных влияний. Так, периодическая подрезка и стрижка деревьев и кустарников приводит к весьма существенной трансформации ассимиляционного аппарата, к изменению соотношения фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих частей растения, что не может не отразиться на его жизнедеятельности и продуктивности (особенно это заметно у старых деревьев с большой массой стволов и крупных ветвей). Обрезка корней при посадке и пересадке нарушает их всасывающую деятельность. Древесные породы, для которых естественно произрастание в сомкнутых ценозах, на городских улицах, в скверах и парках растут изолированно. Это увеличивает опасность перегрева листовой поверхности, потерю воды путем транспирации, значительно возрастает доля листьев световой структуры даже в глубине кроны, т. е. структура и жизнедеятельность лесного дерева, оказавшегося на открытом местообитании, перестраиваются.

Таким образом, неблагоприятные особенности городской среды заметно изменяют состояние растений и отражаются как на отдельных физиологических и морфологических показателях, так и на общем облике растения, его долголетию, сопротивляемости неблагоприятным воздействиям. Например, у клена при уплотнении почвы в городских посадках обнаружено снижение транспирации почти вдвое, уменьшение содержания продуктов фотосинтеза в листьях. По мере накопления токсикантов у древесных пород падает количество нуклеиновых кислот в листьях, нарушается обмен азотистых соединений. Продолжительность жизни деревьев в городе меньше, чем в лесу: деревья начинают отмирать в 40—50 лет, т. е. как раз в том возрасте, когда они дают наибольший декоративный и средообразующий эффект.

**Предельный возраст древесных пород в Москве
и Подмоскowie (по Машинскому Л. О., 1973)**

Вид	Лес	Парк	Улица
Липа мелколистная	300—400	125—150	50—80
Ясень обыкновенный	250—300	60—80	40—50
Вяз	350—400	100—120	40—50

Старые деревья, включаемые в городскую застройку, тоже нередко вскоре отмирают, оказываясь своеобразными фитоиндикаторами изменения среды при урбанизации. Однако есть немало примеров и большого долголетия городских деревьев (вековые дубы, каштаны, липы и другие породы на улицах Киева, Львова, в парках и пригородах Москвы, Ленинграда, Риги и др.).



Среди разнообразных косвенных влияний человека на растительный покров упомянем еще изменение ареалов растений, связанное с перемещением их человеком. Акклиматизации желательных и полезных видов часто сопутствует бессознательный перенос зачатков растений с посевным материалом, с транспортом, на одежде, на различных упаковках и т. д., даже с передвижениями войск во время войн. Растения, распространяемые при произвольном участии человека, называют антропохорными. У многих из них есть ряд приспособлений для переноса семян — от морфологических черт, обеспечивающих цепкость и «липучесть» семян, до имитации внешнего вида семян засоряемой культуры. Широкому расселению антропохорных видов содействует их конкурентоспособность и «агрессивность» — способность к быстрому завоеванию территории благодаря большой семенной продуктивности и выносливости. Известны примеры широко распространенных антропохорных растений, таких, как сорняк амброзия полыннолистная — *Ambrosia artemisiifolia*, завезенная в нашу страну в прошлом веке из Северной Америки с посевным материалом, водные растения — водяная чума — *Elodea canadensis* и *Eichhornia crassipes*, широко расселившиеся по водоемам, и др. Проникновение семян с железнодорожным транспортом и грузами способствовало формированию вдоль насыпей так называемой железнодорожной флоры, среди которой можно встретить как типичные антропохорные сорняки, так и виды дикой флоры из иных районов (например, в Ленинградской области — полыни и другие степные ксерофиты).

К числу новых местообитаний, не свойственных естественной природе, принадлежат рудеральные (мусорные), сопутствующие поселениям человека (близ жилищ, под заборами, на окраинах и свалках вдоль дорог). Они отличаются нарушением структуры почвы, повышенным содержанием в ней органических остатков, азота и нередко посторонних примесей. На таких местообитаниях поселяется особая рудеральная флора, среди которой много нитрофильных видов. Это лопухи — *Arctium lappa*, *A. tomentosum*, крапива двудомная — *Urtica dioica*, чистотел большой — *Chelidonium majus*, дурман обыкновенный — *Datura stramonium*, пустырник обыкновенный — *Leonurus caraliaca*, белена черная — *Hyoscyamus niger* и др. Большей частью это довольно крупные высокорослые растения, снабженные различными антропохорными и защитными приспособлениями; некоторые из них ядовиты. Среди придорожных

видов, напротив, встречаются приземистые, хорошо выносящие вытаптывание, например подорожники или птичья гречишка (*Polygonum aviculare*), сплошным ковром покрывающая деревенские улицы.

Создание человеком культурных посевов и посадок означает возникновение новых форм растительного покрова со специфическими условиями для жизни растений и взаимоотношениями компонентов (в частности, невозможностью возобновления без помощи человека). Эти агроценозы изучают сельскохозяйственная экология, агрофитоценология и собственно агрономия.

ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Жизнь растений протекает в условиях весьма изменчивой и непостоянной, динамичной внешней среды. В разное время неодинакова интенсивность действующих на растение факторов, иногда с течением времени изменяется и их состав. В одних случаях изменения условий закономерно распределены во времени и носят регулярный характер; это периодические (или циклические, ритмические) явления, связанные с вращением Земли, обращением ее вокруг Солнца и др. Таковы чередование света и темноты, повышенных и пониженных температур в суточном цикле; приливно-отливные циклы на побережьях морей и океанов; смена сезонов года и соответствующих им режимов экологических факторов в годичном цикле. Известны и изменения среды с более продолжительным периодом, например многолетние периодические колебания климатических факторов, обусловленные циклическим изменением активности Солнца. В других случаях изменения среды имеют характер аритмических (нерегулярных, случайных). Самым обычным примером их могут служить непродолжительные колебания погоды или изменение освещенности при прохождении облаков. Сочетание регулярных и случайных изменений среды создает тот динамичный экологический фон, который вызывает необходимость определенной организации жизни растений не только в пространстве, но и во времени.

Существует множество проявлений ритмических изменений в жизни растений, соответствующих циклическим колебаниям окружающих условий: открывание и закрывание цветков в определенные часы суток; перестройка внутренней структуры листа благодаря суточным передвижениям хлоропластов внутри клеток; суточные и сезонные изменения интенсивности основных физиологических процессов; ежегодная смена фаз сезонного развития у многолетних растений и т. д. Иногда ритмические изменения целиком определяются соответствующими изменениями в среде — это экзогенные ритмы. В принципе они мало отличаются от случайных экзогенных изменений, таких, например, как закрывание устьиц при усилении ветра. При устранении колебаний среды, т. е. при помещении растений в постоянные (факторостатные) условия, такие ритмы сразу же исчезают. В других случаях ритмические проявления жизнедеятельности сохраняются некоторое время и после перенесения организма в постоянные условия. Такие ритмы называются эндогенными¹. Они были обнаружены у растений

¹ Некоторые ученые высказывают предположение, что сохранение биологических ритмов в факторостатных условиях поддерживается неощутимыми для человека колебаниями внешней среды (например, магнитного поля Земли).

более 200 лет назад. В настоящее время проявление эндогенных ритмов (или «биологических часов») установлено на большом числе примеров не только у растений, но и у животных и микроорганизмов; элементы их есть и в физиологии человека. Изучением эндогенных ритмов занимается область биологии, названная биоритмологией (или биохронометрией), которая исследует физиологические механизмы «биологических часов», их происхождение и приспособительное значение.

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ У РАСТЕНИЙ

Суточные ритмы обнаружены в самых различных проявлениях жизнедеятельности. Назовем лишь несколько наиболее типичных

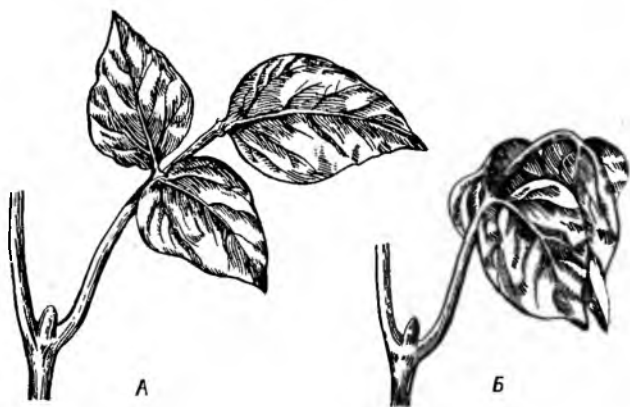


Рис. 213. Суточные движения листьев фасоли. А — лист днем; Б — ночью

примеров. Наиболее легко наблюдаются ритмические изменения положения частей растения. Кроме движения лепестков (раскрытие и закрывание цветка в определенное время суток, табл. 24) сюда относятся суточные движения листьев, хорошо заметные как у некоторых дикорастущих видов (клевер, чистяк весенний и др.),

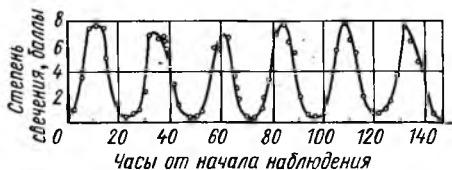


Рис. 214. Суточный ритм свечения водоросли *Gonyaulax* (по Gastings I., Sweetu B., 1957)

так и у культурных растений (рис. 213). Эти движения стали классическим объектом для исследования свойств и механизма эндогенных ритмов у растений. У многих грибов и водорослей четкую эндогенную суточную периодичность имеет процесс опорожнения спорангиев. Хорошо прослеживается суточный ритм свечения одно-

клеточных водорослей (рис. 214). Эндогенные суточные ритмы проявляются во многих физиологических процессах растений: дыхании (рис. 215), поглощении и отдаче воды, образовании пигментов, росте и др. Исследования, проведенные на суккуленте *Kalanchoë blossfeldiana*, показали согласованную суточную периодичность самых разных физиологических и биохимических показате-

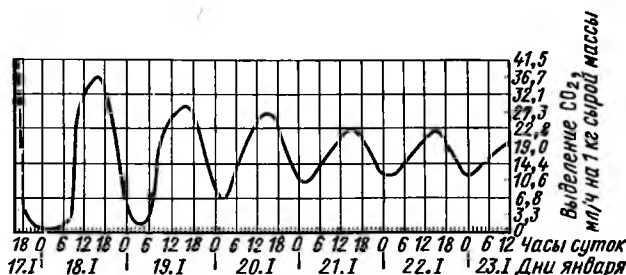


Рис. 215. Суточный ритм выделения CO_2 листьями *Bryophyllum calycinum* после помещения растения в темноту (по Büpping E., 1958)

лей этого растения: рН клеточного сока, деятельности ферментов, углекислотного газообмена, устойчивости к нагреву и др.

Эндогенные суточные ритмы, наблюдаемые у самых разных организмов, имеют ряд общих черт, которые можно считать их основными свойствами. Периодичность эндогенных изменений не строго 24-часовая, а околосуточная (у растений — с периодом от 22 до 28 ч), отчего и сами явления получили название **циркадных ритмов**. Именно такую периодичность удастся наблюдать при сохранении ритмов в постоянных условиях. Однако в естественных условиях циркадные ритмы преобразуются в 24-часовые, т. е. синхронизируются с колебаниями среды. В роли «**синхронизаторов**» (или, по терминологии разных авторов, «датчиков времени», «временных ориентиров») выступают суточные изменения основных экологических факторов (света, температуры и др.). Они же способствуют и длительному поддержанию ритмов, иначе при отсутствии ритмических сигналов из внешней среды (т. е. на постоянном фоне) эндогенный ритм постепенно затухает. Это затухание хорошо заметно для всех явлений, иллюстрируемых рис. 214—216: уменьшение размаха колебаний, нарушение периодичности или переход к постоянному уровню процесса. Определенный стимул из окружающей среды — своего рода начальный «толчок» — необходим и для возникновения эндогенного ритма в онтогенезе растения. Так, если эмбриональное развитие растения идет в постоянных условиях, то циркадные ритмы не возникают. Но достаточно всего лишь одного суточного свето-темнового цикла (и даже просто смены света темнотой или наоборот) для «запуска» ритма (рис. 217). Интересно, что в дальнейшем положение фаз

Таблица 24. Примеры «цветочных часов» (по Kugler H., 1970)

Цветки раскрываются утром и днем		Цветки раскрываются днем, вечером и ночью	
время	вид	время	вид
4.00	Ипомея пурпурная — <i>Ipomoea purpurea</i>	9.00—10.00	Виды из рода тюльпан — <i>Tulipa</i>
4.00—5.00	Розы, большинство средневропейских сортов	10.00—11.00	Золототысячник красивый — <i>Centaureum pulchellum</i>
5.00	Тыква обыкновенная — <i>Cucurbita pepo</i>	11.00—12.00	Лапчатка прямая — <i>Potentilla recta</i>
	Мак самосейка — <i>Papaver rhoeas</i>	18.00	Жимолость душистая — <i>Lonicera caprifolium</i>
5.00—6.00	Лен австрийский — <i>Linum austriacum</i>		Виды рода ослинник — <i>Oenothera</i>
	Цикорий обыкновенный — <i>Cichorium intybus</i>	19.00—20.00	Вечерница ночная фиалка — <i>Hesperis matronalis</i>
6.00—7.00	Кипрей узколистный — <i>Chamaenerion angustifolium</i>		
7.00	Мать-и-мачеха — <i>Tussilago farfara</i>		Смолевка ночная — <i>Stilene noctiflora</i>
7.00—8.00	Вьюнок полевой — <i>Convolvulus arvensis</i>		Дурман обыкновенный — <i>Datura stramonium</i>
8.00	Калужница болотная — <i>Caltha palustris</i>		Табак душистый — <i>Nicotiana affinis</i>
8.00—9.00	Виды из родов горечавка — <i>Gentiana</i> , кислица — <i>Oxalis</i> , вероника — <i>Veronica</i>	21.00—22.00	Кактус «царица ночи» — <i>Cereus nycticalus</i>

ритма зависит от того, в какое время суток был дан этот первичный толчок.

Выращивая растения в условиях несуточных циклов (например, иной длительности и соотношения периодов света и темноты), можно вызвать ритмы, значительно отличающиеся от циркадных. Но такие искусственные, искаженные ритмы нестойки, в постоянных условиях они довольно скоро возвращаются к исходным циркадным. Исключение составляют лишь случаи, когда несуточные ритмы — результат дробления суточного; возможно, таков путь возникновения приливно-отливных ритмов в жизни приморских организмов (с периодичностью, близкой к полусуточной).

Не углубляясь здесь в сложный и интересный вопрос о физиологической природе эндогенных ритмов (он рассматривается в ряде специальных сводок и отчасти в курсах физиологии растений), упомянем лишь о том, что, по современным представлениям, механизм «биологических часов» локализован в клетке. Физиологической основой биологических ритмов служит ритмическая организация процессов, происходящих в живой цитоплазме («клеточные

часы)), например ритмический ход многих физиологических функций, повышение и снижение энергетического уровня, ритмические изменения строения молекул. Поскольку есть такие ритмические явления, существует и возможность их определенной орга-

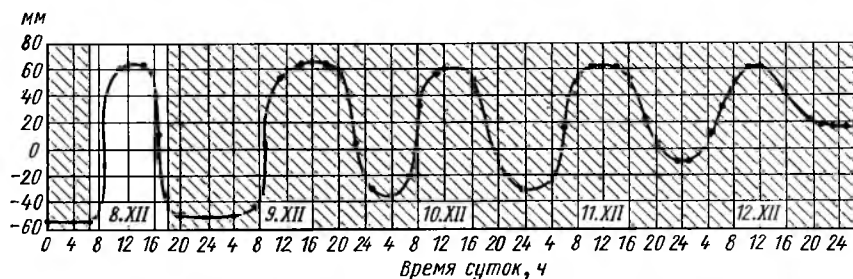


Рис. 216. Сохранение с постепенным ослаблением в непрерывной темноте суточного ритма движения лепестков у *Kalanchoë blossfeldiana* (по Büpsow R., 1953). Подъем кривой — раскрытие цветка, а опускание — закрывание. Периоды темноты заштрихованы. По оси ординат — расстояние лепестка от среднего положения, которому соответствует нулевое деление

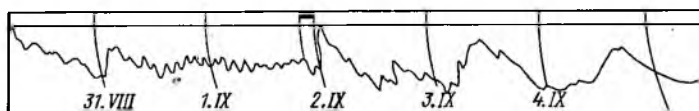


Рис. 217. Настройка суточного ритма движения листьев фасоли под действием синхронизирующего «указателя времени» (сильный свет в течение 200 мин обозначен черным прямоугольником). В остальное время растение находилось при непрерывном слабом освещении (по Leipweber F., 1956)

низации во времени, «настройки», синхронизации с ритмами внешней среды.

Экологическая роль эндогенных ритмов в целом не вызывает сомнения (хотя их отдельные проявления бывает трудно интерпретировать с точки зрения их адаптивного значения). Несмотря на то что многие детали в явлениях «биологических часов» еще экологически не расшифрованы, можно утверждать, что выработка, настройка и поддержание суточных ритмов основных жизненных процессов у растений (и других организмов) представляет собой весьма действенную адаптацию в условиях ритмически меняющейся среды. Это гораздо более «экономный» путь приспособления, чем ежесуточная перестройка жизнедеятельности.

Экологический эффект эндогенных суточных ритмов в жизни растений наиболее нагляден в некоторых частных явлениях, таких, например, как ритм раскрытия и закрывания цветков, приложенный к суточной активности определенных групп опылите-

лей. Суточные движения листьев в определенных условиях могут служить регулятором теплового режима растений: вертикальное положение листьев ночью снижает радиационные потери тепла, а горизонтальное положение днем увеличивает получаемую радиацию.

Весьма важное свойство эндогенных ритмов, составляющее необходимое условие их адаптивной роли, — стабильность при изменениях температуры, иначе была бы невозможна синхронизация жизнедеятельности с суточными циклами среды в природных условиях, т. е. на изменчивом температурном фоне (при разной погоде и т. д.). Для объяснения независимости эндогенных ритмов от температуры (явления, достаточно необычного на фоне общих закономерностей влияния тепла на жизненные процессы) предложен ряд гипотез, например, о взаимной компенсации температурных эффектов разных процессов, одни из которых ускоряются с повышением температуры, а другие замедляются (действительно, для некоторых явлений, участвующих в механизмах эндогенных ритмов, найден температурный коэффициент $Q < 1$).

СЕЗОННАЯ ПЕРИОДИЧНОСТЬ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Ежегодно повторяющимся сезонным изменениям условий существования соответствуют периодические сезонные изменения в жизни живых существ, в том числе растений. Изучение сезонных явлений в жизни растений и их связей с изменениями окружающей среды составляет предмет особой отрасли ботанической науки — фенологии растений, или фитофенологии. Иногда круг изучаемых ею явлений называют «сезонной ритмикой» растений¹.

В течение годичного цикла, начиная с весеннего пробуждения, растения проходят следующие основные этапы сезонного развития, или фенологические фазы (фенофазы):

1. Вегетация² в начале цикла развития (от прорастания семян однолетников или отрастания побегов и развертывания листьев многолетников до образования бутонов).

2. Бутонизация.

3. Цветение.

4. Плодоношение (вслед за этой фазой иногда еще выделяют фазу диссеминации, или рассеивания плодов и семян).

5. Вегетация в конце цикла развития (после окончания плодоношения).

6. Отмирание (для однолетников — полностью, кроме семян, для многолетников — надземных органов у трав или их частей у деревьев, кустарников, кустарничков).

¹ Хотя этот термин широко употребляется, по мнению некоторых ученых, он не совсем правомерен, так как в сезонных явлениях нет ритмической повторяемости в строгом смысле.

² Термин «вегетация» иногда употребляется еще и в другом смысле — для обозначения развития растений в течение всего вегетационного периода; поэтому для различения фенофазы 1 и 5 называют также «вегетативными».

