

# **ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

**Казань -1988**



КАЗАНСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО  
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени В. И. Ульянова-Ленина

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ  
Методические указания  
для студентов биолого-почвенного  
факультета университета

Казань, 1988

Составители:  
В. И. Полуянова, С. Е. Любарский

Методические указания предназначены для ориентировки студентов в материале курса "Экология растений".

## В В Е Д Е Н И Е

В наше время бурного научно-технического прогресса и все возрастающего влияния человека на природу экология - наука, 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 живого мира и окружающей среды, экологическое воспитание и просвещение, морально-этические, философские и даже правовые вопросы. Без преувеличения можно сказать, что экология становится наукой не только биологической, но и социальной.

СССР - 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 Земли, ее недр, водных ресурсов, растительного и животного мира, для сохранения в чистоте воздуха и воды, обеспечения воспроизводства природных богатств и улучшения окружающей человека среды".

Экология растений изучает закономерности взаимоотношений растений со средой их обитания. На развитие растений и их популяций наряду с экологическими условиями абиотической среды влияет растительное сообщество, в состав которого входит данный вид, потому при изучении взаимоотношений видов со средой необходимо уделять должное внимание фитоценозам, в которых они растут и развиваются. Знания об отношении растений к среде, к определенным местообитаниям издавна приобретались человеком на практике: сначала при сборе, а позднее и при возделывании растений.

## КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Первые обобщения экологической информации о растениях были сделаны еще в античном мире. В двух дошедших до нас работах Теофраста "Естественная история растений" и "О причинах растений" содержится много наблюдений над изменением внешнего вида и формы роста растений под влиянием внешних условий, ему же первому принадлежит разделение растений на деревья, кустарники, полукустарники и травы. Несколько столетий раннего средневековья принесли мало знаний о растительном мире. В основном ботанические знания накапливались в монастырях, где выращивались лечебные травы. В период от эпохи Возрождения и до 19 века - основная тенденция в естественных науках - это собирание и накопление материала. Но уже первые попытки обобщения накопившегося материала относятся ко второй половине 18 и началу 19 веков. В начале 19 века немецкий ученый А. Гумбольдт показал зависимость жизненных форм растений и их распределения по земной поверхности от климатических условий, положив начало экологической географии растений. Крупный вклад в развитие экологических идей внес швейцарский ученый О. Декандоль, который в своем курсе физиологии растений систематизировал данные о влиянии внешних условий на растения и растений на среду. Вскрытие закономерности взаимодействия растений и среды он рекомендовал использовать как теоретическую основу в практике сельского хозяйства. Ему же принадлежит формулировка такого важного понятия, как "местообитание вида". Мощным стимулом в развитии экологии растений явилось эволюционное учение Ч. Дарвина, показавшее значение внешних условий для становления и развития видов. В 1868 году профессором Казанского университета Н. Ф. Леваковским была представлена диссертация "О влиянии некоторых внешних условий на ферму корней". Затем появилось еще несколько его работ о влиянии различных элементов среды на форму, строение и развитие растений. Но это были не первые экологические работы русских ученых. Еще в конце 18 века русский ученый А. Т. Болотов придавал большое значение формообразующим воздействиям среды на растение. Термин "экология" был введен в

науку в 1869 году последователем Ч. Дарвина, немецким ученым Э. Геккелем. Большой вклад в развитие экологии растений принадлежит датскому ученому Е. Вармингу. В 1895 году он обобщил и систематизировал основную современную ему экологическую информацию. В 1902 году его работа была впервые переведена на русский язык под названием "Распределение растений", а в 1907 году она вышла в России под названием "Экологическая география растений". В 1910 году 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". Такое понимание предмета получило широкое распространение, хотя вокруг него долгое время велась оживленная полемика. Экология растений - это раздел общей экологии - науки об экологических системах.

В России экология растений бурно развивается с конца 19 века. Академика Б. А. Келлера по праву считают основоположником советской экологической школы. Еще в 1907 году он впервые применил метод профилей при исследовании растительности. Опубликованная в 1935 году в 5 номере журнала "Советская ботаника" статья Келлера "Динамическая экология" сыграла большую роль в развитии экологии растений в нашей стране. В этой статье он дает определение экологии растений, подчеркивает, что типы растений и внешние условия необходимо рассматривать в их движении и изменении, что растения и среда представляют собой динамическое единство. Келлер настаивал на изучении "взаимной зависимости индивидуального и эволюционного развития растений, так как правильное понимание этой зависимости должно быть положено в основу новой эволюционной экологии". Большое значение для развития экологии имело то, что такие крупные физиологи, как академик М. А. Максимов, Л. Н. Иванов, В. Н. Любименко и другие помимо лабораторных исследований начали изучать физиологические процессы в природных условиях, где на растения воздействуют сложные экологические комплексы, определяющие рост и развитие растений их урожайность. Это способствовало углублению и развитию экологических методов исследования.

Сформулированная в 1925 году А. Г. Раменским гипотеза об экологической индивидуальности видов нашла широкую поддержку в последние десятилетия и стала одним из краеугольных камней в современной теории континуума растительности. Большой вклад в развитие экологии растений внесли и другие советские и зарубежные ученые: В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, Р. Д. Александрова, А. Тэнсли, Х. Глизон, Р. Уиттекер и многие другие.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Жизнь организмов любой популяции в экосистеме проходит под воздействием множества экологических факторов, относящихся к абиотическим и биотическим компонентам экосистемы. Экологические факторы действуют на скорость роста и развитие, питание, продолжительность жизни и другие показатели жизнедеятельности особей популяции.

Экологические факторы делятся на: внешние /экзогенные/ и внутренние /эндогенные/ по отношению к данной экосистеме. К внешним относятся факторы, действие которых в той или иной мере определяет изменения, происходящие в экосистеме, но сами они практически не испытывают ее обратного воздействия. Например: солнечная радиация, интенсивность атмосферных осадков, атмосферное давление, скорость ветра, скорость течения и т. д.; внутренние факторы соотносятся со свойствами самой экосистемы (или отдельных ее компонентов) и в действительности определяют ее состав. Например: численность и биомасса ценопопуляции, запасы различных веществ, характеристики приземного слоя воздуха, водной и почвенной массы и т. д. Кроме того, экологические факторы делят на биотические и абиотические, а среди экзогенных различают климатические, геологические, гидрологические, антропогенные; среди эндогенных - микрометеорологические, эдафические /почвенные/, водные и биогические. Важным классификационным показателем служит характер временной динамики экологических факторов /суточной, лунной, сезонной, многолетней/.

Влияние экологических факторов на живой организм весьма многообразно. Одни факторы влияют сильнее и на все стороны жизни растения, другие - слабее и на какой-либо определенный жизненный процесс. Тем не менее можно представить общую схему действия экологического фактора. На рис. 1



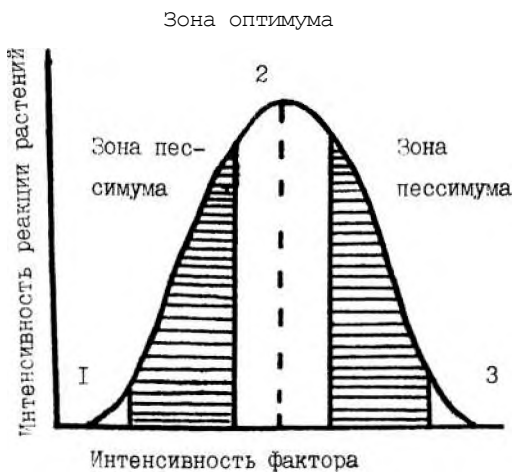


Рис. 1

Схема действия экологического фактора на растение. Кардинальные точки: 1 - минимум, 2 - оптимум, 3 - максимум (По Горышиной, 1979)

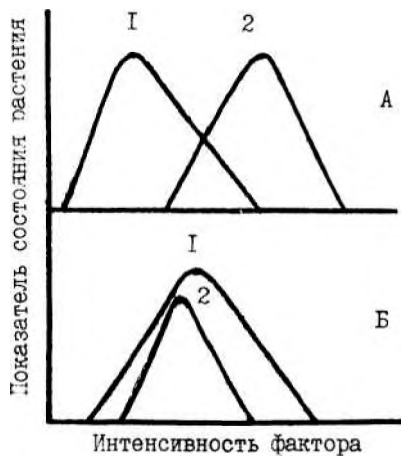


Рис. 2

Различное положение оптимума по отношению к экологическому фактору у двух разных видов (1, 2). А.