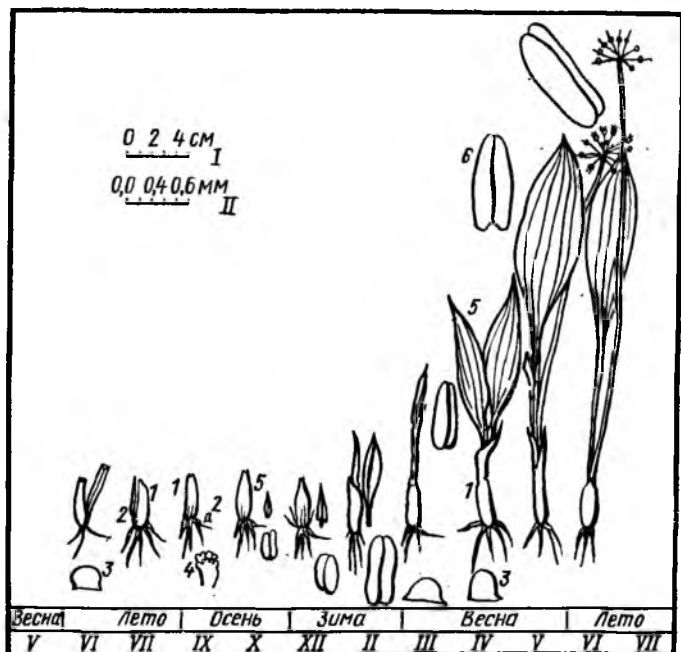


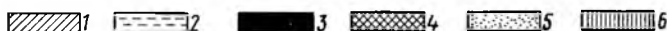
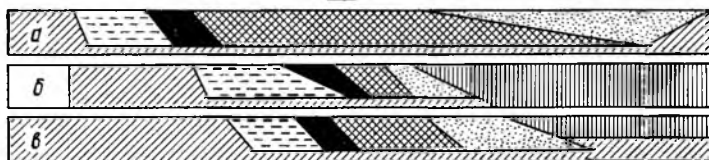
Рис. 218. Годичный цикл морфогенеза лука медвежьего — *Allium ursinum* (по Скрипчинскому В. В. и Скрипчинскому Вл. В., 1965; упрощено):

1 — общий вид луковицы, 2 — зачаток нового побега, 3 — новый конус нарастания, 4 — зачаток цветка (увеличен), 5 — зеленый лист или его зачаток, 6 — пыльник. Масштаб: I — для 1, 2, 5; II — для 3, 4, 6

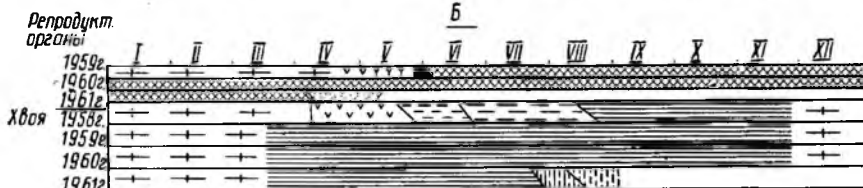
7. Состояние покоя.

В пределах этой общей схемы возможно более дробное подразделение фенофаз или их особое обозначение, зависящее от морфологических и биологических особенностей растений. Например, для древесных видов, у которых очень важно подробно проследить ход весенних явлений, в ходе первой фазы различают отдельные ступени, отражающие развитие листовых почек: «зеленая полоска» (начало раздвигания почечных чешуй), «зеленый конус» (раскрывание чешуй), развертывание листьев или хвоинок и др. Осенью у древесных и кустарниковых пород в пределах фенофазы 6 выделяют подфазы осеннего расцветивания листьев, начала и завершения листопада. Свои особенности имеют фенологические фазы, выделяемые у злаков как в связи с морфологией, так и хозяйственным использованием этой группы. В ходе вегетативной фазы для них различают такие подфазы, как появление всходов, кушение (образование боковых побегов), выход в трубку (рост стебля у главного побега — удлинение междоузлий стебля и образование соломины). Фазе бутонизации соответствует колошение, а цветение определяется по раскрытию цветковых чешуй и вы-

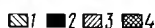
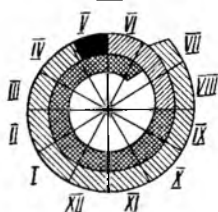
А



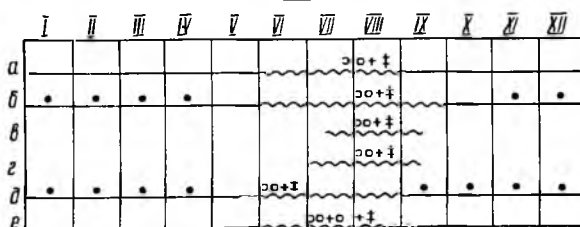
Б



В



Г



—1 ~2 ≈3 ≈4 +5 ±6 *7

Д



—1 ---2 ---3 ~~~~~4 ≈≈≈5 ±±±6

Рис. 219. Примеры различных способов изображения фенологического развития и обозначения фенофаз.

А — по Шенникову А. П. (1950):

1 — вегетативное состояние, 2 — бутонизация, 3 — цветение, 4 — созревание плодов, 5 — обменение, 6 — отмирание. Виды (луг): а — *Viola arenaria*; б — *Polygonum bistorta*, в — *Poa pratensis*;

Б — по Елагину И. Н. (1976) для хвойных древесных пород (на рисунке сосна *Pinus sylvestris*):

1 — зимний покой, 2 — набухание почек, 3 — бутонизация, 4 — цветение, 5 — завязывание и созревание плодов, 6 — рассеивание плодов, 7 — распускание почек, 8 — развертывание хвон, 9 — летняя вегетация, 10 — осеннее расцветивание хвон, 11 — осеннее опадение хвон;

бросу пыльцы из пыльников (пылению). В фазе плодоношения выделяют подфазы молочной спелости (зерна), восковой спелости, полного затвердения и осыпания зерновок.

Своеобразен набор фенофаз, отмечаемых для споровых растений. Так, для папоротников выделяют следующие фазы: 1) появление «завитков» — скрученных листьев (вай), 2) их полное развертывание, 3) появление спорангиев на нижней стороне листа, 4) созревание спор и высыпание их из спорангиев, 5) отмирание надземных частей.

Наблюдения за сезонным развитием проводятся путем периодической (ежедневной или реже) регистрации их фенологического состояния. Отмечают легко распознаваемые морфологические изменения. Большую помощь при этом оказывает фиксация последовательных изменений внешнего облика растений (фотографирование, фенологическая гербаризация). В ряде случаев фенологические наблюдения сопровождаются фенометрическими измерениями: отмечается увеличение длины побегов, площади листьев, числа цветков, ширины годичного кольца у деревьев и других показателей. При более углубленных исследованиях регистрируются также изменения эмбриональных зачатков органов растений (рис. 218). Изменение состояния растений в период покоя может быть выявлено несложными экспериментами, например путем периодического помещения зимующих растений или их частей в тепло (см. рис. 79).

На основе фенологических наблюдений устанавливают фенодаты, т. е. календарные даты наступления фенологических фаз. Сроки и продолжительность фенофаз изображают графически в виде фенологических спектров (феноспектров). Предложено несколько систем их обозначений (рис. 219). Некоторые из них отражают как сроки, так и скорость наступления фенофаз в популяции (например, об этом можно судить по углу наклона линий, разделяющих фенофазы, на рис. 219, А).

Сезонным изменениям подвержены не только визуально регистрируемые признаки состояния растений, но и физиологические процессы (примеры см. на рис. 45, 89), динамика которых выявляется на основе инструментальных исследований. Большое значение в «прилаживании» жизни растений к сезонным изменениям среды имеет выработка физиологических адаптаций: сезонные смены

В — по Кожевникову А. В., (1937):

1 — бутонизация, 2 — цветение, 3 — плодоношение, 4 — обсеменение. Вид — *Chamaedaphne calyculata*;

Г — по Калининой А. В. (1954):

1 — отсутствие вегетации при живых покоящихся органах, 2 — вегетация, 3 — бутонизация, 4 — цветение, 5 — плодоношение, 6 — осыпание семян, 7 — наличие отмерших вегетативных органов. Виды (ковыльная степь): а — *Anabasis brevifolia*, б — *Artemisia caespitosa*, в — *Eragrostis minor*, г — *Enneapogon borealis*, д — *Stipa gobica*, е — *Allium polyrrhizum*;

Д — по Серебрякову И. Г. (1947):

1 — изменение листовой поверхности, 2 — зачатки почечных чешуй, 3 — зачатки зеленых листьев, 4 — зачатки соцветий и плодов, 5 — начало, разгар и окончание цветения, 6 — созревание плодов, семян и обсеменение. Виды (еловый лес): а — *Betula verrucosa*, б — *Salix caprea*, в — *Rubus idaeus*, г — *Asarum europaeum*, д — *Oxalis acetosella*, е — *Paris quadrifolia*

порогов и оптимумов основных физиологических процессов (см. примеры на с. 49, 50, 92, рис. 42, 43, 73); сезонное изменение устойчивости к экстремальным воздействиям (см. с. 76, 78, 97 рис. 59, 61, 62, 77, 78).

Весь ход сезонного развития растений связан тесной зависимостью с влиянием внешних условий. В начале вегетационного сезона на фенофазах прорастания, раскрытия почек, облиствения, бутонизации, зацветания и других особенно сильно проявляется действие температуры. Наступление той или иной фенофазы возможно лишь при прогревании воздуха или почвы до определенной пороговой температуры. Так, для большинства древесных пород температурный порог раскрытия почек лежит в пределах 5—10°C, ранневесенние «подснежники» в лесах зацветают, когда почва прогревается до 2—6°C, и т. д. Температурный фон в большой степени влияет не только на срок наступления, но и на продолжительность фенофазы. Зависимость фенологических дат от изменения температуры хорошо иллюстрируется фенологическими картами, на которые наносят даты наступления определенных фенофаз в разных районах в сопоставлении с температурой.

Во второй половине вегетации роль ведущего фактора переходит к фотопериоду, хотя температура также в значительной степени определяет скорость фенологического развития. Как уже указывалось (см. с. 99), осеннее сокращение длины дня служит стимулом для начала подготовки к зиме: листопада, вызревания зимующих побегов, увеличения холодостойкости и т. д.

В сезонных явлениях можно распознать и элементы эндогенной природы — своеобразные проявления «биологических часов» (или, точнее говоря, в применении к сезонным явлениям — «биологического календаря»). Так, в ряде случаев продолжительность фенофаз оказывается более или менее одинаковой независимо от условий: на обширных территориях лесной зоны и субарктических районов длительность созревания некоторых плодов весьма постоянна (у черники 46—49 дней, малины 38—40, брусники 57—60, иван-чая 36—40). Проявлением эндогенных сезонных ритмов являются случаи сохранения самого ритма в аperiodической (неизменной или изменяющейся неритмично) среде. Например, у некоторых древесных пород (дуб, яблоня и другие плодовые) при выращивании их в тропиках сохраняется листопадность; впрочем, есть и обратные примеры, когда листопадные деревья в тропических областях становятся вечнозелеными. Опыт выращивания пустынных эфемеров и эфемероидов в областях умеренного и холодного климата с достаточным количеством летних осадков (Москва, Ленинград, Кольский полуостров и др.) показал, что среди них также есть виды с эндогенно закрепленной ритмикой, в любых условиях сохраняющие «эфемерность», т. е. короткую вегетацию и длительный покой; но есть и такие, которые в благоприятных условиях увлажнения становятся длительновегетирующими.

В целом благодаря сочетанию внешних влияний и эндогенно закрепленных особенностей сезонная ритмика растений синхрони-

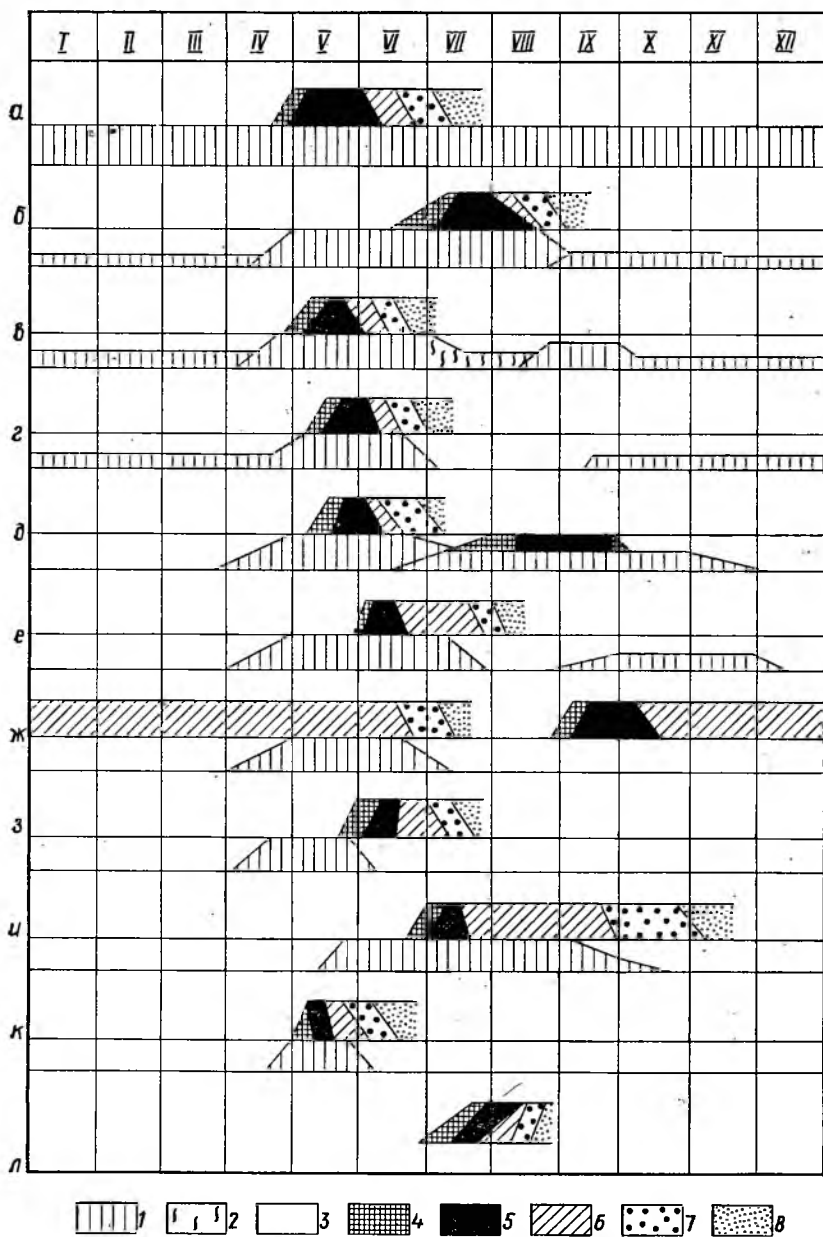


Рис. 220. Основные феноритмотипы растений (по Łukasiewicz A., 1967; Боровой И. В., 1967).

Фенологические фазы: 1 — вегетация, 2 — полупокой, 3 — покой, 4 — бутонизация, 5 — цветение, 6 — плодоношение, 7 — зрелые семена, 8 — рассеивание семян; а-л — см. объяснения в табл. 25

Таблица 25. Феноритмотипы растений в основных природных зонах СССР
(по Борисовой И. В., 1972)

Группа феноритмотипов	Феноритмотип		
	название	характеристика	примеры
I. Длительновегетирующие	Вечнозеленые	Листья живут больше года (14—16 месяцев) и более; безлистного состояния побегов не бывает.	<i>Asarum europaeum</i> , виды рода <i>Pirola</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (рис. 220, а)
	Летне-зимнезеленые	Все время имеют зеленые листья за счет двух или трех генераций, сменяющих друг друга в течение года. Также степные растения с периодом летнего полупокоя, за которым следует возобновление вегетации	<i>Briza media</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Veronica incana</i> (рис. 220, б) <i>Festuca sulcata</i> , <i>Stipa lessingiana</i>
	Летне-зимнезеленые с кратковременным периодом осеннего покоя	Начало развития поздней осенью (после дождей), конец — ранней осенью следующего года. Покой 1—2 месяца. Две генерации листьев	<i>Plantago lanceolata</i> , <i>Achillea filipendulina</i> (рис. 220, в)
	Осенне-зимне-весеннезеленые с периодом летнего покоя	Вегетация с осени до весны; на лето сбрасывают листья	<i>Ranunculus illyricus</i> , <i>Allium caesium</i> (рис. 220, г)
II. Коротковегетирующие	Весенне-летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя	Вегетация с весны до осени; сбрасывают листья осенью	Листопадные деревья и кустарники, многие лесные, луговые и степные травы: <i>Ranunculus auricomus</i> , <i>Heracleum sibiricum</i> , <i>Lamium album</i> (рис. 220, д)
	Весенне-осеннезеленые с периодом летнего и зимнего покоя	Две генерации листьев (весенняя и осенняя), разделенные периодами покоя. У некоторых видов рода <i>Colchicum</i> и <i>Crocus</i> осеннее цветение и зимнее плодоношение (рис. 220, ж)	<i>Centaurea mollis</i> , <i>Papaver orientale</i> (рис. 220, е)

Группа феноритмотипов	Феноритмотип		
	название	характеристика	примеры
III. Эфемерные	Весенне-ранне-летнезеленые с периодом летне-осенне-зимнего покоя (гемизфемероиды)	Вегетация с весны до середины лета	<i>Adonis wolgensis</i> , <i>Dentaria bulbifera</i> , <i>Ferula caspica</i> (рис. 220, з)
	Летне-осеннезеленые с периодом зимне-весеннего покоя	Вегетация с начала лета до осени (иногда включая часть ее)	<i>Euphrasia tatarica</i> , <i>Odontites serotina</i> (рис. 220, и)
	Весеннезеленые с периодом летне-осенне-зимнего покоя (эфемеры и эфемероиды)	Вегетация только весной	<i>Corydalis halleri</i> , <i>Scilla sibirica</i> , <i>Gagea lutea</i> , <i>Tulipa patens</i> , <i>Erophila verna</i> , <i>Alyssum desertorum</i> (рис. 220, к)
	Летнезеленые с периодом осенне-зимне-весеннего покоя		<i>Orobanche coerulescens</i> , <i>Filago arvensis</i>

зируется с климатической ритмикой. Синхронизация обеспечивается не только необходимыми темпами фенологического развития, но и пластичностью растений, позволяющей «прилаживать» сезонное развитие к неодинаковым погодным условиям разных лет.

Продолжительность активных и покоящихся фаз у разных растений неодинакова и зависит от их происхождения и современных условий произрастания. Различают несколько основных типов сезонного развития — фенологических типов, или феноритмотипов. В один и тот же феноритмотип входят растения со сходными сроками начала и конца вегетации, сходной длительностью ее, а также с одинаковой периодичностью развития листьев, сходным зимним состоянием. Феноритмотипы цветковых растений, выделенные на основе изучения сезонного развития в основных природных зонах нашей страны, представлены в табл. 25 и на рис. 220. Пока еще не разработана классификация феноритмотипов для споровых растений. Многие из них (листолюбные мхи, печеночники, лишайники) относятся к вечнозеленым, однако в силу своеобразия ростовых процессов заслуживают выделения в особые подгруппы, отличные от вечнозеленых цветковых растений.

Важно отметить, что в разных районах, отличающихся по географическому положению и сезонной динамике климатических факторов, один и тот же вид растений может иметь разный ход сезонного развития и, следовательно, принадлежать к разным феноритмотипам. Например, в западноевропейских лиственных лесах

звездчатка ланцетовидная — *Stellaria holostea* и ясменник пахучий — *Asperula odorata* вечнозеленые, а в восточноевропейских дубравах — весенне-летне-осеннезеленые; виды рода смолоносница — *Ferula* в пустынях эфемероиды, в степях — гемизфемероиды.

Состав феноритмотипов в растительных сообществах, так же как и преобладание тех или иных типов, связаны с климатическими условиями района и их сезонной динамикой, особенностями фитолимата (например, условиями перезимовки растений), историей формирования растительного покрова. Показано, например, что в тундрах преобладают летнезеленые виды, в лесах таежного типа — летнезеленые и вечнозеленые, в широколиственных лесах — летнезеленые и эфемероиды, в пустынях — эфемеры и эфемероиды.