Различная ширина экологической амплитуды у двух разных видов (1, 2). Б. (По Горышиной, 1979)

по оси абсцисс отложена интенсивность фактора, например, температура, концентрация солей в почвенном растворе, 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, поглощение воды корнями и т. д. Диапазон действия экологического фактора (или область толерантности) ограничен точками  $\min$  и  $\max$  - соответственно крайним значениям этого фактора, при которых возможно существование растений. Точка на оси абсцисс, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности растений, означает оптимальную величину фактора. Это точка оптимума; но чаще говорят о зоне оптимума или зоне комфорта. Точки  $\min$ ,  $\max$ ,  $\text{optim}$  составляют три кардинальные точки, определяющие возможности реакции организма на действие данного фактора. Крайние участки кривой, выражающие состояние угнетения при резком недостатке или избытке фактора - области 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 выходит за пределы зоны комфорта и оказывает угнетающее действие, называются экстремальными. 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, а у растений из теплых или жарких местообитаний оптимум лежит в области высоких температур. Различна может быть и ширина диапазона фактора, рис. 2 (Б). Есть растения, для которых оптимальна определенная величина освещенности: или крайнее затенение (тенелюбивые лесные травы, мхи, обитающие в пещерах), или сильное освещение (крайне светолюбивые высокогорные травы и кустарнички); но есть виды, одинаково хорошо растущие и при полной освещенности, и при значительном затенении, например, ежа сборная. Точно так же одни луговые травы предпочитают почвы с определенным, довольно узким диапазоном кислотности, другие хорошо растут при широком диапазоне - от сильно кислого до щелочного; первые растения являются стенобионтными, а вторые еврибионтными. Однако это не характеризует специфичность вида по отно-

шению к любому экологическому фактору: вид может иметь узкую амплитуду по отношению к одному экологическому фактору и широкую 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 большей степени зависит от "экологического фона", т. е. от количественного выражения других факторов. Например, освещенность по-разному действует на интенсивность фотосинтеза водяного мха при разном содержании углекислого газа в воде. Ни один из необходимых растению экологических факторов не может быть заменен другим: например, зеленое растение нельзя вырастить в полной темноте даже при очень хорошем почвенном питании или на дистиллированной воде при самом оптимальном тепловом режиме. Существует частичная заменяемость основных экологических факторов и вместе с тем их полная незаменимость. Если значение хотя бы одного из необходимых факторов выходит за пределы толерантности, то существование организма становится невозможным. В случае если какой-либо из факторов имеет значение, то он ограничивает действие остальных факторов и определяет конечный результат действия среды на растение. Изменить этот результат можно только воздействием на ограничивающий фактор. Этот закон "ограничивающего фактора" вначале был сформулирован в агрохимии. Было замечено, что при недостатке в почве или питательном растворе одного из необходимых химических элементов никакие удобрения, содержащие другие элементы, на растение не действуют, но добавление недостающего элемента дает прибавку урожая. Выявление ограничивающего фактора и устранение его действия составляют практическую цель в рациональном использовании растительного мира. На влияние среды растительные организмы реагируют определенным образом: или избегают неблагоприятных условий, или приобретают выносливость. Для растений характерна пластичность структуры и функций выработка приспособительных изменений строения и процессов жизнедеятельности. Эти изменения могут носить характер модификационный - наследственный или генотипический - наследственный. Морфологические адаптивные изменения можно проследить на разных уровнях организации растений: от клеточного до целого организма. Физиологическая и биохимическая пластичность проявляется в изменении химизма, интенсивности физиологических процессов и их устойчивости. В областях с яс-

но выраженной климатической ритмикой характерна выработка определенной временной организации жизненных процессов. Сочетание приспособительных изменений, происходящих в процессе длительной эволюции в определенных условиях, приводит к тому, что растение достигает состояния адаптации, что обеспечивает успешное существование вида. Но растения проявляют избирательность, и поэтому конечный результат влияния среды определяется биологическими особенностями самого растения. Само растение тоже действует на окружающую среду. Например, единичное дерево затеняет пространство под кроной и изменяет его микроклимат, иссушает корнеобитающие горизонты почвы, изменяет химический состав почвы и т. д. Тем более сильное влияние на среду оказывает растительное сообщество. Так сплошной покров ряски на поверхности пруда может существенно изменить газовый и солевой режим водоема.

Изменение растениями и другими обитателями биогеоценоза - комплекса экологических факторов - служит причиной того, что растения реально испытывают влияние не тех условий среды, которые определяются географическим и топографическим положением мест произрастания, а измененного комплекса условий. В связи с этим различают экотоп (первичный комплекс факторов физико-географической среды) и биотоп (условия среды, измененные деятельностью живых организмов).