МНОГОЛЕТНИЕ ЦИКЛИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СРЕДЕ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

Известно, что активность Солнца подвержена многолетним циклическим колебаниям довольно сложного характера, которые являются результатом наложения нескольких циклов — 11-летнего, 35-летнего, ооловековых и, возможно, еще более длительных. Эти колебания оказывают заметное влияние на жизнь растений, как непосредственное, так и косвенное, через циклические многолетние изменения климата, зависящие от солнечной активности. Растения реагируют на них изменением интенсивности физиологических процессов и прежде всего темпами образования органического вещества, величиной его годичной продукции. Вот почему по изменениям и колебаниям величины годичного прироста многолетних растений (в первую очередь стволов долгоживущих деревьев) можно определить периодичность колебаний внешних условий. Еще в 1892 г. лесовод Ф. Н. Шведов в работе «Дерево как летопись засух» обратил внимание на то, что годичные кольца на срезе стволов белой акации распределены неравномерно, образуя определенные сгущения и разрежения, которые он связал с чередованием влажных и засушливых лет. В 20—30-х годах нашего века американский ученый А. Дуглас нашел, что у одного из долгожителей растительного мира — мамонтова дерева (*Sequoia sempervirens*)

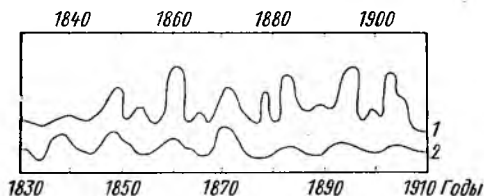


Рис. 221. Прирост деревьев (1) и солнечная активность (2) (по Douglass A., 1936, с использованием суммарных данных о приросте деревьев в лесах Англии, Норвегии, Швеции, Германии, Австрии)

3200-летнего возраста — более широкие и более узкие годичные кольца чередуются с правильной закономерностью — 10—12-летним циклом, отражающим, по мнению исследователя, соответствующие циклы солнечной активности. В последующие годы развилась особая отрасль биохронологии — дендрохронология (исследование динамики годичных при-

ростов деревьев в связи с изменениями внешней среды), которая накопила много материалов, подтверждающих точку зрения Дугласа о совпадении циклов неравномерного прироста с циклами солнечной активности. На секвойях были обнаружены и более длительные циклы колебания прироста — 84-летние и даже 600-летние. Вместе с тем, как видно на рис. 221, многолетние колебания прироста деревьев и солнечной активности не строго параллельны, поскольку на жизнедеятельность деревьев влияют изменения и других, более локальных причин. Таким образом, по образному выражению одного автора, «каждый встреченный на нашем пути пень — не только фундамент когда-то работавшего бюро погоды, но и миниатюрная обсерватория, дающая огромную информацию о жизни Земли и Космоса».

Поскольку колебания солнечной активности влияют на жизнь растений весьма сложным путем, в том числе через изменение атмосферных процессов, не удивительно, что в районах со сходными закономерностями атмосферных явлений отмечается синхронность колебаний прироста деревьев. По дендрохронологическим данным, такая синхронность отмечена, например, для северных континентальных районов Полярного Урала и Внутренней Аляски.

Дендрохронологические исследования имеют большое индикаторное значение, позволяя по колебаниям прироста реконструировать колебания климатических условий в прошлые десятилетия и даже столетия в случае отсутствия прямых метеорологических данных.

Определенные закономерности многолетних изменений в фенологическом развитии растений удается установить при анализе длительных наблюдений, проводившихся несколько десятков и даже сотен лет. Например, на основе 129-летних наблюдений за весенним развитием древесных растений в парке Ленинградской лесотехнической академии при соответствующей математической обработке удалось выявить циклические изменения сроков начала весеннего развития (31-летние циклы и более короткие — 7—8-летние). Как видно на рис. 222, хорошо заметна и общая фенологическая тенденция: запаздывание весеннего развития в конце прошлого века и постепенное его ускорение, начиная с 1890 г. до наших дней, в связи с общеклиматической тенденцией.

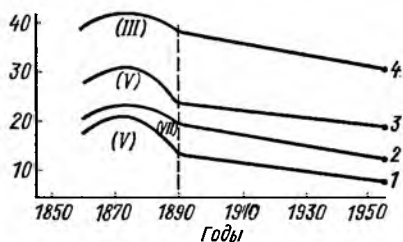


Рис. 222. Многолетние фенологические данные для Ленинграда (математически сглаженные ряды) (по Булыгину Н. Е. и Довгулевицу З. Н., 1974): 1 — начало облиствения березы бородавчатой, 2 — зацветание липы мелколистной, 3 — зацветание черемухи обыкновенной, 4 — даты перехода средней суточной температуры через 0°C весной. По оси ординат — условные фенодаты, приведенные к месяцу, указанному в скобках римской цифрой

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ВИДА

На протяжении ареала, занимаемого видом, растения произрастают далеко не в одинаковых местообитаниях (за исключением случаев крайне ограниченных ареалов). В пределах ареалов широко распространенных видов изменяются климатические условия (приход солнечной радиации, длина дня, длина вегетационного сезона, его обеспеченность теплом и т. д.); в сравнительно небольших районах разные группы растений одного и того же вида могут оказаться на разных элементах рельефа, различных почвах, в составе различных растительных сообществ (например, на лугу или на опушке леса, в кустарниковых зарослях). К этой пространственной неоднородности экологических условий следует добавить еще их временную изменчивость, как регулярную (паводки в пойме, смена освещенности под пологом лиственных лесов), так и случайную (изменения среды после пожаров, опустошительных нашествий вредителей и т. п.).

Следовательно, чтобы существовать в условиях, меняющихся в определенных пределах, вид внутри ареала должен быть адаптирован не к строго определенному значению экологических факторов, а к известной амплитуде их изменения¹. Эта адаптация достигается разными путями: или широкой экологической пластичностью — широтой «нормы реакции», или дифференциацией внутри вида различных экологических групп, приуроченных к разным местообитаниям. Эти группы могут быть ненаследственными (т. е. носить характер модификации) или наследственными (т. е. различаться и по генотипу).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МОДИФИКАЦИИ

В ряде случаев морфофизиологические изменения у растений, появляющиеся в ответ на изменения среды, обратимы и сохраняются только до тех пор, пока растение не окажется в прежних условиях существования, после чего особь (или ее ближайшее потомство) возвращается к исходной форме. Такие изменения — не что иное, как проявление модификационной изменчивости. По определению А. А. Корчагина, модификация есть отклонение от нормального (типичного) фенотипа, осуществляемое при отклонении от нормы комплекса условий существования. Она может иметь как адаптивный, так и безразличный характер.

¹ Речь идет в первую очередь о географически широко распространенных и экологически эвритопных видах; стенотопные виды даже при обширном ареале избирают местообитания с относительно постоянным сочетанием факторов.

Модификационные формы растений, приуроченные и приспособленные к определенным местообитаниям, называют экадами. Например, на верховых болотах по мере нарастания мохового покрова и слоя торфа образуются болотные формы сосны *Pinus sylvestris*, отличающиеся карликовым ростом, мелкими шишками, укороченной хвоей. Одно время болотную сосну даже относили к особому виду. Однако после осушения болота такие сосны резко увеличивают прирост и приобретают морфологические признаки, свойственные обычным лесным особям. Другой яркий пример образования экад в зависимости от изменения среды — наземная и водная формы лютика разнолистного (*Ranunculus diversifolius*), стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*), жерушника земноводного (*Roripa amphibia*) и некоторых других растений-амфибий.

Продолжительность сохранения экад после возвращения в исходные условия у разных видов неодинакова. Так, у сосны нормальный рост начинается сразу же после мелиорации болота, а горная карликовая экада осины только через четыре года после пересадки в равнинные условия возобновляет прямостоячий рост.

ЭКОТИПЫ

Продолжительное — из поколения в поколение — существование популяций вида в различающихся местообитаниях приводит к формированию внутри вида наследственных групп, приуроченных и приспособленных к определенным условиям, — экотипов¹.

Представление о внутривидовой экологической дифференциации зародилось еще в начале века и четко оформилось в 20-х годах благодаря работам шведского ботаника Г. Турессона, автора учения об экотипах. Он подчеркивал, что экотипы (или, по терминологии некоторых других авторов, экологические расы) отличаются от модификаций тем, что морфологические изменения, выработанные у растений в процессе адаптации к определенным местообитаниям, наследственно закреплены. Они сохраняются и проявляются и в условиях, значительно отличающихся от тех, которые вызвали их формирование. Так, экотипы ежи сборной — *Dactylis glomerata* из поймы и с суходольного луга, пересаженные на одну и ту же грядку, сохраняют различия в высоте, форме роста, скорости развития, интенсивности плодоношения, анатомическом строении листьев и т. д. (рис. 223). Практический прием, позволяющий отличить экотипы от экад и экотипическую изменчивость от модификационной, — выращивание видовых популяций из разных местообитаний в ботанических питомниках, лабораторных установках, фитотронах, т. е. на одинаковом экологическом фоне, на котором экотипы сохраняют свои различия, а экады — теряют их.

¹ От термина «экотип» следует отличать термин «экологический тип» — группу растений разных видов, выделяемую по их сходному отношению к какому-либо экологическому фактору (например, ксерофиты, гигрофиты, мезофиты, олиготрофы, эутрофы, мезотрофы, нитрофилы и т. д.).

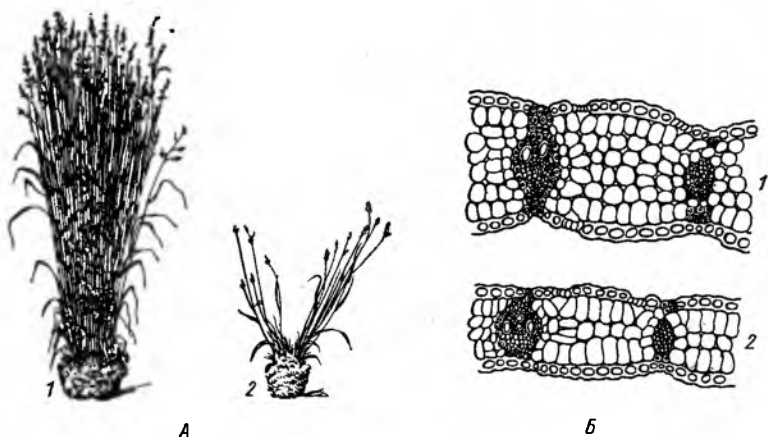


Рис. 223. Экотипы ежи *Dactylis glomerata* (по Карандиной С. Н., 1948).
 А — внешний облик; Б — поперечный срез листа:
 1 — пойменный экотип, 2 — экотип, растущий на галечно-щебенчатых почвах

В однородных условиях у разных видов в процессе конвергентной эволюции формируются сходные экотипы. Г. Турессон в свое время выделил одинаковые экотипы у ряда широко распространенных травянистых видов: полевые (*оесотурис campestris*), песчаные (*оес. arenarius*), экотипы засоленных почв (*оес. salinus*), высокогорные (*оес. alpinus* и *оес. subalpinus*). Более крупные группы различают в связи с факторами, формирующими экотипы:

1. Климатические экотипы возникают под влиянием преимущественно климатических различий. Обычно хорошо различаются у видов с обширным ареалом, заходящим в разные климатические или высотные пояса, например у сосны обыкновенной — *Pinus sylvestris*. В так называемых географических посадках (культурах образцов древесных пород разного географического происхождения на одной и той же территории) неоднократно было показано, что сосна из северных частей ареала (например, с Кольского полуострова) заметно отличается от среднерусской и тем более кавказской *Pinus sylvestris* более медленным

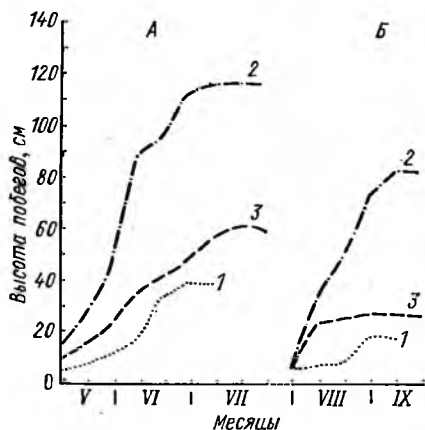


Рис. 224. Различные ростовые процессы у разных климатипов лисохвоста *Alopecurus pratensis* при выращивании в питомнике (по Стрелковой О. С., из Шенникова А. П., 1950).

А — рост побегов; Б — отрастание побегов после срезания

Климатипы: 1 — северно-русский, 2 — центрально-русский, 3 — украинский

ростом, мелкой хвоей, формой кроны и т. д. Хорошо выражены климатипы у многих широко распространенных луговых трав (рис. 224). Так, у костра безостого — *Bromus inermis* южный климатип в отличие от северного имеет более глубокие корни, низкие прямостоячие стебли, более узкие и жесткие листья, покрытые восковым налетом. У видов, ареал которых заходит в горы, можно выделить особые горные климатипы, нередко приуроченные к определенной высоте. Растущая в Крыму горная астра (*Aster amellus*), взятая с высоты 1300—1500 м, при выращивании на грядке питомника сохраняет меньшую высоту стебля, более крупные цветки, более ранние сроки созревания по сравнению с низкогорным экотипом того же вида, взятым с высоты 500 м.

2. Эдафотипы — экотипы, сформированные под влиянием почвенно-грунтовых условий. Хороший пример представляют эдафотипы луговых трав — ежи, костра, канареечника и др., растущие в поймах на щебнисто-галечных и рыхлых песчаных почвах. В культуре они различаются урожайностью, формой роста, деталями анатомо-морфологического строения.

3. Ценотипы — экотипы, возникшие под влиянием ценотического окружения (т. е. сформировавшиеся в разных растительных сообществах) или под влиянием других биотических факторов. В составе вида *Dactylis glomerata* есть ценотипы, приуроченные к пойменным лугам, лесным опушкам, а также растущие под пологом лесов. Известны пастбищные ценотипы травянистых видов (например, тимopheевки), приспособившиеся к вытаптыванию и стравливанию животными. Они отличаются такими адаптивными чертами, как приземистый, распластаный рост, способность к усиленному кущению и быстрому отрастанию. Среди сорных растений есть ценотипы, адаптированные к совместному существованию с определенными сельскохозяйственными культурами: например рыжик посевной — *Camellna sativa* образует ряд ценотипов, соответствующих определенным сортам и экотипам льна, посевы которого он засоряет.

Следует заметить, что разделение экотипов на группы климатифо- и ценотипов в значительной мере условно: ясно, что с изменением климатических влияний меняются и почвенные условия, и характер биотического окружения. Вот почему при выделении этих групп экотипов речь может идти лишь о преобладающей (но не единственной) причине их возникновения.

Непременное условие существования разных экотипов одного и того же вида — их пространственная изоляция. Каждый экотип занимает свой ареал не только в смысле экологическом, но и географическом. Пространственное распределение экотипов вида неоднородно: обычно вид представлен наибольшим числом экотипов в центрах видообразования. В крайних условиях существования близко к границам ареалов экотипический состав вида более однокобразен.

Вид можно рассматривать как совокупность экотипов. Есть виды, сравнительно монолитные в экологическом отношении, и есть

весьма полиморфные, имеющие много экотипов. Это особенно относится к видам с обширными и разнообразными по местообитаниям ареалами. Такие виды доставляют много затруднений систематикам, поскольку четко разграниченные экотипы иногда описывают как самостоятельные виды или разновидности, а иногда включают в состав сборного вида (примеры — некоторые полыни, кермеки и др.).

Разделение на экотипы встречается не только среди автотрофных растений. Многие паразитические виды состоят из внутривидовых групп, приуроченных к определенным хозяевам и до некоторой степени аналогичных экотипам (в применении к паразитам или полупаразитам они еще именуется физиологическими расами). Частичный паразит древесных пород — омела *Viscum album* имеет расы, встречающиеся только на лиственных или только на хвойных породах (последняя иногда описывается как самостоятельная разновидность var. *abietinum*). Известны расы гриба фитофторы, паразитирующие на определенных сортах картофеля.

Морфофизиологические основы дифференциации экотипов. Уже неоднократно упоминалось, что многие экотипы различаются по таким морфологическим признакам, как размеры растений, форма роста (кроны), величина и строение листьев (хвои) и пр. Различия формы — наиболее обычные и легко наблюдаемые признаки экотипов. В ряде случаев они имеют ярко выраженный адаптивный характер (распластанное по земле положение листьев у пастбищных экотипов одуванчика и подорожника; приземистые формы роста у горных экотипов). Однако не всегда морфологические особенности экотипов можно прямо связать с особенностями среды; возможно, иногда они коррелятивно связаны с другими, более глубокими изменениями жизнедеятельности растений. Так, в дубово-грабовых и буковых лесах Польши описаны два географических экотипа ясенника пахучего (*Asperula odorata*) — с узкими и широкими листьями, сохраняющие этот признак и в культуре. В этом случае нет явного соответствия между формой листа и особенностями условий, влияющих на формирование листовой пластинки, поскольку микроклиматические условия в местообитаниях этих экотипов сходны.

Если на первых этапах исследования экологической дифференциации вида экотипы различали в основном по внешним признакам, легко распознаваемым с помощью несложных измерений, то в последние годы все большее внимание уделялось наследственно закрепленным особенностям физиологических процессов растений из разных местообитаний, т. е. физиологическим основам и механизмам дифференциации экотипов. В широких масштабах такие исследования стали возможны с появлением лабораторий искусственного климата (фитотронов), где можно анализировать физиологические адаптации экотипов, выращивая их при любом запрограммированном сочетании экологических режимов, а также испытывая их реакцию на изменение интенсивности фактора (определение положения оптимума и других кардинальных точек). К на-

стоящему времени известно много фактов, свидетельствующих о глубоких сдвигах физиологических процессов у экотипов одного и того же вида, приуроченных к разным местообитаниям.

Физиологической основой формирования экотипов можно считать способность растений к «перестройке» физиологических процессов соответственно изменениям окружающей среды и к ее сохранению в течение определенного времени. Такая перестройка может достигаться довольно быстро. Например, после выращивания молодых саженцев древесных пород в течение двух-трех лет в различных условиях освещенности впоследствии у них и в одинаковых условиях сохраняется адаптация к световым условиям выращивания, что выражается, в частности, в различии световых кривых фотосинтеза (см. рис. 41). Культивирование некоторых водорослей при высоких и низких температурах уже через несколько дней приводит к соответствующему сдвигу устойчивости к холоду и нагреву и к расчленению первоначального образца на группы «теплых» и «холодных» растений. Такие различия, возникающие первоначально в рамках эколого-физиологических модификационных изменений, при длительном воздействии изменившейся среды могут перейти в разряд наследственно закрепленных и стать физиологической основой образования экотипов.

Примеры экотипов, различающихся по интенсивности физиологических процессов, приводились в предыдущих главах. Добавим к ним здесь еще несколько.

Различие в интенсивности фотосинтеза у северных и южных климатипов древесных пород было не раз продемонстрировано в географических посадках. Южные формы обычно отличаются более интенсивным фотосинтезом, что обуславливает их более быстрый рост. Есть данные и об экологических различиях водного режима: у саженцев различных климатипов дуба черешчатого, а также у мезофильных и ксерофильных экотипов канадской хвойной породы *Tsuga canadensis* в условиях питомника сохраняются особенности транспирации (величина потери воды, ее сезонный ход). У ксерофильных форм транспирация в начале вегетации повышена, а затем быстро падает, что соответствует условиям водообеспеченности в природных местообитаниях этих экотипов.

Обширные и разносторонние исследования, проведенные в недавние годы американскими учеными с использованием фитотронов, позволили обнаружить существенные сдвиги в процессах газообмена, водного режима, роста у географических и высотных рас таких широко распространенных видов, как золотая розга — *Solidago virga aurea*, кисличник двупестичный *Oxyria digyna*, василистник альпийский — *Thalictrum alpinum*, губастик главный — *Mimulus cardinalis* и др., так же как и у экотипов, происходящих из хорошо освещенных и затененных местообитаний. Удалось показать, что экотипические различия обнаруживаются и на уровне ферментных систем: так, у теневых экотипов *Solidago virga aurea* активность одного из ключевых ферментов фотосинтеза — рибуле-

зодифосфаткарбоксилазы (РДФ-карбоксилазы) значительно ниже, чем у световых экотипов того же вида.

Следует отметить, что формирование внутри вида экотипов с четко выраженными физиологическими особенностями не обязательно связано с различиями условий на протяжении больших пространств, охватывающих разные климатические или высотные

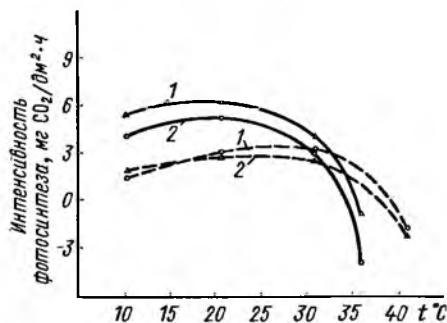
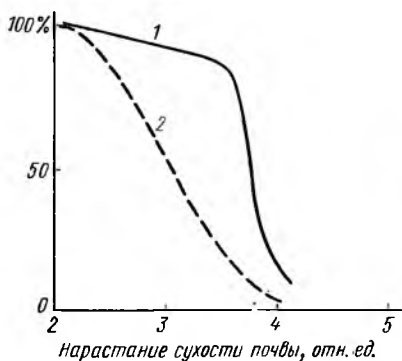


Рис. 225. Зависимость скорости роста листа от увлажнения почвы у экотипов сердечника лугового — *Cardamine pratensis* из участков луга, различных по увлажнению (по Souchon Ch., 1972).

Экотипы: 1 — из мезофильной зоны луга, 2 — из гидрофильной зоны (с избыточным увлажнением). По оси ординат — рост листа в процентах от максимального

Рис. 226. Сдвиг температурного оптимума фотосинтеза под влиянием условий выращивания у *Oxyria digyna* (по Billings W. a. Godfrey P., 1958):

1 — арктическая популяция (Исландия), 2 — горная (Колорадо). Сплошная линия — растения, выращенные при 4–10°C, пунктир — при 21–32°C

зоны, но может быть вызвано и неоднородностью среды на сравнительно небольших участках. В этом отношении интересный пример представляет сердечник луговой — *Cardamine pratensis*, экотипический состав которого подробно исследовался в окрестностях Парижа. Оказалось, что на одном и том же лугу — иногда буквально в двух шагах — растут особи, принадлежащие к разным экотипам, одни из которых приурочены к более сухим участкам, другие — к более сырым, третьи держатся ближе к опушке леса, в небольшом затенении. При выращивании образцов *C. pratensis* из этих микроместообитаний на выровненном экологическом фоне (в фитотроне) у них отмечена разная скорость роста (рис. 225), интенсивность фотосинтеза, а также неодинаковое отношение фотосинтеза к свету. Даже число хромосом у них не совпадало, что говорит о далеко зашедшей дифференциации наследственных различий.

Экотипические различия проявляются не только в интенсивности физиологических процессов, но и в положении их экологических оптимумов. Об этом свидетельствуют, например, сравнение температурных оптимумов фотосинтеза у высотных популяций одного и того же вида (рис. 226), показатели активности процесса

фотосинтеза у представителей светолюбивых и теневыносливых экотипов (рис. 227).

Весьма наглядно различие устойчивости разных экотипов к крайним температурам. Есть убедительные примеры большей холодостойкости северных рас многих древесных пород, высокогорных экотипов кустарников, кустарничков и травянистых видов. Некоторые исследователи считают холодостойкость экотипов столь прочно закрепленным признаком, что включают ее в число конституционных признаков. Что касается жаростойкости экотипов, то она не всегда связана с климатическими особенностями мест происхождения. Это показано, в частности, на некоторых древесных породах, например австралийских эвкалиптах, а также на многих широко распространенных мхах и лишайниках, у которых различие устойчивости к нагреву в связи с климатическими условиями проявляется лишь на уровне вида, а внутривидовые различия, как правило, отсутствуют. Вместе с тем есть данные о более высокой устойчивости к нагреву у южных популяций по сравнению с северными у видов с обширным ареалом, например у *Oxyria digyna*, встречающейся на американском континенте от Колорадо и Калифорнии до Аляски и Гренландии. Выше (с. 77) уже шла речь об экотипических различиях теплоустойчивости фукусовых водорослей из литоральных и глубоководных зон.

Если ареал вида достаточно обширен, то его популяции в разных районах находятся в условиях, различающихся не только по количественным значениям экологических факторов, но и по характеру их сезонной динамики. Продолжительность вегетационного сезона, сроки и скорость наступления весны, длительность лета, особенности осенне-зимнего периода не могут не наложить отпечаток на характер сезонной ритмики местных экотипов и на их экологические реакции, контролирующие сезонное развитие. Поэтому правомерно предполагать, что и в этом плане может проявляться дифференциация вида на экотипы или подобные им группы.

Действительно, есть много фактов, свидетельствующих о том, что в разных частях ареала отношение растений к факторам, определяющим сроки и ход сезонного развития, неодинаково и что эти различия носят генотипический характер. Температурные поро-

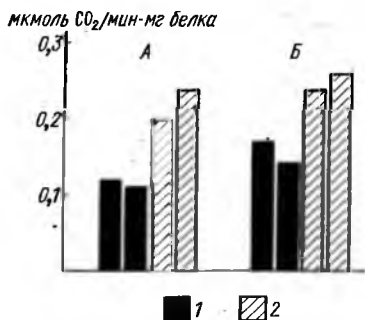


Рис. 227. Некоторые показатели фотосинтетической активности у экотипов золотой розги — *Solidago virga aurea*, приуроченных к различно освещенным местобитаниям (по Björkman O., 1968). А — интенсивность фотосинтеза при световом насыщении; Б — активность фермента РДФ-карбоксилазы.

1 — «теневые» экотипы из-под полога леса, 2 — «световые» экотипы с открытого места (в опыте оба содержались при одинаково сильном освещении)



Рис. 228. Различия глубины покоя у разных географических популяций чнстя-
ка весеннего — *Ficaria verna*:

А — из Белгородской области; Б — из Франции. Растения с лета были прико-
паны в лесу. Изображено их состояние через 10 дней после внесения в тепло:
в октябре (верхний ряд) и в феврале (нижний ряд)

ги прорастания семян у северных экотипов широко распространены видов в целом ниже, чем у южных, так же как и температуры, необходимые для начала весеннего отрастания у многолетников. Выше (гл. II, с. 61) уже говорилось о дифференциации фотопериодических экотипов у видов с ареалом, охватывающим разные широты. Критическая длина дня, вызывающая переход к цветению, у этих экотипов соответствует летним фотопериодам на данной географической широте. У образцов из крайних широтных точек ареала ее различие может достигать нескольких часов.

Как известно, глубина осенне-зимнего покоя и сроки его наступления неодинаковы у растений одного и того же вида в районах с разным климатом. На первый взгляд, это должно быть целиком связано со сроками и характером зимы (чем раньше наступает и дольше длится зима, тем продолжительнее покой). Однако экспериментально удается показать, что и в одинаковых условиях растения разных климатипов обнаруживают различие в характере покоя, отражающее сезонный климатический ритм района происхождения. Как видно на рис. 228, у лесного эфемероида чистяка весеннего (*Ficaria verna*) из лесостепной зоны СССР глубокий покой длится до конца декабря — начала января, а у образца того же вида из Центральной Франции способность к возобновлению развития обнаруживается уже в октябре, т. е. покой практически почти отсутствует. Это вполне соответствует условиям очень мягкой, практически бесснежной зимы, где вегетация чистяка может продолжаться всю зиму.

Наследственные различия сроков и скорости сезонного развития у экотипов из районов с разной длительностью вегетационного периода были неоднократно подтверждены экспериментально для разных видов. Результаты одного из таких опытов изображены на рис. 229. Проводилась пересадка целых дернин лугового травостоя с преобладанием злака андропогона метельчатого (*Andropogon scoparius*) из разных высотных зон в питомник в равнинном районе. Оказалось, что высокогорные варианты и на равнине сохранили сжатые сроки развития соответственно короткому лету в горах.

Подобные данные были получены и в географических посадках древесных пород. Так, при культуре сосны *Pinus sylvestris* в Австрии у образцов из Скандинавии и северных районов рост заканчивается на 2—3 недели раньше, чем у сосны из Швейцарии.

Способность растений к выработке ритмов развития, соответствующих климатической ритмике местообитаний, а так-

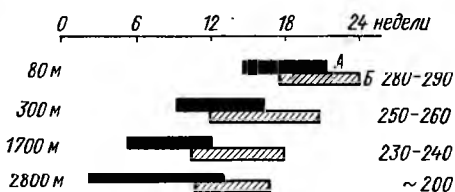


Рис. 229. Сроки цветения злаков пересаженных из разных высотных поясов на равнину (по McMillan C., 1967).

А — *Andropogon scoparius*; Б — *Sorghastrum nutans*. Цифры слева — высота места произрастания над уровнем моря, цифры справа — продолжительность вегетационного сезона в днях

же длительному сохранению этих ритмов послужила основой образования наследственно закрепленных сезонных рас или форм, возникших в результате эволюции в разных по климату районах ареала. Такие сезонные расы известны у дуба черешчатого: у ранней расы *Quercus robur* var. *praesox* сезонное развитие начинается на 15—30 дней раньше, чем у поздней *Q. robur* var. *tardiflora*, более требовательной к теплу. Обе расы различаются скоростью роста и некоторыми анатомо-морфологическими особенностями. В настоящее время они занимают один и тот же ареал и сходные местообитания (правда, есть указания на то, что в лесостепной зоне повышенные элементы рельефа предпочитает ранняя раса дуба, а в лесной, наоборот, поздняя раса). Как считал акад. В. Н. Сукачев, сезонные расы дуба сформировались в послеледниковый период, в изолированных «убежищах» на разных широтах (ранняя — в более северных районах, поздняя — в более южных), а при последующем расселении произошло их смешение. Подобные сезонные расы известны и у осины.

СИСТЕМА ВНУТРИВИДОВЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Экотипы — наиболее четко различаемые и наиболее хорошо изученные внутривидовые группы, существование которых обусловлено различиями условий внутри ареала вида. Но это не единственные формы внутривидовой экологической дифференциации, поскольку сами экотипы имеют довольно сложную природу и состоят из экологически и генетически неоднородных элементов. Их соотношение в экологической структуре вида схематически изображено на рис. 230.

В пределах территории, занятой экотипом, можно выделить его отдельные популяции — относительно обособленные поселения особей, занимающие определенные территории и способные к самовоспроизведению. Поскольку для популяций растений территориальная обособленность чаще всего одновременно означает принадлежность к определенному растительному сообществу (ценозу), то в литературе их часто называют ценопопуляциями.

Кроме территориальной обособленности ценопопуляции различаются составом и соотношением разных биотипов. (Биотип — низшая элементарная внутривидовая единица, объединяющая всех генотипически однородных особей вида; иными словами — группа особей, отличающаяся от другой группы хотя бы одной мутацией.)

Некоторые авторы в пределах ценопопуляции выделяют отдельные экоэлементы. Этим термином обозначают группу биотипов с общими приспособительными свойствами, но территориально не обособленную, а произрастающую в популяции вместе с другими экоэлементами. Имея нерасщепляющийся комплекс признаков, наследуемый как единое целое, экоэлементы способны обособляться из популяции в соответствующих местообитаниях и образовывать самостоятельные экотипы. Они представляют первичный материал для отбора — зачатки экотипов. Необходимое

условие процесса обособления разных экоэлементов — их изоляция, препятствующая скрещиванию (биологическая, физиологическая, генетическая). Пример биологической изоляции — одновременное сезонное положение фенологических фаз, в частности, разные сроки цветения групп особей, которые делают невозможным пере-

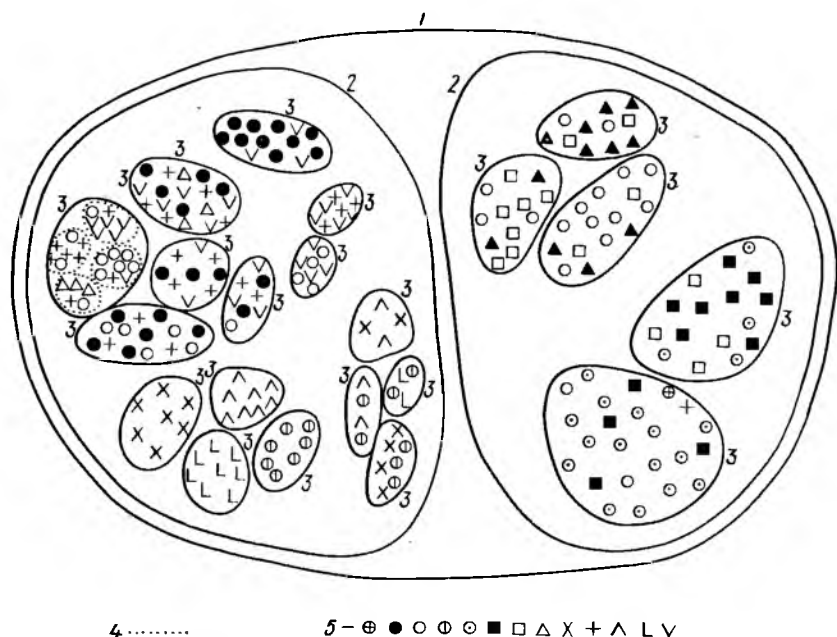


Рис. 230. Схема соотношения внутривидовых экологических групп различного объема (по Корчагину А. А., 1964, с изменениями):

1 — вид, 2 — экотипы, 3 — ценопопуляции, 4 — морфобиологические группы (изореагенты), 5 — биотипы

крестное опыление у этих групп. В результате в одной и той же популяции могут возникнуть «фенологические формы», «фенологические расы» (так разные авторы называют этот тип экоэлементов). Например, известны фенологические расы погремка — *Alectorolophus*, цветущие до покоса и после него и относимые иногда даже к разным видам (*A. vernalis* и *A. polycladus*). Особенно большое число фенологических форм отмечается среди видов, растущих при резких колебаниях погодных условий (у эспарцетов и овсяниц в долинах Кавказа, у кок-сагыза — *Taraxacum kok-saghyz* в долинах Тянь-Шаня и др.)

Интересно, что биологическая изоляция экоэлементов, ведущая к расчленению вида, возможна при разрыве сроков их цветения, измеряемом не только днями, но и часами. Это относится прежде всего к анемофильным злакам, у которых цветение (раскрывание пыльников) носит «взрывной» характер и длится очень

недолго — иногда не более нескольких минут. В ценопопуляциях многих злаков, растущих на одном и том же лугу, существуют группы особей с «утренним» и «вечерним» (а также другими) типами открывания пыльников (рис. 231). Ясно, что переопыление между ними почти исключено.

В некоторых исследованиях внутривидовой экологической изменчивости, когда трудно судить о наследственной природе вну-

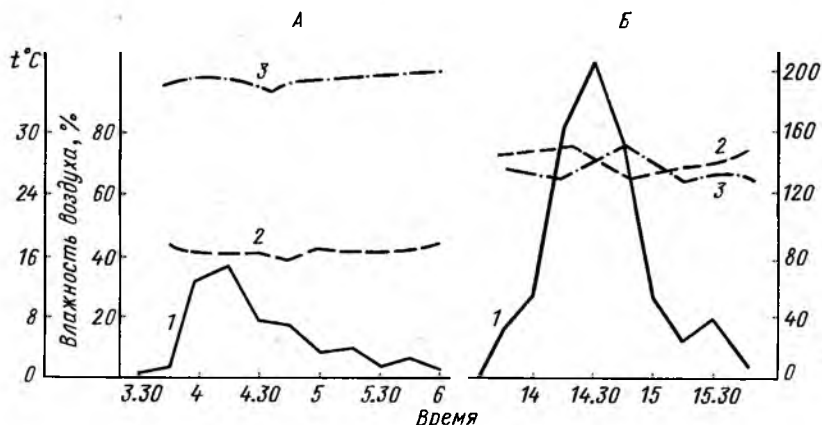


Рис. 231. Суточная периодичность цветения и опыления полевицы *Agrostis alba* s. l. (по Пономареву А. Н. и Русаковой М. Б., 1968). Антэкологические суточные расы: А — ранняя, Б — поздняя:

1 — взрывы цветения (число одновременно и стремительно раскрывшихся цветков), 2 — температура и 3 — относительная влажность воздуха. По оси ординат справа — количество раскрывшихся цветков.

тривидовых групп, выделяют морфобиологические группы. Они могут иметь как одинаковую, так и разную наследственную основу и отличаются по морфологическим признакам и биологическим особенностям (рост, ритм развития, интенсивность плодоношения и т. д.). Наиболее существенный признак таких групп — одинаковая реакция на условия (почему первоначально их именовали изореагентами). Примером служат группы, четко выделяющиеся в популяции зубчатки осенней — *Odontites serotina*: скороспелая летняя, скороспелая осенняя, долгоспелая летне-осенняя и др. В каждую группу входят особи со сходным ритмом развития, но генетически разнородные.

Выше описаны лишь основные формы проявления экологической неоднородности вида и основные элементы внутривидовой экологической структуры. Более подробные сведения содержатся в специальной литературе по теории эволюции.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Знания об отношении растений к среде, об их приуроченности к определенным местообитаниям издавна приобретались человеком на практике: вначале (в доагрикультурную эпоху) при сборе и употреблении дикорастущих видов, а затем при возделывании растений. Интересно, что в языках некоторых современных народов (стоящих на ранних ступенях цивилизации) можно обнаружить названия групп растений, свидетельствующие не только о наблюдательности, но и о начатках своеобразной экологической классификации (растения сырых мест, сухих мест, гор, долин и т. д.).

Первые обобщения экологической информации о растениях были сделаны еще в античном мире. Ученик Аристотеля Теофраст (или Феофраст, 371 — 286 до н. э.), который по праву считается «отцом ботаники» и основателем ее как самостоятельной науки, наряду с описанием практического использования растений в своих трудах уделял внимание и их строению, физиологии, географическому распространению. Участвуя в походах Александра Македонского, он имел возможность сравнить и описать влияние на растения почв и климата разных стран. В двух больших дошедших до нас работах Теофраста — «Естественная история растений» (10 томов) и «О причинах растений» (8 томов) — содержится много наблюдений над изменением внешнего вида и формы роста растений под влиянием условий; так, например, он подчеркивал, что деревья в горах низкоствольны, сучковаты, а при пересадке в долины становятся больше и красивее на вид. Им же описано изменение форм у винограда при культуре на разных почвах. Теофрасту принадлежит первое разделение растений на жизненные формы (разумеется, без употребления этого термина): деревья, кустарники, полукустарники и травы.

Несколько столетий раннего средневековья принесли очень мало знаний о растительном мире. В основном ботанические знания накапливались в монастырях, где выращивались лечебные травы. Накопление сведений о целебных и иных практических свойствах растений сочеталось с распространением суеверий, верой в магические силы, боязливостью к растениям, применением их для колдовства и т. д. Некоторое оживление ботанической науки наступило в пору позднего средневековья (XII—XIII вв.), с развитием торговых связей и путешествий, открытием университетов и светских школ. Новые веяния отразились в трудах крупнейшего ученого-схоласта Альберта Великого (1193—1280). Среди других вопросов он изучал причины «зимнего сна» растений, влияние качества почвы на жизнь растения (так как, по его представлениям,

растения зарождаются только из того, что имеется в почве). Однако во многих теоретических воззрениях Альберт Великий не выходил за рамки представлений своего времени: будучи последователем Аристотеля, считал, что растения обладают «душой»; допускал и списывал взаимные превращения видов (например, ячменя в пшеницу и наоборот, дуба в виноград), связанные с изменением почвы, и т. д.

Эпоха великих географических открытий (XV—XVI вв.) расширила кругозор ботаников и обогатила их сведениями о совершенно новом мире растений вновь открытых стран, о свойствах привозимых оттуда для возделывания новых сельскохозяйственных, плодовых и декоративных растений. В ботанических садах создаваемых академий наук стали выращивать не только лекарственные травы, но и растения из разных стран, создавая их коллекции с познавательными целями.

В период от эпохи Возрождения до XIX в. основная тенденция в естественных науках — это собирание и накопление материала, «инвентаризация» живой природы. Одновременно растет количество фактов, свидетельствующих об изменениях фауны и флоры различных стран в зависимости от климата, формируются представления об изменчивости организмов под влиянием внешних условий. Большой материал в этом отношении доставляют путешествия, опыт культуры в ботанических садах растений одного вида из разных районов ареала, а также практика сельского хозяйства, в котором накапливаются прикладные знания о влиянии отдельных факторов — температуры, влаги, света — на жизнь растений в целом и на отдельные ее стороны (рост, развитие растений, урожай, вкус и т. д.). Экологические закономерности описываются и обобщаются в трудах крупных естествоиспытателей того времени. Так, в «Основах травоведения» К. Вильденова, вышедших в 1792 г., проведено сравнение растений гор и долин, подчеркнуты особенности водной среды, отмечены некоторые климатические закономерности распространения растений.

В начале XIX в. оформилась новая ветвь ботанической науки — география растений, основателем которой был А. Гумбольдт (1769—1859). На основании обширного материала, собранного в дальних ботанических путешествиях (Гумбольдт провел 5 лет в Америке, путешествовал по Сибири, Алтаю и другим странам), он сформулировал положения о широтной и высотной зональности; разделил растительный покров Земли на пояса в соответствии с климатическими факторами (главным образом, с теплом); выделил 19 «основных форм» растений (по современной терминологии — жизненных форм, см. с. 278) и основные физиономические группы растительных ландшафтов. От А. Гумбольдта ведет начало один из истоков современной экологии растений — экологическая география растений.