## СВЕТ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Значение света для растений заключается прежде всего в том, что он является источником лучистой энергии, необходимой для фотосинтеза. Солнечная радиация представляет собой электромагнитное излучение, мощность которого составляет  $3,86 \cdot 10^{26}$  вт. Разложение диоксида углерода и образование углеводов зависят от световых лучей, поглощаемых листом. Пигменты листа поглощают, главным образом, видимые лучи (от фиолетовых до красных). Совместное воздействие этих лучей на человеческий глаз создает впечатление белого света. Фотосинтез происходит в области излучения 380-720 нм. Это излучение называется фотосинтетически активной радиацией - ФАР. Спектральный состав света, в природных условиях, и его поглощение зависят от всего комплекса экологических условий, прежде всего от угла падения солнечных лучей. Чем ниже Солнце над горизонтом, тем менее этот угол, и тем большую мас-

су атмосферы должны пройти солнечные лучи до Земли. Масса атмосферы влияет на солнечную радиацию, рассеивая и поглощая ее молекулами газов, водяными парами, пылью. Водяной пар и молекулы газов поглощают, в основном, коротковолновые, ультрафиолетовые, сине-фиолетовые и инфракрасные лучи. Около 42% солнечной радиации, достигающей атмосферы, отражается и рассеивается в мировом пространстве, около 15% поглощается атмосферой и только 43% достигает поверхности Земли. Приспособление растений к использованию света чрезвычайно многообразно. Прежде всего зеленые растения приспосабливаются к возможно большему поглощению лучистой энергии путем увеличения площади листовой поверхности и ориентации листьев по отношению к свету. Например, в посевах верхние листья расположены вертикально, нижние - горизонтально, а средние имеют промежуточную ориентацию. Отношение площади всех листьев фитоценоза к площади территории, занимаемой фитоценозом, называется индексом листовой поверхности. Индекс дает Представление о размерах и расположении ассимилирующих органов растений. Оптимальной листовой поверхностью является такая поверхность, которая способствует наиболее полному поглощению ФАР, проходящей через весь листовой покров ценоза. Следовательно, индекс листовой поверхности - важный показатель продуктивности растений. Эффективность поглощения лучистой энергии листьев зависит от возраста. Молодые листья поглощают больше, но осенью они больше отражают и пропускают. Разнообразие световых условий, при которых живут растения на нашей планете, чрезвычайно велико, соответственно и разнообразны приспособления растений к жизни при том или ином световом режиме. По отношению к свету различают три основные группы растений:

1. Светолюбивые (гелиофиты) - экологический оптимум находится в области полного освещения, и сильное затенение действует на них угнетающе. Это растения открытых местообитаний или хорошо освещенных экологических ниш. Например, степные и луговые травы (верхние ярусы), наскальные лишайники, эфемеры и эфемероиды, большинство культурных растений открытого грунта и т. д.

2. Тенелюбивые (сциофиты) - имеют оптимум в области слабой освещенности и не выносят сильного света - это растения нижних затененных ярусов сложных растительных сообществ, например, таежных ельников, лесостепных дубрав, тропических гилей, многие комнатные растения и т. д.

3. Теневыносливые - имеют широкую экологическую амплитуду, они хорошо растут и развиваются при полной освещенности или близкой к ней, но хорошо адаптируются и к слабому свету. Это распространенная и очень пластичная группа. Определение степени теневыносливости растений имеет большое практическое значение. Например, при создании сочетаний видов в сложных ценозах в нижние ярусы должны быть помещены растения, устойчивые к затенению верхними ярусами. Одним из критериев теневыносливости может служить соотношение высоты дерева и толщины его ствола: более теневыносливые древесные породы способны расти в густом насаждении, и они сильнее вытягиваются вверх; структура кроны у теневыносливых густая, плотная, у светолюбивых - ажурная. Для определения степени теневыносливости служит показатель: "относительное световое довольствие". По Визнеру - это минимальная освещенность (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. Но степень теневыносливости или светолюбия не является неизменным световым признаком. Отношение растений к свету изменяется с возрастом. Как правило, всходы и молодые растения более теневыносливы по сравнению со взрослыми особями. Например, в лесу подрост имеет 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 можно отметить и в травянистых сообществах. Это можно рассматривать как видовую адаптацию, необходимую для существования вида. Следует отметить, что в оптимальных для вида климатических и почвенных условиях теневыносливость обычно выше. Наблюдается возрастание светолюбия при общем понижении температуры по направлению к северу. Важнейшая характеристика светового режима - фотопериод, т. е. продолжительность дня, а точнее соотношение длины светлой и темной части суток, которая неодинакова в течение года. Длина дня не безразлична для растений. Очень многие виды переходят от вегетативного развития к цветению и плодоношению только в том случае, если они развиваются при фотопериоде определенной критической величины. Способность рас-

тений реагировать на длину дня получила название фотопериодической реакции (ФПР), а круг явлений, регулируемых длиной дня - фотопериодизмом. Он был открыт в 1920 году Гарнером и Аллардом. По типу ФПР различают следующие группы растений:

1. Растения короткого дня. Для перехода к цветению требуется 12 часов и менее в сутки: конопля, табак, перилла.
2. Растения длинного дня. Требуется для перехода к цветению более 12 часов: картофель, пшеница, шпинат.
3. Промежуточный тип. Цветение наступает при сравнительно узком диапазоне фотопериода: гваюла.
4. Нейтральный тип. Цветение наступает при любой длине дня: томат, одуванчик и др.

Для каждого вида характерен свой критический фотопериод. От ФПР зависит также продуктивность фитоценозов, устойчивость к инфекционным заболеваниям, способность к симбиозу и т. д. Особенно важную роль играет фотопериодизм в географическом распространении растений и в регуляции их сезонного развития. Виды, сорта и формы, распространенные в высоких широтах, в большинстве длиннодневные, соответственно фотопериоду в период вегетации. Виды тропиков и субтропиков короткодневные и нейтральные. ФПР является весьма точным механизмом адаптации вида к разнообразным условиям на протяжении географического ареала, но при этом служит, отчасти, ограничителем распространения географической популяции: длина дня препятствует миграции северных длиннодневных форм к югу и южных короткодневных - к северу. Но эти географические закономерности не абсолютны. Исследования показали, что и физиологические процессы у растений зависят от суточного ритма освещения, длины светлого и темного периода суток.

Ритм этих процессов возник и закрепился на протяжении длительной эволюции.

## ТЕПЛО КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Тепло - важнейший экологический фактор и одно из необходимых условий существования растений. Количество тепла, аккумулируемое Землей, прежде всего зависит от лучистой энергии Солнца и ее трансформации на пути к Земле. Процесс трансформации довольно сложен и зависит от сочетания многих факторов, вследствие чего в разных зонах, районах, различных ус-

ловиях рельефа, подстилающей поверхности, в каждом типе растительности складывается свой годовой, месячный и суточный тип радиационного баланса, определяющий распределение температуры в почве и приземных слоях воздуха. Радиационный баланс представляет собой сумму прихода и расхода лучистой энергии, поглощаемой и излучаемой подстилающей поверхностью, атмосферой или системой "земная поверхность-атмосфера" за различные промежутки времени. Большое влияние на величину радиационного баланса оказывают условия увлажнения, облачность и другие факторы. Максимальные положительные величины суточного радиационного баланса наблюдаются в околополуденные часы, а максимальные отрицательные - в ночное время. Изменчивость радиационного баланса ночью по сравнению с дневными часами мала, и если в высоких слоях атмосферы температурная разница быстро выравнивается, то в приземном слое воздуха контрасты температур могут существовать довольно долго в непосредственной близости друг от друга по причине торможения турбулентного обмена. Эти различия в температуре обусловлены формами рельефа, типами почв и растительности, защищенностью от ветра и другими факторами. Температурные условия приземного слоя воздуха определяются теплом, поглощенным непосредственно поверхностью почвы. Летом она местами нагревается до 60 и даже до 80°C. Часть поглощенного почвой тепла переходит в более глубокие слои и в подпочву, часть расходуется на нагрев приземного слоя воздуха. Много поглощенного тепла тратится на испарение воды. В полдень в процессе теплообмена наивысшая температура устанавливается на границе между почвой и воздухом, т. е. на поверхности почвы. Отсюда она понижается как вверх, так и вниз, в глубь почвы. Такой тип распределения тепла называется "типом инсоляции", который наиболее проявляется в жаркие летние дни. В противоположность ему выделяют "тип излучения", имеющий место в ночное время и наиболее отчетливо наблюдающийся в зимние холодные ночи. В это время почва наиболее активно излучает поглощенное ею тепло. Но при этом атмосфера, легко и быстро пропускающая солнечную радиацию, очень сильно затрудняет земное излучение. Лишь 12% его проникает через атмосферу и уходит в мировое пространство. Эта особенность атмосферы, способствующая сохранению земного тепла, названа "тепличным или парниковым эффектом". Ночное выхолаживание - следствие излучения тепла земной поверхностью. Уже перед заходом Солнца радиационный баланс становится отрицательным, т. е. излучение превышает инсоляцию. Как пра-