Крупный вклад в развитие экологических идей в ботанике внес швейцарский ученый О. Декандоль (1778—1841). Ему принадлежит формулировка такого важного понятия, как местообитание ви-

да (совокупность экологических условий, в которых он произрастает) в отличие от географического местонахождения. Классифицируя растения по местообитаниям, О. Декандоль выделил классы растений лугов и пастбищ, скал, лесов, гор, морские растения и др. В своем курсе физиологии растений (1809) он посвятил большой раздел влиянию внешних условий на жизнь и физиологические функции растений, почти на 100 лет предвосхитив некоторые идеи современной экологической физиологии растений. Этот раздел он назвал эпиреологией (термина экология еще не существовало). А. П. Шенников считал его первым учебником экологии растений. Сын О. Декандоля А. Декандоль (1806—1893), развивая идеи Гумбольдта, продолжил анализ расселения растений по земному шару в зависимости как от современных, так и от исторических причин. Среди первых особое значение он придавал температуре, свету, составу почвы, влажности, а также особенностям строения плодов и семян (возможности передвижения), влиянию деятельности человека. Его основные идеи изложены в курсе географии растений (1855).

Экологические воззрения получили мощный стимул к развитию в середине XIX в. в связи с эволюционными идеями Дарвина и его предшественников. В России особо следует отметить взгляды А. Н. Бекетова, изложившего их в ряде работ. В статье «Гармония в природе» (1859) он в отличие от многих предыдущих телеологических толкований видит в гармонии живых существ необходимость, подчеркивая приспособление их к жизни в определенных условиях. Он указывал, что причина строения, наружного вида и всей сущности каждого существа заключается в окружающих условиях. Подчеркивая изменчивость живых существ по мере изменения условий и совершенное исчезновение их с радикальным изменением условий, Бекетов в известной мере предвосхитил идеи Дарвина о естественном отборе.

С появлением теории Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора зарождающаяся экология растений получила новое подкрепление идей взаимосвязи организма с окружающей средой. Если практика использования и культивирования растений, ботаническая география и физиология растений послужили основными истоками экологии растений, то появление эволюционной теории оказалось тем «катализатором», который способствовал оформлению экологии как самостоятельной дисциплины (на первых порах не разделявшейся на экологию животных и растений).

Термин «экология» был введен в науку в 1866 г. последователем и пропагандистом идей Дарвина, немецким ученым Э. Геккелем, для обозначения «науки об экономике, домашнем быте животных организмов», исследующей «общие отношения животных как к их неорганической, так и к их органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим растениям и животным, с которыми они вступают в прямые или косвенные контакты». Что касается собственно экологии растений, то заслуга ее оформления принадлежит датскому ботанику Е. Вармингу, который в 1895 г.

обобщил и систематизировал основную современную ему экологическую информацию. Его сводка дважды издавалась на русском языке: в 1901 г. под названием «Ойкологическая география растений» и в 1902 г. под заглавием «Распределение растений под влиянием внешних условий». Варминг впервые дал обзор и классификацию всех абиотических и биотических факторов, влияющих на жизнь растений, предложил расширенную классификацию жизненных форм, дал описание основных типов растительных группировок. Растительность земного шара он разделил на четыре основных экологических типа: 1) гидрофиты, приспособленные к жизни в воде, 2) ксерофиты, растущие на сухих почвах, 3) мезофиты — растения более влажных почв и влажного климата, 4) галофиты — растения засоленных почв.

Книга Варминга оказала огромное влияние на дальнейшее развитие экологии растений. В России восприятие экологических идей было подготовлено тем, что в предшествовавшие годы уже издавались отдельные экологические работы. Так, еще в 1868 г. профессор Казанского университета Н. Ф. Леваковский опубликовал докторскую диссертацию «О влиянии некоторых внешних условий на форму корней», которая может считаться первым русским исследованием по экспериментальной экологии растений.

В 1910 г. экология растений была официально признана самостоятельным разделом ботаники на Всемирном ботаническом конгрессе в Брюсселе. Ее содержание было определено как «изучение совокупности отношений растений и растительных сообществ к среде их обитания». Однако в отличие от экологии животных, объектом которой являются как организмы, так и их популяции и сообщества, экология растений вскоре сосредоточила свое внимание в основном лишь на аутоэкологическом уровне — исследовании организма (вида), поскольку экология растительных сообществ (а также их структура, динамика и другие вопросы) стала предметом изучения обособившейся в конце прошлого века отрасли ботаники — фитоценологии (геоботаники). Исключение составляет английская и американская экология растений, и в наши дни включающая в себя фитоценологию.

Уже на начальных этапах существования экологии наряду с наблюдениями жизни растений в естественных условиях в ней стали широко применяться экспериментальные методы, позволяющие выявить реакцию организма на отдельные экологические факторы или их сочетания. Внимание ученых было сосредоточено в основном на экологической пластичности внешнего облика, физиономических и морфолого-анатомических признаков, исследование которых не требовало сложной техники. Достаточно вспомнить исследования А. Н. Бекетова о влиянии света на форму растений, об изменении морфологии и анатомической структуры у древесных видов в разных климатических поясах; работы Ж. Костантена по экспериментальному изменению формы листа у некоторых растений-амфибий в воздушной и водной среде; широко известные опыты Г. Боннье, демонстрирующие изменение формы роста при пере-

садке растений с равнин в горы; выявление признаков анатомической структуры, адаптированных к условиям освещенности и увлажнения (черты ксероморфной структуры, «закон Заленского» и т. д.). Из этих исследований развились современные экологическая морфология и экологическая анатомия растений.

Вместе с тем уже в то время было ясно, что приспособление растений к среде не ограничивается изменениями формы, а затрагивает и основные жизненные функции. С развитием физиологии растений накапливались знания не только о сущности отдельных физиологических процессов, но и об их изменчивости под влиянием условий. Была описана «световая кривая» фотосинтеза, установлены закономерности влияния температуры на рост, дыхание и другие физиологические процессы. Для выяснения путей и способов физиологической адаптации растений к условиям среды эти закономерности универсального характера следовало дополнить изучением физиологических функций растений в природных условиях. Программа таких эколого-физиологических исследований была сформулирована еще А. Н. Бекетовым, но технический уровень того времени не давал возможности ее реализовать. Лишь в конце 10-х — начале 20-х годов нынешнего века с появлением полевых приборов стали развиваться эколого-физиологические исследования в естественных условиях. В числе первых работ следует назвать исследования водного режима степных и пустынных ксерофитов (Н. А. Максимов, Б. А. Келлер, за рубежом О. Штоккер, Г. Вальтер и др.), измерение С. П. Костычевым фотосинтеза у растений, произрастающих в пустынях Средней Азии и в Заполярье (в связи с круглосуточным летним освещением), исследования пигментов листа, проведенные В. Н. Любименко в разных географических зонах и различных экологических условиях. Оформлению эколого-физиологической ветви и разнообразию работ этого направления в нашей стране в немалой степени способствовало разнообразие природных местообитаний, в том числе с экстремальными экологическими ситуациями (тундры, пустыни, высокогорья и т. д.), особенно интересными для изучения адаптаций растений.

Современные эколого-физиологические исследования включают как изучение жизни растений в естественных условиях с помощью различной аппаратуры (от портативных полевых приборов до передвижных лабораторий-автобусов), так и эксперименты в контролируемых условиях, дающие возможность варьировать действие на растения любых факторов по заданной программе. В этом плане весьма перспективно для экологических работ использование фитотронов и камер искусственного климата.

В настоящее время экологические исследования входят в качестве одного из основных разделов в комплексные биогеоэкологические программы, осуществляемые различными научными учреждениями на стационарах в основных природных зонах нашей страны.

Экологию растений (аутоэкологию) в наши дни можно рассматривать как один из частных разделов общей экологии, исследующей структуру и функции экосистем.

ЛИТЕРАТУРА¹

- Агроклиматический атлас мира*/Под ред. И. А. Гольцберг. — М.—Л.: Гидрометеониздат, 1972.
- Александров В. Я.* Клетки, макромолекулы и температура. — Л.: Наука, 1975, 328 с.
- Алексеев В. А.* Световой режим леса. — Л.: Наука, 1975, 226 с.
- Алехин В. В.* География растений (основы фитогеографии, экологии и геоботаники). — М.: Учпедгиз, 1950, 419 с.
- Ацци Дж.* Сельскохозяйственная экология. — М.: ИЛ, 1959, 477 с.
- Базилевская Н. А., Белоконь И. П., Щербакова А. А.* Краткая история ботаники. — М.: Наука, 1968, 309 с.
- Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. — Новосибирск: Наука, 1974.
- Библь Р.* Цитологические основы экологии растений. — Пер. с нем. — М.: Мир, 1965.
- Бюннинг Э.* Ритмы физиологических процессов. — Пер. с нем. — М.: ИЛ, 1961.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара. — Сокр. пер. с нем. — М.: Прогресс, т. I, 1967, т. II, 1974, т. III, 1975.
- Ван дер Вин Р., Мейер Г.* Свет и рост растений. — М.: Сельхозгиз, 1962.
- Варминг Е.* Ойкологическая география растений. — Пер. с нем. — М.: 1901.
- Варминг Е.* Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). — Пер. с нем. — СПб, 1902.
- Васильев И. М.* Как зимуют растения. — М.: Колос, 1970.
- Вент Ф.* В мире растений. — Пер. с англ. — М.: Мир, 1972, 190 с.
- Вернацкий В. И.* Биосфера. — М.: Научное хим.-техн. изд-во, 1926.
- Виноградов Б. В.* Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. — М.: Высшая школа, 1964, 324 с.
- Водный обмен в основных типах растительности СССР*/Под ред. Галазия Г. И. и Бейдеман И. Н. — Новосибирск: Наука, 1975, 361 с.
- Воронов А. Г.* Геоботаника (гл. 2 и 6). — М.: Высшая школа, 1973, 382 с.
- Гейгер Р.* Климат приземного слоя воздуха. — Пер. с нем. — М.: ИЛ, 1960.
- Генкель П. А.* Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
- Генкель П. А.* Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. — Тимирязевские чтения, XII. — М.: Изд-во АН СССР, 1954, 82 с.
- Генкель П. А., Кушниренко С. В.* Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. — М.: Наука, 1966.
- Григорьев Ю. С.* Сравнительно-экологическое исследование ксерофитизации высших растений. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1955.
- Гродзинский А. М.* Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. — Киев: Наукова думка, 1965.
- Грюммер Г.* Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. — Пер. с нем. — М.: ИЛ, 1957.
- Гумбольдт А.* География растений. — М.—Л.: Сельхозгиз, 1936.
- Гумбольдт А.* Картины природы, ч. 1—2. — М.: Географиз, 1959.
- Даддингтон К.* Эволюционная ботаника. — Пер. с англ. — М.: Мир, 1972, 307 с.
- Дадькин В. П.* Особенности поведения растений на холодных почвах. — М.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Дажо Р.* Основы экологии. — Пер. с франц. — М.: Прогресс, 1975, 415 с.
- Двораковский М. С.* Экология растений. — Метод. указания для студ.-заочн. III курса биол.-почв. ф-тов гос. ун-тов. — 2-е изд., доп. — М.: Изд-во МГУ, 1970.
- Дильс Л.* Ботаническая география. — Пер. с нем. — Пг., 1916.
- Дорст Ж.* До того как умрет природа. — М.—Л.: Наука, 1968.

¹ В списке приведена лишь основная литература по экологии растений (монографии, сводки, учебная и частично научно-популярная литература). Из него преподаватель выберет названия, рекомендуемые студентам в качестве обязательных при подготовке курса, а студент — интересующую его дополнительную литературу.

- Ефимова Н. А. Фотосинтетически активная радиация на территории СССР. — В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — М.: Наука, 1966.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. — Л.: Наука, 1968.
- Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1904, т. 4, вып. 1.
- Заленский О. В. Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. — В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Заленский О. В. Фотосинтез растений в естественных условиях. — Вопр. ботаники, 1954, № 1.
- Иванов А. Ф. Рост древесных пород и кислотность почв. — Минск: Наука и техника, 1970, 216 с.
- Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Тимирязевские чтения, V. — М.: Изд-во АН СССР, 1946.
- Илькун Г. М. Газоустойчивость растений. Вопросы экологии и физиологии. — Киев: Наукова думка, 1971, 146 с.
- Каримов Х. Х., Кудинова С. В. и др. Зимняя вегетация и летний покой растений аридной зоны Средней Азии. — Душанбе: Дониш, 1969, 209 с.
- Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги — Л.: Наука, 1969.
- Качинский Н. А. Почва, ее свойства и жизнь. — М.: Наука, 1975, 289 с.
- Келлер Б. А. Избранные сочинения. — М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Келлер Б. А. Основы эволюции растений. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948.
- Кернер фон Марилаун А. Жизнь растений. т. 1—2. — Пер. с нем. — СПб., 1899—1902.
- Кобак К. И. К вопросу о концентрации углекислоты в приземном слое биогеноценозов. — Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, 1965, 43.
- Кожевников А. В. Весна и осень в жизни растений. — М.: Изд-во МОИП, 1950
- Кожевников А. В. По тундрам, лесам, степям и пустыням. (Очерки из жизни растительного мира). — М.: Изд-во МОИП, 1951, 197 с.
- Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения (раздел «Экотипы, или экологические расы»). — В кн.: Полевая геоботаника, т. III. — М.: Наука, 1964, с. 63—131.
- Костантен Ж. Растение и среда. — Пер. с франц. — М., 1908.
- Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. (Основные принципы и методы). — Владивосток, 1972, 207 с.
- Кулагин Ю. З. О критических периодах в онтогенезе растений. — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 6.
- Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда. — М.: Наука, 1974, 173 с.
- Кульгасов И. М. Особенности высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. М., 1955.
- Лавренко Е. М. Об уровнях изучения растительного мира в связи с познанием растительного покрова. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, т. 29, № 1.
- Лавренко Е. М., Шевникова В. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение). — Журн. общ. биол., 1965, т. 26, № 3.
- Лархер В. Экология растений. — Пер. с нем. — М.: Мир, 1978.
- Леваковский Н. Ф. О влиянии некоторых внешних условий на форму корней. — Изв. и уч. зап. Казанск. ун-та, 1868, вып. 3—4.
- Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. — М.: Изд-во МГУ, 1957.
- Леме Ж. Основы биогеографии. — Сокращ. пер. с франц. — М.: Прогресс, 1976.
- Леопольд А. Рост и развитие растений. — Пер. с англ. — М.: Мир, 1968, 494 с.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. — М.: Лесная промышленность, 1971.
- Лундгедорфт Г. Влияние климата и почв на жизнь растений. — Пер. с нем. — М.: Сельхозгиз, 1937.
- Любименко В. Н. Избр. труды, т. 1—2. — Киев: Изд-во АН УССР, 1963.
- Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. — Тр. МОИП, 1966, т. 27.

- Мак Даугол Д. Экология растений. — Пер. с англ. — М.: Учпедгиз, 1935.
- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1—2. — М.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якишина А. М. Фотосинтез и дыхание подраста. — М.: Наука, 1970, 183 с.
- Молчанов А. А. Влияние леса на окружающую среду. — М.: Наука, 1973.
- Молчанов А. А. Лес и климат. — М.: Изд-во АН СССР, 1961, 279 с.
- Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации. — Журн. общ. биол., 1962, т. 23, № 5.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. — М.—Л.: Сельхозгиз, 1961, 317 с.
- Нахуцришвили Г. Ш. Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Водный режим. — Тбилиси: Мецниерба, 1971, 198 с.
- Нахуцришвили Г. Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Ритмика развития, фотосинтез, экобиоморфы. — Тбилиси: Мецниерба, 1974, 194 с.
- Новиков А. Е. Жизнь почвы. — М.: Колос, 1968, 166 с.
- Одум Е. Р. Экология. — Пер. с англ. — М.: Просвещение, 1968.
- Одум Ю. Основы экологии. — Пер. с 3-го англ. издания. — М.: Мир, 1975, 740 с.
- Перк А. Некоторые вопросы периода покоя у растений. — Уч. зап. Тартуск. гос. ун-та, 1960, вып. 82.
- Перк А., Халлоп Л. Эколого-физиологические исследования периода покоя у древесных растений. — Уч. зап. Тартуск. ун-та, 1964, вып. 151.
- Петров М. П. Подвижные пески и борьба с ними. — М.: Изд-во геогр. лит-ры, 1950, 453 с.
- Полянский И. И. Ботанические экскурсии. — 2-е изд. — М.—Л.: Учпедгиз, 1950, 291 с.
- Полянский И. И. Сезонное развитие природы. — 6-е изд. — Л.: Учпедгиз, 1955.
- Пономарева И. Н. Общая экология. — Л.: ЛГПИ им. Герцена, 1975, 161 с.
- Поплавская Г. И. Экология растений. — М.: Сов. наука, 1948, 126 с.
- Работнов Т. А. Консорция как структурная единица биогеоценоза. — Природа, 1974, № 2.
- Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. — Бюлл. МОИП. Отдел. биол., 1975, т. 80, № 2.
- Радиоэкология. Современные проблемы радиобиологии, т. II/Под. ред. А. М. Кузина. — М.: Атомиздат, 1971, 395 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — М.: Сельхозгиз, 1956, 470 с.
- Растительный мир высокогорий и его освоение. — В сб.: Пробл. ботаники, т. 12. Л.: Наука, 1974, 339 с.
- Рифес П. М. Роль и значение насекомых в лесу. — М.: Наука, 1964.
- Ричардс П. У. Тропический дождевой лес. — Пер. с англ. — М.: ИЛ, 1961, 448 с.
- Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. — Л.: Гидрометеониздат, 1975, 338 с.
- Сапожникова С. А. Микроклимат и местный климат. — Л.: Гидрометеониздат, 1950, 239 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника, т. III. — М.: Наука, 1964.
- Серебряков И. Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон. — Бюлл. МОИП. Сер. биол., 1964, вып. 5, с. 62—75.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. — М.: Высшая школа, 1962, 377 с.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе. — Итоги науки и техники. Ботаника. — М.: Изд. ВИНТИ, 1972, с. 84—169.
- Семихатова О. А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Ботан. журн., 1968, т. 47, № 5.
- Семихатова О. А., Денко Е. И. О воздействии температуры на дыхание листьев растений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. IV, 1960, вып. 14.

- Сенянинова-Корчагина М. В. Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарничков. — Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр., 1954, т. 9, № 1.
- Сергеев Л. И. Выносливость растений. — М.: Сов. наука, 1953, 284 с.
- Синская Е. Н. Динамика вида. — М.—Л.: Сельхозгиз, 1948.
- Смит О. Биологическое действие замораживания и переохлаждения. — Пер. с англ. — М.: ИЛ, 1963.
- Строгонов Б. П. Метаболизм растений в условиях засоления. — Тимирязевские чтения, XXXIII. — М.: Наука, 1973, 50 с.
- Сукачев В. Н., Дылис Н. В. (ред.). Основы лесной биогеоценологии. — М.: Наука, 1964, 567 с.
- Тагеева С. В., Брандт А. Б. Оптические параметры растительных организмов. — М.: Наука, 1967.
- Талиев В. И. Биология наших растений. — М.—Л.: Госиздат, 1925.
- Талиев В. И. Организм, среда и приспособление. — М.—Л.: Госиздат, 1926.
- Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1963, 152 с.
- Тихомиров Ф. А. Действие ионизирующих излучений на экологические системы. — М.: Атомиздат, 1972, 183 с.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. — Пер. с нем. — М.: Колос, 1971, 456 с.
- Туманов И. И. Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений. — Тимирязевские чтения, XI. — М.: Изд-во АН СССР, 1951, 53 с.
- Уоллес А. Р. Тропическая природа. — 3-е изд. — М.: Мысль, 1975, 222 с.
- Уорд Б., Дюбо Р. Земля только одна. — Сокращ. пер. с англ. — М.: Прогресс, 1975, 318 с.
- Фарб П. Популярная экология. — М.: Мир, 1971.
- Феофраст (Теофраст). Исследования о растениях. — М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Холодный Н. Г. Среди природы и в лаборатории. — Очерки по экологии растений. — М.: Изд. МОИП, 1949.
- Цельникер Ю. Л. Адаптация лесных растений к затенению. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 10, с. 1468—1491.
- Чандлер Т. Воздух вокруг нас. — Л.: Гидрометеиздат, 1974, 143 с.
- Шафер В. Основы общей географии растений. — Раздел «Экологическая география растений». — М.: ИЛ, 1956, 378 с.
- Шенников А. П. Экология растений. — М.: Сов. наука, 1950.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. — Раздел «Экология фитоценозов». — Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, 446 с.
- Шнелле Ф. Фенология растений. — Л.: Гидрометеиздат, 1961, 258 с.
- Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. — М.: Наука, 1976, 140 с.
- Шульгин И. А. Морфофизиологические приспособления растений к свету. — М.: Изд-во МГУ, 1963, 72 с.
- Шульгин И. А. Растение и солнце. — Л.: Гидрометеиздат, 1973, 251 с.
- Эмме А. М. Биологические часы. — Новосибирск: Наука, 1967, 147 с.
- Эренфельд Д. Природа и люди. — М.: Мир, 1973.