вило, ночное выхолаживание начинается до наступления темноты и некоторое время еще продолжается после восхода Солнца. Сначала понижается температура почвы, затем температура приземного слоя воздуха. Наибольшая потеря тепла и наименьшая температура воздуха отмечаются у самой поверхности почвы. По этой причине во время поздних весенних и ранних осенних заморозков иней появляется на почве, на верхней части травостоя, в то время как выше этих поверхностей наблюдаются положительные температуры. В полдень наиболее высокая температура наблюдается в верхних частях подстилающей поверхности. Еще более сложные изменения происходят, когда почва покрыта растительностью, которая представляет очень сложную переходную зону между атмосферой и почвой. Растительность изменяет характер подстилающей поверхности. Даже низкорослые растения, покрытые листьями, задерживают и поглощают часть солнечных лучей и затеняют поверхность Земли, вследствие чего вместо тонкого слоя оголенной почвы создается поглощающий слой в несколько сантиметров. Этот слой до некоторой степени снижает крайне высокие полуденные температуры, наблюдаемые рядом у поверхности оголенной почвы, и тем самым уменьшает и сглаживает колебания температуры почвы. Влияние растительного покрова на изменение температуры почвы и воздуха лучше всего изучено на лесной растительности. Температура почвы, глубина и скорость ее протаивания весной, а на севере и летом, зависят от густоты лесного сообщества. Густые и тенистые сообщества значительно меньше пропускают тепла к почве. Кроме того, густые лесные сообщества, особенно из темнохвойных пород, задерживают на кронах много снега, поэтому слой снега на почве тоньше, чем слой снега в лиственных и светлохвойных лесах, вследствие чего почва под темнохвойными лесами глубже промерзает и медленнее оттаивает, чем почва под лиственными и светлохвойными лесами. В вечнозеленых хвойных лесах Европы ход суточных температур имеет более или менее плавный характер по сравнению с лиственными лесами. В дубовом лесу во время восхода Солнца на уровне крон наблюдается самая низкая температура, так как ночью здесь наиболее сильная отдача солнечной энергии. Самая высокая температура в это время - на уровне лесной подстилки. После восхода Солнца воздух начинает прогреваться и уже через час температура воздуха под кронами примерно на 5° выше, чем внутри леса.

Далее, когда Солнце поднимается выше, температура между кронами постепенно приближается к температуре под кронами, а затем начинает превышать ее. Через три часа после восхода Солнца дневное тепло начинают получать нижние ярусы дубового леса. По мере поднятия Солнца над горизонтом холодный воздух опускается, поэтому в полдень в пространстве крон наблюдается самая высокая и в то же время самая неустойчивая температура. На высоте три метра в это время устанавливается однородная устойчивая температура. Она выше, чем на уровне почвы и ниже, чем на уровне крон. Однако иногда в лесных сообществах самый высокий радиационный баланс и температура бывают в подстилке, что способствует быстрому зацветанию эфемероидов, поэтому именно в весенний период у них наблюдается наиболее высокая интенсивность фотосинтеза и дыхания, быстрый рост и максимальная биомасса. Тепло играет первостепенную роль в распространении видов растений на земной поверхности. Северные границы многих видов растений умеренных и особенно теплых зон в основном обусловлены недостатком убывающего к полюсам тепла - продолжительные зимы с низкими температурами, а также короткий и холодный вегетационный период. Растения тропической зоны не могут переносить даже незначительного изменения температуры. Многие низшие растения вообще не имеют границ распространения, так как живут и в океане, и в высоких широтах - приспособление их к низким температурам безгранично. Довольно устойчивы к низким температурам и высшие растения. Для многих растений опасны резкие перепады температур, но альпийские высокогорные растения почти не чувствительны к ним. Растения приспосабливаются к периодичности климата и для полного прохождения ими жизненного цикла требуются и низкие температуры и высокие. Для прорастания семян в умеренных широтах требуется температура ниже, чем для цветения. Физиологические процессы также приспособляются к тепловому режиму отдельных климатических зон. Дыхание у растений имеет также свои верхние и нижние пределы. Например, дыхание хвои, сосны продолжается при значительных морозах, а верхний тепловой предел для некоторых растений, при котором возможно дыхание: +45 - +55°C, а у термофильных водорослей и бактерий - +80°. Следует отметить, что температура почвы в зоне корней растения тоже оказывает влияние на дыхание: при кратковременном снижении температуры, по сравнению с обычной, дыхание корней умень-

аается, а выше - увеличивается в три раза. 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. Годовую динамику тепла хорошо отражает ход среднемесячных температур, не одинаковый на разных широтах и при разных типах климата. Граница вегетационного сезона определяется продолжительностью безморозного периода, частотой и степенью вероятности весенних и осенних заморозков. Различают четыре основных термических пояса:

1. Тропический - температура не бывает ниже 0°.
2. Субтропический - температура самого холодного месяца выше +4°С.
3. Умеренный - хорошо выражены летний и зимний периоды.
4. Холодный - заморозки возможны в течение всего вегетационного периода.

Тепловой режим местообитания растений характеризуется на основе измерения температуры непосредственно в растительном покрове. В травянистых сообществах измерения делают внутри и на поверхности травостоя, а в лесных - в ряде точек на разных высотах. Необходимо также знать температуру самих растений и ее изменения, так как именно она представляет истинный температурный фон для физиологических процессов.

## ВОДА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Вода имеет первостепенное значение в жизни растений. Она является неотъемлемой частью живого растения и составляет от 50 до 98% его веса. Жизнедеятельность протоплазмы клеток растения во многом определяется водой: она необходима для фотосинтеза и других физиологических процессов, протекающих в растении, минеральные соли усваиваются растением только в виде слабых водных растворов. Вода более всех других факторов накладывает глубокий отпечаток на внешний облик и внутреннюю структуру растения. В течение жизни растение использует или прогоняет сквозь себя и испаряет огромное количество воды, но только 0, 5 - 1% ее идет на синтез растительной массы. На создание 1г сухого вещества растения тратят от 200 до 1000г воды. Количество воды, затрачиваемое на синтез 1г сухого вещества, называется транспирационным коэффициентом. Часть во-

ды используется растением на замещение испарившейся и на поддержание тургора, остальная вода тратится им в процессе транспирации. Причем, чем суше климат, тем больше требуется растению воды для создания органического вещества, на поддержание тургора, и тем больше воды оно испаряет. Вода чаще всех других факторов лимитирует рост и развитие растений. Неурожайные годы чаще всего являются следствием атмосферной и почвенной засухи. При атмосферной засухе на растение отрицательно влияет сухость воздуха и высокая температура, что еще более усиливается суховеями. При этом наблюдается перегрев протоплазмы и разрушение хлорофилла. Почвенная засуха является следствием сильного уменьшения доступной растению гравитационной (т. е. заполняющей промежутки между комочками почвы) и капиллярной воды. Когда в почве остается только недоступная для корней растений гигроскопическая вода (мертвый запас влаги в почве), растение завядает. То количество влаги, при котором начинается необратимое завядание, обычно называют коэффициентом завядания. Недостаточное насыщение клеток водой, так называемый, водный дефицит, приводит к потере тургора, завяданию растений и другим вредным последствиям. Водный дефицит обычен в жаркое время дня, но помимо дневного дефицита имеет место остаточный водный дефицит, т. е. то количество воды в клетках растения, которое потеряно днем и не восстановлено в ночное время. Наличие остаточного водного дефицита свидетельствует о том, что имеет место недостаток воды в почве и снабжение растений водой сильно ухудшилось. Не все растения одинаково стойко переносят засуху. Одни совсем не переносят ее или переносят плохо, другие являются достаточно засухоустойчивыми, третьи занимают промежуточное положение. Еще Варминг разделил растения на три экологические группы: гигрофиты, ксерофиты и мезофиты.