Black C. C. Ecological implication of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. — In: "Ecological research". — London — N. Y., 1971, vol. 7, p. 87—114.

Bonnier G., Flahault Ch. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. — Ann.d.Sc.Nat., sér. 5, 6, 7, 1879.

De Candolle A. Géographie botanique raisonnée. — Paris — Geneve, 1855.

Clarke G. L. Elements of ecology. — N. Y. — London, 1954.

Clausen J. C., Keck D., Hiesey V, Mc Kinley. Experimental studies on the nature of species. — Washington, 1940.

Clements F. F. Plant succession and indicators. — N. Y., 1928.

Diels L. Pflanzengeographie. — 3. Aufl. — Berlin — Leipzig, 1929.

Drude O. Die Ökologie der Pflanzen. — Braunschweig, 1913.

- Gates M. Energy, plants and ecology. — Ecology, 1965, vol. 46, N 1, p. 1—14.
- Gessner F. Der Wasserhaushalt der Hydrophyten und Helophyten. — In: "Handbuch der Pflanzenphysiologie", Bd. III. — Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1956.
- Gessner F. Hydrobotanik. Bd. I—II. — Berlin, 1955, 1959.
- Harper J. L., White J. The demography of plants. — Ann. rev. ecol. and syst., 1974, vol. 5, p. 419—463.
- Huber B. Der Wärmehaushalt der Pflanzen. — Berlin, 1935.
- Huber B. Die CO₂ — Konzentration in Pflanzengesellschaften. — In: "Handbuch der Pflanzenphysiologie", Bd. V.2. — Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1960.
- Hughes M. K. The urban ecosystem. — Biologist, 1974, vol. 21, N 3, p. 117—127.
- Janković M. M. Fitoeкологија sa osnovana fitocenologije i pregledom tipova vegetacije na zemli. — Beograd: Naučna knjiga, 1966, 538 s.
- Junges W. Die geographische Verteilung der photoperiodischen Reaktionstypen und ihr Ursprung. Biol. Rundschau, 1970, Bd. 8, N 4, p. 232—237.
- Kreeb K. Ökophysiologie der Pflanzen. — Jena, 1974, 211 s.
- Kugler H. Einführung in die Blütenökologie. — Stuttgart, 1955.
- Larcher W. Ökologie der Pflanzen. — Stuttgart, 1976, 320 s.
- Lerch G. Pflanzenökologie. 2 Aufl. — Berlin — Oxford, 1972, 195 S.
- Levitt J. The hardiness of plants. — N. Y., 1956.
- Lieth H. Phenology in productivity studies. — In: Reichle D. E. (ed.). Analysis of temperate ecosystem. — Ecol. studies, 1970, vol. 1, p. 29—46.
- Lieth H. Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. — Angew. Bot., 1972, Bd. 46, p. 1—37.
- Longman K. A., Tanik J. Tropical forest and its environment. — London, 1974, 196 pp.
- Lotschert W. Pflanzen in Grenzstandorten. — Stuttgart, 1969, 167 s.
- Mc Cloud D. E., Bula R. J., Shaw R. H. Field plant physiology. Advances Agron., vol. 16. — N. Y. — London, 1964, 1—258 p.
- Neuhast R. Über einige grundlegende ökologische Termini. — Preslia, 1964, Bd. 36, N 4.
- Pisek A. Der Wasserhaushalt der Meso- und Hydrophyten. — In: "Handbuch der Pflanzenphysiologie", Bd. III. — Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1956.
- Precht H., Christophersen J., Hensel H., Larcher W. (ed.). Temperature and life 2. Aufl. — Berlin — Heidelberg — N. Y., 1973.
- Sapper I. Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. — Planta, 1935, Bd. 23, N 4.
- Schimper A. F. W., Faber C. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 3 Aufl. — Jena, 1935.
- Steinhübel G. Einführung in die ökologische Physiologie der Sempervirenz. — Bratislava: 1967, 248 s.
- Steubing L. Grundlagen und neue Entwicklungstendenzen der Pflanzenökologie. — Biol. Rundschau, 1970, Bd. 5, N 5, p. 193—203.
- Stocker O. Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. — In: "Handbuch der Pflanzenphysiologie", Bd. III. — Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1956.
- Stocker O. Grundlagen, Methoden und Probleme der Ökologie. — Ber. Dtsch. bot. Ges. 1957, Bd. 70, N 9, 411—423.
- Stugren B. Grundlagen der allgemeinen Ökologie. — Jena, 1972, 223 s.
- Tansley A. G. Introduction to plant ecology. — London, 1949.
- Terborch J. On the notion of favorableness in plant ecology. — Amer. Natur., 1973, vol. 107, N 956, p. 481—501.
- Walter H. Allgemeine Geobotanik. Eine kurze Einführung. — Stuttgart, 1973, 256 s.
- Weaver J. E., Clements F. F. Plant ecology. 2nd ed. — N. Y. — London, 1939.
- Wiesner A. Der Lichtgenuss der Pflanzen. — Leipzig, 1907.
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B. Niche, habitat and ecotope. — Amer. Natur., 1973, vol. 107, N 955, p. 321—338.
- Winkler S. Einführung in die Pflanzenökologie. — Stuttgart, 1972.
- Ziegler H. Experimentelle Ökologie der Pflanzen. — Umschau, 1972, Bd. 72, N 2, p. 48—49.

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Abies balsamea* Mill. — пихта бальзамическая 214, 231
— *sibirica* Ledeb. — сибирская 26, 172
- Acantholimon diapensioides* Boiss. — акантолимон диапенсавидный 86, 87
— *hedini* Ostenf. — Гедина 88
- Acer platanoides* L. — клен платано-видный 26, 39, 57, 172
— *saccharum* Marsh. — сахарный 231
- Achillea filipendulina* Lam. — тысячелистник таволговый 326
— *millefolium* L. — обыкновенный 38
- Achimenes* P. Br. — ахименес 95
- Adenocaulon bicolor* Hook. — аденокаулон двцветный 51
- Adonis wolgensis* Stev. — адонис волжский 327
- Aegopodium podagraria* L. — сныть обыкновенная 53, 54, 57, 90, 98, 122, 138, 174
- Aeluropus litoralis* (Gopap.) Parl. — прибрежница 76
- Agrimonia eupatoria* L. — репешок, репейник аптечный 246
- Agropyron desertorum* Schult. — пырей пустынный 203
— *repens* (L.) P. B. — ползучий 203, 282
- Agrostis* L. — полевица 304
— *alba* s. l. L. — белая 184
— *canina* L. — собачья 173, 174
— *vulgaris* With. — обыкновенная 172
- Ahnfeltia* Fries. — анфельция 148
- Alchimilla vulgaris* L. — манжетка обыкновенная 173
- Alectorolophus major* Rchb. = *Rhinanthus major* Ehrh. 175, 264
— *minor* Wimm. et Grab. = *Rhinanthus minor* L. 264
— *polycladus* Zing. — многоветвистый 341
— *vernalis* (Zing.) Schischk. et Serg. — весенний 341
- Alhagi camelorum* Fisch. — верблюжья трава, верблюжья колючка 125, 202
- Alisma plantago-aquatica* L. — частуха подорожниковая 123, 143, 152, 185
- Allium* L. — лук 161
— *caesium* Schrenk. — сине-голубой 326
— *polyrrhizum* Turcz. — многокорневой 323
— *triccoccum* Ait. — трехорешковый 52
— *ursinum* L. — медвежий, черемша 49, 321
- Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. — ольха клейкая, черная 173
— *viridis* DC. — зеленая 304
- Alopecurus pratensis* L. — лисохвост луговой 139, 174, 203, 276
— *ventricosus* Pers. — вздутый 76, 185
- Alyssum desertorum* Stapf. — бурачок пустынный 74, 327
- Amaranthus retroflexus* L. — щирица запрокинутая 176
- Ambrosia artemisifolia* L. — амброзия полынолистная 313
- Ammodendron conollyi* Bge. — акация песчаная, сюзен 132, 160, 262
- Anabaena* Bory — анабена 175
- Anabasis* L. — анабазис, ежовник 129
— *brevifolia* C. A. Mey. — коротколистный 323
— *salsa* (C. A. Mey.) Benth. — соловчатковый, бюргун 183, 203
- Andromeda polifolia* L. — подбел белolistnik 142, 173, 199
- Andropogon scoparius* Michx. — андропогон метельчатый 339
- Androsace helvetica* All. — проломник швейцарский 86
— *septentrionalis* L. — северный 284
- Anemone ranunculoides* L. — ветреница лютичная 52, 126
- Anixia* (Fries.) Winter — аниксия 95
- Antennaria dioica* Gaertn. — кошачья лапка двудомная 173
- Anthoxanthum alpinum* Love et Love — душистый колосок альпийский 76
— *odoratum* L. — обыкновенный 141
- Anthyllis polyphylla* W. et K. — язвенник многолистный 177
- Apium graveolens* L. — сельдерей пахучий 184
- Apocynum sibiricum* Pall. — кендырь сибирский 182
— *venetum* L. = *A. sibiricum* Pall. 182
- Arabis caucasica* Willd. — резуха кавказская 82
— *californica* S. Wats. — калифорнийская 51
- Arctophila fulva* (Trin.) Andress. — арктофила красно-желтая 75
- Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. — арктагроспис тростниковидный 75
— *latifolia* (R. Br.) Griseb. — широколистный 75
- Arctium lappa* L. — лопух большой 313
— *tomentosum* Mill. — паутинистый 250, 313
- Arenaria procera* Spreng. — песчанка высокая 174

Aristida karelini (Trin. et Rupr.) Roshev. — аристида Карелина, селии 78, 188, 190, 191
 — *pennata* Trin. — перистая 160, 188
Armeria elongata (Hoffm.) C. Koch. — армерия удлинённая 184
 — *vulgaris* auct. = *A. elongata* 184
Arrhenatherum elatius M. et K. — райграс французский 276
Artemisia L. — полынь 129, 299
 — *absinthium* L. — горькая 203
 — *austriaca* Jacq. — австрийская 203
 — *caespitosa* Bess. — дернистая 323
 — *frigida* Willd. — холодная 206
 — *herba alba* Asso. — белая трава 203
 — *hercynica* Web. — Лерха 183
 — *maritima* L. — морская 203
 — *monogyna* W. et K. — однопестичная 203
 — *pauciflora* Web. — малоцветковая 183
 — *rhodantha* Rupr. — розовоцветковая 93
 — *skornjakowii* C. Winkl. — Скорнякова 108
 — *turanica* Krasch. — туранская 92
Arum maculatum L. — арум пятнистый аронник 69, 89
Arundo donax L. — аруидо тростниковидный 78
Asarum europaeum L. — копытень европейский 41, 49, 54, 90, 98, 117, 245, 251, 323, 326
Ascophyllum Stackh. — аскофиллум 144
Aspergillum Mich. ex Fr. — аспергиллус 120
Asperula cynanchica L. — ясменник розовый 35
 — *galioides* M. B. — подмарениниковый 178
 — *odorata* L. — пахучий 35, 41, 54, 126, 328, 334
Asplenium ruta muraria L. — костенец постенный 135
Aster amellus L. — астра ромашковая 333
 — *tripolium* L. — солончаковая 144, 184, 203
Astragalus chodscenticus B. Fedtsch. — ходжентский 110
 — *danicus* Retz. — датский 172
Atriplex L. — лебеда 182
 — *cana* C. A. Mey. — серая, копек 183
 — *patula* L. — раскидистая 44, 51
 — *tatarica* L. — татарская 245
 — *verrucifera* M. B. — бородавчатая 183
Atropis distans Grisb. = *Puccinellia distans* (L.) Parl. 184
Avena fatua L. — овес пустой, овсюг 176

Avicennia L. — авиценния 185; 186
Azotobacter chroococcum Beijerinck. — азотобактер 175
Balanophora Forst. — баланофора 264
Banksia L. — банксия 227
Beckmannia eruciformis (L.) Host. — бекмания обыкновенная 139, 203
Bellis perennis L. — маргаритка многолетняя 90, 184
Betula lutea Michx. — береза желтая 231
 — *nana* L. — карликовая 83, 127
Betula toruosa Ledeb. — береза извилистая 242
 — *verrucosa* Ehrh. — бородавчатая 323
Bolboschoenus maritimus Pall. — клубнекамыш морской 185
Boletus Pat. — болетус, белый гриб 256
Brachypodium pinnatum P. B. — коротконожка перистая 203
Brassica oleracea L. — капуста огородная 308
Briza media L. — трясунка средняя 174, 326
Bromus erectus Huds. — костер прямой 276
 — *inermis* Leyss. — безостый 333
Brunella vulgaris Moench. = *Prunella vulgaris* L. 184
Bryophyllum calycinum Salisb. — бриофиллум чашечный 317
Buddleia alternifolia Maxim. — буддлея очереднолистная 231
 — *dauidi* Franch. — Давида 231
Bupleurum tenuissimum L. — володушка тончайшая 184
Butomus umbellatus L. — сусак зонтичный 143, 203
Calamagrostis arundinacea Roth. — войник тростниковидный 203
 — *epigetos* (L.) Roth. — наземный 190, 226
 — *lanceolata* Roth. — ланцетный 174
Calligonum L. — кандым, джугзуги 124, 127, 160, 188
 — *caput medusae* Schrenk. — голова Медузы 191
Calluna vulgaris L. — вереск обыкновенный 97, 141, 173
Caltha arctica R. Br. — калужница арктическая 47
 — *palustris* L. — болотная 120, 203, 318
Camelluna sativa Grantz. — рыжик посевной 333
Campanula patula L. — колокольчик раскидистый 35
 — *trachelium* L. — крапиволистный 35

Camphorosma monspeliacum L. — камфоросма монпельская 183
Capsella bursa pastoris Med. — пас-
 тушья сумка 284
Cardamine pratensis L. — сердечник
 луговой 336
Carduus crispus L. — чертополох кур-
 чавый 130
Carex aquatilis Wahlb. — осока водя-
 ная 173
 — *canescens* L. — сероватая 172
 — *digitata* L. — пальчатая 203
 — *distans* L. — расставленная 184
 — *goodenoughii* J. Gay. = *C. vulgaris*
 Fries. 184, 203
 — *gracilis* Curt. — стройная 203
 — *hirta* L. — опушенная 173
 — *humilis* Leyss. — низкая 203
 — *inflata* Huds. — вздутая 203
 — *lasiocarpa* Ehrh. — волосистоплод-
 ная 173
 — *melanostachya* M. B. — черноколюс-
 ковая 91, 203
 — *nigra* (L.) Reichard. — черная 203
 — *pauciflora* Lightf. — малочетковая
 173
 — *physodes* M. B. — вздутая, илак
 119, 133, 190
 — *pilosa* Scop. — волосистая 35, 49,
 50, 117
 — *vesicaria* L. — пузырчатая 173
 — *vulgaris* Fries. — обыкновенная 184,
 203
Carnegiea (Britt.) Rose — карнегия 135,
 136
Cassandra calyculata D. Доп. = *Cha-
 maedaphne calyculata* Moench. 173
Cassutha L. — кассита 262
Catalpa speciosa Warder. — катальпа
 78
Caucalis lappula (Web.) Grande —
 прицепник липучковый 246
Caulerpa Lamx. — каулерпа 148
Centaurea jacea L. — василек обыкно-
 венный, горькуша 173
 — *mollis* Schlecht. = *C. jacea* L. 326
 — *phrygia* L. — фригийский 203
Centaureum pulchellum (sw.) Druce —
 золототысячник красивый 318
Ceranium rubrum (Huds.) Ag. — цера-
 миум красный 150
Cerasus fruticosa (Pall.) Worop. —
 вишня степная 227
Ceratocarpus arenarius L. — рогац пес-
 чаный, эбелек 203, 245
 — *turkestanicus* Sav. = Rycz. — турке-
 станский 203
Ceratocephalus falcatus Pers. — ро-
 главник серпорогий 73, 284
Ceratodon purpureus (Hedw.) Bridel —
 ператодон пурпурный 226

Ceratophyllum L. — рооголистник 153
 — *demersum* L. — погруженный 143,
 145
Cereus nicticalus Link. — кактус «ца-
 рица ночи» 318
Cetraria islandica (L.) Ach. — цетра-
 рия исландская, «исландский мох»
 173
Chamaedaphne calyculata (L.) Mo-
 ench. — болотный мирт обыкновен-
 ный 323
Chamaenorton angustifolium (L.)
 Scop. — кипрей узколистный, иван-
 чай 226, 318
Chelidonium majus L. — чистотел боль-
 шой 176, 313
Chenopodium L. — марь 176
Chlamydomonas nivalis Wille. — хлами-
 домонада снежная 95
Chlorella Beijerinck. — хлорелла 192
 — *pyrenoidosa* Chik. — пирейоидная
 46
Chrysosplenium alternifolium L. — се-
 лезеночник обыкновенный 140
Cichorium intybus L. — цикорий
 обыкновенный 173, 318
Circaea alpina L. — двулепестник аль-
 пийский 120
Cirsium arvense (L.) Scop. — бодяк
 полевой 282
Cissus L. — циссус 260
Cistanche Hoffm. et Link. — цистанхе
 262, 264
Citrus limonum Risso. — лимон 91, 214
Cladonia (Hill.) Web. — кладония 23,
 90
 — *sylvatica* (L.) Hoffm. — лесная,
 ягель, «олений мох» 108
Cladophora Kütz. — кладофора 145,
 146
Clinelymus nutans (Grisb.) Nevski —
 клинелимус поникший 212
Clostridium pasteurianum Wypogradsk-
 y — клостридиум Пастера 175
Cochlearia arctica Schlecht. — хрен
 арктический, ложечная трава 90, 284
 — *jeneztrata* Ledeb. = *C. arctica*
 Schlecht. 90, 284
Coilodemes californica (Rupr.)
 Kjellm. — коилодесме калифорний-
 ская 46
Colchicum L. — безвременник 326
Coleus Lour. — колеус 95
Convolvulus arvensis L. — вьюнок по-
 левый 282, 318
Corydalis halleri Willd. — хохлатка
 Галлера 41, 52, 90, 92, 101, 122, 126,
 251, 275, 327
Corylus colurna L. — лещина древо-
 видная, медвежий орех 220
Crocus L. — шафран 141, 326

Crocus korolkowii (Maw.) Regel — Королькова 215
Cucurbita pepo L. — тыква обыкновенная 318
Cuscuta L. — повилика 260
— *europaea* L. 261
Cynodon dactylon (L.) Pers. — свинорой пальчатый 76, 203
Cypripedium calceolus L. — Венерин башмачок, башмачок желтый 177

Dactylis glomerata L. — ежа сборная 9, 78, 138, 173, 217, 304, 331, 332, 333
Dactylomyces Eurot. — дактиломицес 95
Datura stramonium L. — дурман обыкновенный 313, 318
Delesseria decipiens Ag. — делессерия обманчивая 46
Dentaria bulbifera L. — зубянка клубненосная 327
Deschampsia caespitosa P. B. — луговик дернистый, щучка 172, 174, 203, 222
— *flexuosa* Trin. — извилистый 141
Digitaria Heist. — росичка 232
Digraphis arundinacea Trin. — канареечник тростниковидный, двукисточник тростниковидный 139, 203
Disporum smithii (Hook.) Piper. — диспорум Смита 51
Doryanthe Correa — дорианте 248
Draba verna L. — крупка весенняя 774, 284, 327
Drosera rotundifolia L. — росянка круглолистная 198
Dryadanthe Endl. = *Potentilla* L. — 86
— *pusilla* Walp. = *P. tetrandra* Hook. 86
Dryas octopetala L. — дриада восьмилепестная, куропаточья трава 141, 256
— *punctata* Juz. — точечная 85, 127
Dryopteris austriaca (Jacq.) Woypag. — щитовник австрийский 48

Echinocactus Link. et Otto — эхинокактус 136
Echinops ritro L. — мордовник обыкновенный 177
Eichhornia crassipes Solms. — эйхорния 152, 313
Elaeagnus angustifolia L. — лох узколистный 202
Eleocharis eupalustris Lindb. — болотница болотная 203
Elodea Rich. — элодея, водяная чума 153
— *canadensis* Rich. — канадская, водяная чума 313

Elymus giganteus Vahl. — волоснец гигантский 185, 192
Empetrum nigrum L. — водяника черная, вороника 141, 142, 173
Endymion non-scriptus Garcke. — эндимийон неописанный 52
Enneapogon borealis Grisb. Houda. — эннеапогон северный 323
Enteromorpha (Link.) Harvey — энтероморфа 148
Ephedra L. — эфедра, хвойник 127, 129
— *fedtschenkoi* Paulsen — Федченко 110
— *strobilacea* Bge. — шишконосная 128
Epipogon aphyllus Sw. — надбородник безлистный, подъяльник 267, 268
Equisetum palustre L. — хвощ болотный 173, 203
Eragrostis minor Host. — полевица малая 267, 268, 323
Eranthis hiemalis Salisb. — эрантис зимний 52
Erica L. — эрика 304
— *carnea* L. — мясистая 95
Eriophorum vaginatum L. — пушица влагалищная 173, 203
Erophila verna Boiss. = *Draba verna* L. 74, 284, 327
Erythraea pulchella Pers. = *Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce 184
Erythronium americanum Ker. — Gawl. — эритрониум американский 52
Espeletia Mutis. — эспеления 81, 210
Euonymus europaea L. — бересклет европейский 249
— *verrucosa* Scop. — бородавчатый 126, 249
Euphrasia L. — очанка 264
— *tatarica* Fisch. — татарская 327
Eurotia Adans. — терескен 86
— *ceratoides* C. A. M. — серый 47, 93, 108, 110

Fagus sylvatica L. — бук лесной 26, 214, 240
Ferocactus wislizenii Engelm. — ферокактус Вислизена 135
Ferula L. — смолоносница 140, 328
— *caspica* M. B. — каспийская 327
Festuca L. — овсяница 304
— *arundinacea* Grisb. = *F. orientalis* Kern. 184
— *beckeri* Hack. — Беккера 190
— *gigantea* Hack. — гигантская 35
— *orientalis* Kern. — восточная 184
— *ovina* L. — овечья 173, 206
— *vilgeri* (L.) St.-Yves — Пильгера 87

Festuca pratensis Huds. — луговая 127, 174, 204
 — *rubra* L. — овсяница красная 76, 184
 — *sulcata* Hack. — желобчатая, типчак 47, 69, 127, 184, 217, 326
 — *sylvatica* Vill. — лесная 35, 203
 — *varia* Haenke. — пестрая 141
Ficaria verna Huds. — чистяк весенний 41, 90, 92, 338, 339
Filago arvensis L. — жабник полевой 327
Filipendula hexapetala Gilib. — лабазник шестилепестный, земляные орешки 124, 127, 203
 — *ulmaria* (L.) Maxim. — вязолистный, таволга вязолистная 127, 139, 202, 203
Fontinalis Hedw. — фонтиналис, водяной мох 10
Fragaria vesca L. — земляника лесная 173
Fraxinus americana L. — ясень американский 231
 — *mandshurica* Rupr. — манчжурский 26
 — *ornus* L. — белый 97
Fucus Tourm. — фукус 144
 — *vesiculosus* L. — пузырчатый 77
Funaria hygrometrica Hedw. — фунария 226

Gagea lutea (L.) Ker=Gawl. — гусиный лук желтый 52, 90, 92, 251, 327
 — *minima* (L.) Ker=Gawl. — малый 52, 122
Galanthus nivalis L. — подснежник 52
Galeola Lour. — галиола 268
Galeopsis tetrahit L. — пикульник обыкновенный 309
Galium verum L. — подмаренник настоящий 140
Gentiana L. — горечавка 318
Geranium collinum Steph. — герань холмовая 215
 — *palustre* L. — болотная 203
 — *saxatile* Kar. — скальная 215
Geum rivale L. — гравилат речной 326
Glaux maritima L. — глаукс морской 184, 185
Glechoma hirsuta (Endl.) W. et. K. — будра жестковолосая 173
Gloxinia (L.) Hepit. — глоксиния 95
Glyceria aquatica (L.) Wahlb. — манник водный 122, 203
Gonyaulax Diesing — гониаулак 316
Goodyera repens R. Br. — гудайера ползучая 52
Gossypium herbaceum L. — хлопчатник травянистый 61

Gypsophyla L. — качим 161
 — *paniculata* L. — метельчатый 86

Hakea Schrad. — хакея 227
Halimodendron argenteum Fisch. — чингиль серебристый 202
 — *halodendron* Voss.=*H. argenteum* Fisch. 202
Halocnemum strobilaceum M. B. — сарсазан шишковатый 180
Halostachys caspica (Pall.) C. A. Mey. — галостакхе каспийский 201
Haloxylon ammodendron Bge. — саксаул белый 108
 — *aphyllum* (Minkv.) Iljin — чериый 108, 127, 202
 — *persicum* Bge ex Boiss.=*H. ammodendron* Bge. 108, 127, 129
Harpagophyton procumbens DC. — гарпагофитон лежачий 246, 250
Helichrysum arenarium (L.) Moench. — цмин песчаный 192
Helictotrichon desertorum (Less.) Pilger — овсец пустынный 206
Hepatica nobilis Schreb. — печеночница благородная 174
Heracleum sibiricum L. — борщевик сибирский 326
Hesperis matronalis L. — вечерница, ночная фиалка 318
Hieracium pilosella L. — ястребинка волосистая 173
Hippophaë rhamnoides L. — облепиха крушиновидная 157
Hippuris vulgaris L. — водяная сосенка обыкновенная 110, 152
Homogyne alpina Cass. — хомогине альпийская 58
Honkenya peploides Shrh. — хонкекия 185
Hordeum jubatum L. — ячмень дикий 57
 — *turkestanicum* Nevski — туркестанский 110
 — *vulgare* L. — обыкновенный 61, 76
Hormidium flaccidus (Kütz.) Klebs. — хормидиум отвислый 95
Humulus lupulus L. — хмель выюющий 73, 176
Hydrocharis morsus ranae L. — водокрас обыкновенный 143, 149
Hydrophyllum appendiculatum Michx. — водолистник 50
Huoscymus niger L. — белена черная 176, 313
Hypopitys monotropa Grantz. — подъяльник обыкновенный, вертляница 52, 267, 268
Hysopus cretaceus Dub. — иссоп меловой 178

Impatiens noli tangere L. — недотрога, «не тронь меня» 140
Imperata cylindrica (L.) Beauv. — императа цилиндрическая 76
Ipomaea purpurea Lam. — ипомея пурпурная 318
Isoetes lacustris L. — полушник озерный 143

Juglans cinerea L. — орех серый 172
— *regia* L. — грецкий 220
Juncus gerardii Lois. — ситник Жерарда 184
Juniperus communis L. — можжевельник обыкновенный 83
— *sibirica* Burg. — сибирский 83
— *turkestanica* Kom. — туркестанский, арча 84, 86, 218
Jurinea arachnoidea Bge. — наголоватка паутинистая 203
— *filicifolia* Boiss. — папоротникolistная 82

Kalanchoë blossfeldiana Poelln. — каланхое Блоссфельда 317
Kalidium Moq. — калидуум 181
Kobresia Willd. — кобрезия 141
Koeleria glauca DC. — токоног сизый 203
— *gracilis* Pers. — стройный 173, 203

Lactuca serriola L. — латук 36, 37
Laminaria Lam. — ламинария 148
Lamium album L. — яснотка белая, глухая крапива 326
Langsdorfia Mart. — лангсдорфия 264
— *hypogaea* Mart. — подземная 263
Lappula myosotis Moench. — липучка обыкновенная 250
Larix dahurica Turcz. — лиственница даурская 79
— *decidua* Mill. = *L. europaea* DC. 91
— *europaea* DC. — европейская 91
— *laricina* C. Koch. — мелкошишечная 231
— *sibirica* Litv. — сибирская 177
— *sukaczewii* Dyl. — Сукачева 226
Lasiagrostis splendens Kunth. — чий блестящий 202
Lathraea squamaria L. — Петров крест 261, 262
Lathyrus pratensis L. — чина луговая 173
Laurocerasus officinalis M. Roem. — лавровишня 92
Ledum palustre L. — багульник болотный 141, 197
Lemna L. — ряска 143

— *trisolca* L. — трехдольная 43
Leontodon autumnalis L. — кульбаба осенняя 185
Leonurus cardiaca L. — пустырник обыкновенный 313
Leucanthemum vulgare Lam. — нивяник обыкновенный, поповник 173
Leucojum vernum L. — белоцветник весенний 91
Libanotis montana All. — порезник горный 203
Lilium martagon L. — лилия кудреватая, саранка 89
Limonium Mill. — кермек 161, 182
Linaria cretacea Fisch. — льнянка меловая 178
Linnaea borealis Gronov. — линнея северная 173
Linum austriacum L. — лен австрийский 318
Lobelia L. — лобелия 81, 210
— *keniensis* Mill. — кенийская 81
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. — луазелеурия лежащая 97
Lonicera caprifolium L. — жимолость душистая, каприфоль 318
Loranthus europaeum Jacq. — ремнецветник европейский 264
Lotus corniculatus L. — лядвенец рогатый 173
— *tenuifolius* Rehb. = *L. tenuis* Kit. 184
— *tenuis* Kit. — тонкий 184
Luzula DC. — описка 232
Lycium L. — дерева 129
Lycopodium complanatum L. — плаун сплюснутый 205
Lysimachia vulgaris L. — вербейник обыкновенный 173
Lythrum salicaria L. — дербенник иволистный, плакун-трава 120, 152

Majanthemum bifolium (L.) Fr. Schmidt — майник двулистный 36, 120
Malus praecox (Pall.) Borkh. — яблоня ранняя 187
Marschandia polymorpha L. — маршанция многообразная 226
Medicago lupulina L. — люцерна хмелевая 173
— *falcata* L. — серповидная 203
Melampyrum nemorosum L. — марьяник дубравный, Иван-да-Марья 173, 251, 264
Menyanthes trifoliata L. — вахта трехлистная 152
Mertensia maritima Don. — мертензия морская 185
Mimulus cardinalis Dougl. — губастик главный 51, 335

- Minuartia arctica* A. et. Gr. — минуарция арктическая 87
- Moehringia trinervia* (L.) Clairv. — мерингия трехжилковая 309
- Molinia coerulea* (L.) Moench. — молиния голубая 173
- Monotropa hypopitys* L. = *Hypopitys monotropa* Grantz. 52, 267
- Morus alba* L. — тут белый 78
- Mougeotia* Agardh. — мужоция 43
- Myriophyllum* L. — уруть 143
- *spicatum* L. — колосковая 151
- *verticillatum* L. — мутовчатая 145, 146, 149
- Najas marina* L. — наяда морская 151
- Nardus stricta* L. — белоус торчащий 141, 172, 173, 204
- Nelumbium nuciferum* Gaertn. — лотос орехоносный 152
- Neottia nidus-avis* (L.) L. C. Rich. — гнездовка настоящая 52, 267
- Nepeta* L. — котовик 282
- *cataria* L. — мятный 127
- Nephrolepis* Schott. — нефролепис 48
- Nephroma arcticum* (L.) Torss. — нефрома арктическая 91
- Nicotiana affinis* Mooge — табак душистый 318
- Nitraria schobert* L. — селитрянка Шобера 110
- Noaea* Moq. — ноза 129
- Nostoc commune* Vaucher. — носток обыкновенный 108, 175, 193
- Novosiversia glacialis* Bolle — новосиверсия приледниковая 70
- Nuphar* Smith. — кубышка 143, 152
- Nymphaea* L. — кувшинка 143, 152
- *candida* Presl. — чисто-белая 203
- *dentata* Schum. — зубчатая 152
- Obione* Gaertn. = *Atriplex* L. 180
- Odontites litoralis* Fries. — зубчатка прибрежная 184
- *serotina* Rchb. — осенняя 327, 342
- Oenothera* L. — ослинник 318
- Olea europaea* L. — маслина европейская 214
- Onobrychis bibersteinii* Sirjaev. — эспаршет Биберштейна 213
- Onosma simplicissimum* L. — оносма простейшая 178
- Opuntia* Mill. — опунция 136
- Orobancha* L. — заразиха 263
- *coerulescens* Steph. — синеватая 327
- Oscillatoria* Vauch. — осциллятория 73
- Oxalis* L. — кислица 318
- *acetosella* L. — обыкновенная 36, 39, 47, 120, 173, 323, 335
- Oxyria digina* Hill. — кисличник двупестичный 91, 214, 335, 336, 337
- Oxytropis immersa* (Baker) Bge. — остролодочник углубленный 194
- *tschuktschorum* Jurtz. — чукотский 91
- Rapaver nudicaule* L. — мак голостебельный 61
- *orientale* L. — восточный 326
- *rheas* L. — самосейка 318
- Paris quadrifolia* L. — вороний глаз четырехлистый 126, 323
- Parmelia* Ach. — пармелия 308
- Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. — педиаструм Бори 95
- Pedicularis* L. — мытник 264
- *kaufmanni* Prinzher. — Кауфмана 264
- Penicillium* Link. — пенициллиум 120
- Peridinium bipes* Steip. — перидиниум двуногий 77
- Petrosimonia* Bge. — петросимония 180
- Phaseolus vulgaris* L. — фасоль обыкновенная 61
- Phleum alpinum* L. — тимофеевка альпийская 76
- Phleum phleoides* (L.) Sm. — тимофеевка степная 203
- *pratense* L. — луговая 117, 172, 217
- Phlomis* L. — зопник 161, 203
- *herba-venti* L. — «трава ветра» 161
- *tuberosa* L. — клубненоносный 203
- Phragmites communis* Trin. — тростник обыкновенный 110, 151, 152, 182, 202
- Picea abies* (L.) Karst. — ель обыкновенная 26, 172, 214, 231, 268
- *excelsa* (Lam.) Link. = *P. abies* (L.) Karst. 26, 172, 214, 231, 268
- *obovata* Ledb. — сибирская 26
- Pinus australis* Michx. — сосна южная 225
- *caribaea* Morelet. — карибская 225
- *carpatica* Pawlow — стланиковая, карпатская 86
- *cembra* L. — кедровая европейская 97
- *montana* Mill. — горная 86
- *mughus* Jacq. = *P. carpatica* Pawlow 86
- *nigra* Arnold. — черная 26
- *pumila* Regel. — карликовая, кедровый стланик 83, 85
- *rigida* Mill. — жесткая 225
- *strobis* L. — Веймутова 95

- Pinus sylvestris* L. — обыкновенная 26, 225, 231, 276, 322, 331, 332, 339
Pirola L. — грушанка 326
Pituranthos tortuosus Engelm. — питурантос извилистый 124
Plantago coronopus L. — подорожник перистый 184
— *lanceolata* L. — ланцетолистный 51, 326
— *maritima* auct. p. p. поп L. = *P. salsa* Pall. 184
Plantago salsa Pall. — подорожник солончаковый 144, 183
Pleurotus ostreatus (Tasq. ex Fr.) Kummer. — вешенка 292
Poa annua L. — мятлик однолетний 284, 308
— *bulbosa* L. — луковичный 74, 245
— *pratensis* L. — луговой 76, 173, 245, 322
Polygonatum All. — купена 282
— *multiflorum* All. — многоцветковая 127
Polygonum amphibium L. — горец земноводный 152
— *aviculare* L. — птичий спорыш, птичья гречишка 244, 314
— *bistorta* L. — змеиный, горлец, раковые шейки 173, 322
— *carneum* C. Koch. — мясистый 217
— *paniricum* Korsh. — памирский 110
— *viviparum* L. — живородящий 93, 110
Polypodium vulgare L. — многоножка обыкновенная 48
Polyporus Mich. — полипорус 134
Polysiphonia Greville. — полисифония 150
Polytrichum commune Hedw. — кукушкин лен обыкновенный 173
Populus diversifolia Schrenk. — тополь разнолистный, туранга 202
Porphyra naiadum C. L. And. — порфира водная 46
Potamogeton filiformis Pers. — рдест нитевидный 151
— *lucens* L. — блестящий 146
— *natans* L. — плавающий 143
— *pectinatus* L. — гребенчатый 146, 151
— *perfoliatus* L. — пронзеннолистный 146, 151, 203
— *praelongus* Wulf. — длиннейший 152
— *vaginatus* Turcz. — влагалищный 151
Potentilla L. — лапчатка 299
— *anserina* L. — гусиная 173, 184
— *arenaria* Borkh. — песчаная 192
— *pamiroalaica* Fed. — памиро-алайская 112
— *recta* L. — прямая 318
— *reptans* L. — ползучая 184
— *tetrandra* Hook. — четырехтычинковая 86
Primula macrocalyx Bge. — первоцвет крупночашечный 213, 217
— *moorkroftiana* Wall. — Мооркрофта 212
— *nivalls* Turcz. — снежный 110
— *pamirica* Fed. — памирский 93
— *ruprechtii* Kusp. — Рупрехта 213, 217
— *sibirica* Korsh. — сибирский 110
Prunella vulgaris L. — черноголовка обыкновенная 184
Psoralea drupacea Bge. — псоралея костянковая 126
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. — орляк обыкновенный 173
Puccinellia distans (L.) Parl. — бескильница расставленная 185
Pulmonaria obscura Dumort. — медуница неясная 35, 36, 50, 54, 56, 76, 77
Pyrethrum achilleifolium M. B. — пиретрум тысячелистниковый, ромашник 183
— *miliefoliatum* Willd. — рассеченнолистный 203
Quercus borealis Michx. — дуб северный 231
— *ellipsoidalis* E. J. Hill. — эллипсо-видный 269
— *robur* L. — черешчатый 26, 137, 138, 172
— — *var. praecox* Czern. — — ранний 340
— — *var. tardiflora* Czern. — — поздний 340
Rafflesia R. Br. — раффлезия 260
Ramalina maciformis (Del.) Borg. — рамалина тощая 72
Ranunculus acris L. — лютик едкий 174
— *auricomus* L. — золотистый 326
— *baudotii* Godr. — Бодо 151
— *diversifolius* Gillib. — разнолистный 147, 149, 331
— *illyricus* L. — иллирийский 326
— *pulchellus* C. A. M. — хорошенький 110
Reaumuria L. — реомюрия 129
Retama Rafin. — ретама 129
Rhamnus frangula L. — крушина ломкая 249
Rheum L. — ревень 140
Rhinanthus major Ehrh. — погребок большой 175, 264

- Rhinanthus minor* L. — малый 264
Rhizobium Frank. — ризобиум 175
Rhizocarpon geographicum (L.) DC. — ризокарпон географический 91
Rhizophora L. — ризофора 185
Rhododendron L. — рододендрон 304
— *ferrugineum* L. — коричневый 95, 97
Roripa amphibia (L.) Bess. — жерушник земноводный 331
Rosa canina L. — роза собачья, шиповник 202, 227, 240
— *persica* J. F. — персидская 127
Rubus L. — малина 299
— *idaeus* L. — обыкновенная 176, 323
— *saxatilis* L. — костяника 202
Ruppia maritima L. — руппия морская 1151
— *spiralis* L. — спиральная 151

Sagina nodosa (L.) Fenzl. — мшанка узловатая 184
Sagittaria sagittifolia L. — стрелолист стрелолистный 143, 152, 331
Salicornia europaea L. — солерос европейский 180, 185
— *herbacea* L. = *S. europaea* L. 184
Salix acutifolia L. — ива остролистная, краснотал 192
— *alba* L. — белая, ветла 202
— *arctica* Pall. — арктическая 70, 83
— *caprea* L. — козья 323
— *herbacea* L. — травянистая 82, 83, 141
— *polaris* Wahlb. — полярная 82, 127, 141
Salsola L. — солянка, черкез 126, 180
— *arbuscula* Pall. — кустарниковая, боялыч 201, 203
— *kali* auct. non L. = *S. ruthenica* Iljin 181
— *ruthenica* Iljin — русская 181
— *soda* L. — содоносная 181
Salvia verticillata L. — шалфей муточатый 203
Salvinia natans All. — сальвиния плавающая 143, 203
Sambucus racemosa L. — бузина красная 176
Sanguisorba officinalis L. — кровохлебка лекарственная 173
Satureia montana L. — чабрец горный 205
Saxifraga Tourm. — камнеломка 86, 193
Scabiosa caucasica Bieb. — скабиоза кавказская 213
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Breb. — сценедесмус четыреххвостный 233

Scheuchzeria palustris L. — шейхцерия болотная 203
Schoenoplectus tabernaemontani Pall. — схеноплектус Табернемонтана 151
Scilla L. — пролеска 141
— *bifolia* L. — двулистная 52
— *sibirica* Andrews. — сибирская 41, 47, 52, 53, 70, 89, 90, 92, 98, 102, 251, 257, 327
Scirpus maritimus L. = *Bolboschoenus maritimus* Pall. 151
— *parvulus* Roem. et Schult. — камыш крохотный 151
— *sylvaticus* L. — лесной 122
— *tabernaemontani* Gmel. = *Schenoplectus tabernaemontani* Pall. 151
Scolochloa festucacea Link. — тростянка овсяницевая 203
Scrophularia cretacea Fisch. — норичник меловой 178
— *nodosa* L. — шишковатый 41
Sedum L. — очиток 68, 135
— *acre* L. — едкий 136, 174
Selaginella martensii Mill. — селлагинелла Мартенса 43
Sempervivum L. — молодило 68, 135
Senecio L. — крестовник 81, 210
— *sylvaticus* L. — лесной 171
Sequoia sempervirens Endl. — секвойя вечнозеленая 328
Siegingia decumbens (L.) Bernh. — зиглингия лежащая, трехзубка 184
Silaus besseri DC. — морковник Бессера 185
Silene acaulis L. — смолевка бесстебельная 86
— *inflata* Sm. — вздутая, хлопущка 176
— *noctiflora* L. — ночная 318
Sinapis arvensis L. — горчица полевая 174
— *nigra* L. — черная 61
Sium latifolium L. — поручейник широколистный 143, 147
Smirnowia turkestanica Bge. — смирновия туркестанская 160
Sofa hispida Maxim. — соя мохнатая 61
Solanum dulcamara L. — паслен сладко-горький 309
Soldanella alpina L. — сольданелла альпийская 71
— *hungarica* Simonk. — венгерская 58, 71
Solidago spathulata DC. — золотарник лопатолистный 51
— *virga aurea* L. — золотая розга 335, 337
Sorghastrum nutans (L.) Nash. — соргаструм поникший 339

Sorghum halepense (L.) Pers. — сорго алевское 76
Sparganium erectum L. — ежеголовник прямой, ежеголовка прямая 143
 — *ramosum* Huds. = *S. erectum* L. 143
Spergularia salina I. et C. Presl. — торичник солончаковый 184
Sphagnum rubellum Wils. — сфагнум красноватый 171
Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. — многокоренник обыкновенный 143
Stachys sylvatica L. — чистец лесной 282
Statice L. = *Limonium* Mill. — 161, 182
 — *gmelini* Willd. = *Limonium gmelini* (Willd.) Ktze 161
Stellaria holostea L. — звездчатка ланцетолистная 90, 282, 328
 — *media* (L.) Vill. — средняя, мокрица 90, 284
Stipa capillata L. — ковыль-волосатик 130, 203
 — *glareosa* P. Smirn. — ковыль песчаный 110
 — *gobica* Roshev. — гобийский 323
 — *lessingiana* Trin. — Лессинга 326
 — *pennata* L. — перистый 203
 — *rubens* P. Smirn. = *S. zaleskii* Wilensky 131
 — *sareptana* Beck. — сароптский 203
 — *zaleskii* Wilensky — Залесского 131
Stratiotes aloides L. — телорез обыкновенный 143
Striga Lour. — стрига, колдунья трава 159, 266
Suaeda Forsk. — сведа 180
Subularia aquatica L. — шильник водяной 143
Succisa pratensis Moench. — сивец лиловый 173
Sylphium L. — силфиум 36
Sympegma regelii Bge. — симпегма Регеля 110
Syringa vulgaris L. — сирень обыкновенная 220
Swertia marginata Schrenk. — свертия окаймленная 110

Tamarix L. — тамарикс, гребенщик 202
 — *ramosissima* Ledeb. — ветвистый 201
Tanacetum vulgare L. — пижма обыкновенная 38
Taraxacum kok-saghyz Rodin — одуванчик кок-сагыз 341
 — *officinale* Web. — лекарственный 184

Thalictrum alpinum L. — василистник альпийский 91, 335
Thermoascus Miele = *Dactylomyces* Eurot. 95
Thlaspi arvense L. — ярутка полевая 306
Thuja occidentalis L. — туя западная 231
Thymus marschallianus Willd. — чабрец Маршалла, тимьян Маршалла 173, 203
Tilia cordata Mill. — липа мелколистная 26, 137, 138, 172
Tillandsia straminea H. B. — тилландсия соломенная 117
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. — мох степной 135, 227
Trapa natans L. — рогульник плавающий, водяной орех, чилим 143, 205
Tribulus terrestris L. — якорцы наземные 250
Trichomanes radicans Sw. — трихоманес укореняющийся 49
Tridentalis europaea L. — седмичник европейский 36
Trifolium fragiferum L. — клевер земляничный 184
 — *medium* L. — средний 117
 — *montanum* L. — горный, белоголовка 140
 — *pratense* L. — луговой 172
 — *repens* L. — ползучий 69, 176, 184, 306
Triglochin maritimum L. — триостренник морской 184
 — *palustris* L. — болотный 110
Trillium ovatum Pursh. — триллиум овальный 51
Tsuga canadensis Carr. — тсуга канадская 231, 335
Tulipa L. — тюльпан 318
 — *patens* Agardh. — тюльпан поникающий 327
Tussilago farfara L. — мать-и-мачеха обыкновенная 72, 174, 318
Typha angustifolia L. — рогоз узколистный 152

Ulmus laevis Pall. — вяз гладкий 172
 — *scabra* Mill. — шершавый, ильм 33, 39
Uva L. — ульва 148
 — *fenestrata* P. et R. — окончатая 42, 44
 — *taeniata* (Setch.) S. et G. — ленточная 46
Urtica dioica L. — крапива двудомная 176, 313
 — *urens* L. — жгучая 176
Usnea G. H. Web. — уснея 292

Utricularia L. — пузырчатка 153
— *grafiana* Koch. = *U. intermedia* Hayne. 147
— *intermedia* Hayne. — средняя 147
— *minor* L. — малая 147
— *vulgaris* L. — обыкновенная 143, 145, 146

Vaccinium uliginosum L. — голубика 141, 216

— *vitis-idaea* L. — брусника 141, 326
Valdivia formosa Grossh. — вальдивия красивая 82

Vallisneria spiralis L. — валлиснерия спиральная 143

Verbascum thapsus Bernh. — коровяк «медвежье ухо» 127

Veronica L. — вероника 318

— *incana* L. — белоовойлочная 69, 127, 326

— *verna* L. — весенняя 284

Victoria cruciana d'Orb. — виктория круциана 152

— *regia* Rand.-Hort. — регия 143, 152

Vinca minor L. — барвинок малый 282

Viola arenaria DC. — фиалка песчаная 322

— *arvensis* Murr. — полевая 35

— *calaminaria* Lej. — каламинария 205

— *glabella* Nutt. — гладкая 51

— *hirta* L. — опушенная 35

— *mirabilis* L. — удивительная 35

Viscum album L. — омела белая 264, 265, 334

— *japonicum* Thunb. — японская 267

— *moniliiforme* Wight. = *V. japonicum* Thunb. 267

— *orientale* Willd. — восточная 267

Wolffia arrhiza Wimm. — вольфия бескорневая 143

Xanthium pennsylvanicum Wallr. — дурнишник пенсильванский 59

— *strumarium* L. — обыкновенный 60, 61

Xylaria Hill. et Grev. — ксилария 134

Zebrina Schnizl. — зебрина 157

Zerna pumpeliana (Scribn.) Tzvel. — зерна Пумпеля 75

Zostera marina L. — zostera морская, взморник, морская трава 76, 151

— *nana* Roth. — малая 76, 151

Zygophyllum L. — парнолистник 129

— *fabago* L. — бобовидный 117

**Термины, образованные
от греческого слова «фитон» — растение**

Галомезофит — греч. «галс» («галос») — соль; греч. «мезос» — средний, промежуточный 182
 Галоксерофит — греч. «галс» — соль, «ксерос» — сухой 182
 Галофит — греч. «галс» — соль 180
 Гелиофит — греч. «гелиос» — солнце 34
 Гелофит — греч. «гелос» — болото 143
 Гемиксерофит — греч. «геми» — полу-, «ксерос» — сухой 134
 Гигромезофит — греч. «гигрос» — влажный, «мезос» — средний, промежуточный 139
 Гигрофит — греч. «гигрос» — влажный 120
 Гидрофит — греч. «гидор» — вода, влага 143
 Гликогалофит — греч. «гликис» — сладкий, «галс» — соль 182
 Гликофит — греч. «гликис» — сладкий 180
 Криногалофит — греч. «крино» — отделяю, «галс» — соль 182
 Криофит — греч. «криос» — холод, лед 142
 Ксеромезофит — греч. «ксерос» — сухой, «мезос» — средний, промежуточный 140
 Ксерофит — греч. «ксерос» — сухой 123
 Литофит — греч. «литос» — камень 192
 Мезофит — греч. «мезос» — средний, промежуточный 137
 Металлофит — лат. metallum — металл 205
 Оксифит — греч. «оксис» — кислый 198
 Омброфит — греч. «омброс» — дождь 202
 Пирофит — греч. «пир» — огонь 227
 Пойкилоксерофит — греч. «пойкилос» — пестрый, разнообразный, «ксерос» — сухой 134
 Псаммофит — греч. «псаммос» — песок 187
 Психрофит — греч. «психриа» — холод 141
 Сапрофит — греч. «сапрос» — гнилой 529, 267
 Склерофит — греч. «склерос» — сухой, жесткий 130

Сциофит (сциафит) — греч. «скиа» — тень 34
 Трихогидрофит — греч. «трихос» — волос, «гидор» — вода, влага 202
 Фреатофит — греч. «фреар» (род. «фреатос») — колодец 202
 Эпифит — греч. «эпи» — на 253
 Эугалофит — греч. «эу» — хорошо, «галс» — соль 180
 Эуксерофит — греч. «эу» — хорошо, «ксерос» — сухой 134

Прочие термины

Абиотический — греч. «а» — не, без, «биос» — жизнь 6
 Аллелопатия — греч. «аллелон» — взаимно, «патос» — страдание 271
 Анемофил, анемофильный — греч. «анемос» — ветер, «филео» — люблю 158
 Анемохор, анемохорный — греч. «анемос» — ветер, «хорео» — распространяюсь 159
 Антропогенный — греч. «антропос» — человек, «генос» — рождение 7
 Антропохорный — греч. «антропос» — человек, «хорео» — распространяюсь 313
 Аридный — лат. aridus — сухой 103
 Афильный — греч. «а» — не, без, «филлон» — лист 127
 Ацидофил — лат. acidus — кислый, греч. «филео» — люблю 172
 Аэропланктон — греч. «аэр» — воздух, «планктон» — блуждающий 66
 Базофил, базифил — греч. «базис» — основание, «филео» — люблю 172
 Бактериотрофия — греч. «бактериа» — палочка (бактерия), «трофе» — питание 255
 Биотип — греч. «биос» — жизнь, лат. typus — тип 340
 Биотический — греч. «биос» — жизнь 7
 Биотоп — греч. «биос» — жизнь, «топос» — место 14
 Гаустория — лат. haustor — черпающий, пьющий 261
 Гетерофиллия — греч. «гетерос» — иной, другой, «филлон» — лист 146
 Гомеогидридный — греч. «гомойос» — подобный, «гидор» — вода 119

Гомеотермный — греч. «гомойос» — подобный, «термос» — теплый 81
 Гумидный — лат. *humidus* — влажный 103
 Гуттация — лат. *gutta* — капля 121
 Дисимбиотрофный — греч. «ди» — двойной, дважды, «симбиозис» — сожительство, «трофе» — питание 256
 Диссеминация — лат. *disseminare* — рассеивать, рассыпать 320
 Дистрофный — греч. «дис» не, без, «трофе» — питание 174
 Зоогамный — греч. «зоон» — животное, «гамос» — брак 248
 Зоогенный — греч. «зоон» — животное, «генос» — рождение 7
 Зоохор, зоохорный — греч. «зоон» — животное, «хорео» — распространяюсь 250
 Изореагент — греч. «изос» — равный, лат. *ге...* — приставка, указывающая на противодействие, лат. *agens* — действующий 342
 Кальци(е)фил — лат. *calcium* — кальций, греч. «филео» — люблю 177
 Кальци(е)фоб — лат. *calcium* — кальций, греч. «фобос» — страх, боязь 177
 Консорция — лат. *consortio* — общность, соучастие 276
 Контрактивный — лат. *contractio* — стягивание, сжатие 88
 Криопланктон — греч. «криос» — холод, лед, «планктон» — блуждающий 94
 Криофильный — греч. «криос» — холод, лед, «филео» — люблю 72
 Летальный — лат. *letalis* — смертельный 9
 Мегатермный — греч. «мегас» — большой, «термос» — теплый 72
 Мезогалянный — греч. «мезос» — средний, промежуточный, «галс» — соль 151
 Мезотермный — греч. «мезос» — средний, промежуточный, «термос» — теплый 72
 Мезотрофный — греч. «мезос» — средний, промежуточный, «трофе» — питание 174
 Микориза — греч. «микес» — гриб, «риза» — корень 256
 Микотроф, микотрофный — греч. «микес» — гриб, «трофе» — питание 198, 255
 Микротермный — греч. «микрос» — малый, «термос» — теплый 72
 Мирмекохорный — греч. «мирмекс», «мирмекос» — муравей, «хорео» — распространяюсь 251
 Монофаг — греч. «монос» — один,

единственный, «фагос» — пожирающий 236
 Нанизм — греч. «нанныс» — карлик 83
 Нейтрофил — лат. *neutrum* — ни то ни другое, греч. «филео» — люблю 172
 Нитрофил — греч. «нитрон» — селитра, «филео» — люблю 176
 Олигогалинный — греч. «олигос» — малый, «галс» — соль 151
 Олиготрофный — греч. «олигос» — малый, «трофе» — питание 174
 Олигофаг — греч. «олигос» — малый, «фагос» — пожирающий 236
 Оптимум — лат. *optimum* — наилучший 9
 Орнитофил, орнитофильный — греч. «орнис», «ориитис» — птица, «филео» — люблю 248
 Пейноморфоз — греч. «пейна» — голод, «морфа» — форма 176
 Пессимум — лат. *pessimum* — наихудший 9
 Пойкилогидридный — греч. «пойкилос» — пестрый, «гидор» — вода 119
 Пойкилотермный — греч. «пойкилос» — пестрый, «термос» — теплый 68
 Полигалинный — греч. «поли» — много, «галс» — соль 151
 Полифаг — греч. «поли» — много, «фагос» — пожирающий 236
 Рудеральный — лат. *rudus (runderis)* — щебень, мусор
 Стенобионтный — греч. «стенос» — узкий, тесный, «бионтос» — живущий 9
 Стеногалинный — греч. «стенос» — узкий, тесный, «галс» — соль 151
 Стенотопный — греч. «стенос» — узкий, тесный, «топос» — место 9
 Сублетальный — лат. *sub* — под, *letalis* — смертельный 9
 Суккулент — лат. *succulentus* — сочный 135
 Толерантность — лат. *tolerantia* — терпение 8
 Трансбиотический — лат. *trans* — через, за, греч. «а» — не, без, «биос» — жизнь 252
 Трансбиотический — лат. *trans* — через, за, греч. «биос» — жизнь 252
 Термофильный — греч. «термос» — теплый, «филео» — люблю 72
 Фитогенный — греч. «фитон» — растение, «генос» — рождение 7
 Фитофаг — греч. «фитон» — растение, «фагос» — пожирающий 236
 Ценопопуляция — греч. «койнос» — общий, лат. *populus* — народ, население 341

Ценотип — греч. «койнос» — общий, лат. *typus* — тип 333

Эврибионтный — греч. «эврис» — широкий, «бионтос» — живущий 9

Эвригалинный — греч. «эврис» — широкий, «галс» — соль 151

Эвритермный — греч. «эврис» — широкий, «термос» — теплый

Эвритопный — греч. «эврис» — широкий, «топос» — место 9

Эдафический — греч. «эдафос» — почва 7

Эдафотип — греч. «эдафос» — почва, лат. *typus* — тип 333

Эдификатор — лат. *aedificator* — строитель 273

Экобиоморфа — греч. «ойкос» — дом, жилище, «биос» — жизнь, «морфа» — форма 291

Экология — греч. «ойкос» — дом, жилище, родина, «логос» — понятие, учение, слово 3

Экотип — греч. «ойкос» — дом, жилище, лат. *typus* — тип 331

Экотоп — греч. «ойкос» — дом, жилище, «топос» — место 14

Экстремальный — лат. *extremus* — крайний 9

Эктопаразит — греч. «эктос» — вне, снаружи 260

Эктотрофный — греч. «эктос» — вне, снаружи, «трофе» — питание 256

Элайосома — греч. «элайон» — масло, «сома» — тело 251

Энтомофил, энтомофильный — греч. «энтомон» — насекомое, «филео» — люблю 245

Эндозоохорный — греч. «эндон» — внутри, «зоон» — животное, «хорео» — распространяюсь 250

Эндотрофный — греч. «эндон» — внутри 260

Эндотрофный — греч. «эндон» — внутри, «трофе» — питание 256

Эндоэктотрофный — греч. «эндон» — внутри, «эктос» — вне, снаружи, «трофе» — питание 256

Эпизоохорный — греч. «эпи» — на, «зоон» — животное, «хорео» — распространяюсь 250

Эпифилл — греч. «эпи» — на, «филлон» — лист 253

Эутрофный — греч. «эу» — хорошо, «трофе» — питание 174

Эфемер, эфемероид — греч. «эфемерос» — однодневный, скоропреходящий 52

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Растение и среда	6
Среда и экологические факторы	6
Схема действия экологического фактора на растение	8
Взаимодействие экологических факторов	10
Ограничивающий фактор	11
Реакции растений на действие среды	11
Глава II. Свет и его роль в жизни растений	15
Характеристика света как экологического фактора	15
Растение и растительный покров как оптическая система	29
Приспособления растений к световому режиму	34
Фотопериодизм	58
Глава III. Влияние тепла на растения	63
Характеристика тепла как экологического фактора	63
Температура растений	67
Растения и высокая температура	72
Влияние холода на растения и приспособления к нему	79
Сезонные адаптации к перенесению холодного периода	96
Глава IV. Вода в жизни растений	103
Характеристика воды как экологического фактора	103
Некоторые эколого-физиологические показатели, характеризующие водный режим растений	110
Экологические типы наземных растений по отношению к воде	119
Экология водных растений	143
Глава V. Воздух как экологический фактор	154
Движение воздуха	154
Газовый состав воздуха	162
Глава VI. Почвенные факторы	167
Характеристика почвенных экологических факторов	167
Отношение растений к кислотности почвы	171
Растения и содержание в почве важнейших элементов питания	174
Влияние засоления на растения	178
Псаммофиты и литофиты	187
Торф как субстрат для растений	194
Индикация почвенно-грунтовых условий по растениям и растительности	199
Глава VII. Рельеф (орографические факторы)	208
Экология высокогорных растений	208
Роль элементов мезорельефа в жизни растений	220
Микрорельеф	223
Глава VIII. Роль в жизни растений прочих физических факторов	224
Глава IX. Биотические факторы	236
Зоогенные факторы	236
Фитогенные факторы	252
Влияние сообитателей на положение экологического оптимума	276

Глава X. Жизненные формы растений	278
О понятии «жизненная форма»	278
Система жизненных форм Раункиера	280
Другие системы жизненных форм и принципы их построения	285
Жизненные формы у споровых растений	292
Жизненные формы растений в ботанико-географическом аспекте	294
Эволюция жизненных форм	297
Глава XI. Антропогенные факторы	300
Основные формы воздействия человека на растения	300
Прямые влияния	301
Косвенные влияния	304
Экология городских растений	310
Глава XII. Периодические явления в жизни растений	315
Суточные ритмы у растений	316
Сезонная периодичность в жизни растений	320
Многолетние циклические изменения в среде и их влияние на жизнь растений	328
Глава XIII. Экологическая неоднородность вида	330
Экологические модификации	330
Экотипы	331
Система внутривидовых экологических групп	340
Глава XIV. Краткий очерк истории экологии растений	343
Литература	348
Указатель растений, упомянутых в тексте	353
Указатель экологических терминов, употребляемых в тексте	364

Тамара Константиновна Горышина

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Редактор Н. А. Соколова. Художник А. К. Зефирова. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Технический редактор Э. М. Чижевский. Корректор С. К. Завьялова

ИБ № 1712

Изд. № Е-338. Сдано в набор 15.12.78. Подп. в печать 31.05.79. Т-11119. Формат 60×90/16. Бум. тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 23 усл. печ. л. 25,30 уч.-изд. л. Тираж 20 000 экз. Зак. № 939. Цена 1 р. 30 к.

Издательство «Высшая школа», Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.