Гигрофиты - растения влажных местообитаний - болот, берегов рек и озер, сырых и влажных лугов и лесов. Гигрофиты не выносят значительного водного дефицита и не способны приспосабливаться к засухе. У них хорошо развита система межклетников, что связано с перенасыщением почвы водой и недостатком в ней кислорода. Полости и межклетники, по которым воздух доходит до растущих кончиков корней, составляют половину и даже большую часть объема листьев и стеблей. Корни гигрофитов расположены в поверхностных горизонтах почвы, слабо ветвятся и лишены корневых волосков. Листья имеют гигроморф-

ную структуру: пластинки их крупные, клетки листьев тоже крупные, с большими межклетниками, состоят из рыхлой губчатой паренхимы, наружная ткань, эпидермис, развита слабо, столбчатый мезофилл или слабо развит, или совсем отсутствует. Гигроморфная структура листьев и стеблей слабая устьичная регуляция являются причиной быстрого завядания гигрофитов при уменьшении влажности почвы и воздуха. Но в период наибольшего увлажнения воздуха транспирация прекращается, и гигрофиты выделяют воду через гидатоды, если речь идет о типичных гигрофитах. Но есть такие гигрофиты, как хвощ приречный, ситник развесистый и им подобные, у которых листья сильно редуцированы и функции фотосинтеза выполняют зеленые стебли. Считается, что это реликтовая группа гигрофитов, сохранившаяся до наших дней. Между типичными гигрофитами и мезофитами есть большая переходная группа растений, например, злаки и осоки, произрастающие в сырых местообитаниях. Шенников относит эти растения к гигромезофитам или мезогигрофитам. В группе гигрофитов выделяется группа гидрофитов, т. е. водные растения. Среди них встречаются растения, прикрепленные к субстрату, у которых лишь листья плавают на поверхности воды, или целиком погруженные в воду и только во время цветения над водой появляются их цветки: водные лютики, валлиснерия, отдельные виды рдестов. Некоторые гидрофиты, например, виды роголистников и наяд, цветут под водой. В процессе эволюции у гидрофитов выработались приспособления к условиям водной среды: хлоропласты в листьях находятся и в мезофилле, и в эпидермисе, сеть воздушных полостей и межклетников еще более развита, чем у гигрофитов - это обстоятельство способствует легкости и плавучести этих растений. Погруженные в воду, водные растения увеличивают объем своих листьев путем рассечения пластинки листа на мелкие доли. Это способствует большему соприкосновению с водой и, следовательно, большему снабжению водных растений кислородом. У них, кроме того, наблюдается гетерофилия (разнолистность), характерно активное вегетативное размножение.

Ксерофиты - растения засушливых местообитаний, которые в случае продолжительной атмосферной и почвенной засухи остаются физиологически активными. Для типичных ксерофитов характерна ксероморфная структура органов: листья плотные, твердые, жесткие, с толстой кутикулой, с многослойным толстостенным эпидермисом, с большим количеством механических тканей, поэтому даже при большой потере воды листья не теряют упругос-

ти и тургора; имеют много устьиц, сильно развитую проводящую систему, в сухую погоду свертываются в трубку и устьичная сторона листа оказывается внутри ее. Столбчатый мезофилл на верхней стороне листа располагается в два и более слоев, у многих растений он развивается и на нижней стороне листа. Клетки губчатого мезофилла и межклетники небольших размеров. У многих ксерофитов наблюдается редукция листьев. Все признаки ксероморфной структуры сильно варьируют под влиянием экологических условий. Ксерофиты имеют мощную корневую систему. По мере иссушения верхних горизонтов почвы корни ксерофитов проникают все глубже в почву и материнскую породу и к концу вегетационного периода пронизывают всю толщу почвы и подпочвы, увлажненную весной. Это позволяет ксерофитам собирать воду с больших площадей и глубин, когда воды в почве мало. В этом основа засухоустойчивости ксерофитов. Когда же воды в почве много, мощная корневая система быстро подает ее через стебель к листьям, которые имея большую сеть жилок на единицу площади, способны быстро транспирировать ее. Ксерофиты не являются растениями сухолюбями, они лишь засухоустойчивы. Они способны переносить недостаток воды с меньшим для себя ущербом, чем мезофиты. Летом в периоды сильных засух ксерофиты прекращают рост, частично или полностью сбрасывают листья, находятся в состоянии "депрессии". Весной, когда осадков больше, они достигают наибольшего роста и развития, и при этом не экономят влагу, как раньше считали, а расходуют ее еще больше, чем мезофиты. Особый тип ксерофитов представляют собой суккуленты. Их делят на стеблевые: кактусы, опунции, молочаи, листовые: агава, алоэ, виды очитков. Это сочные, мясистые растения с сильно развитой паренхимой содержащей в клетках очень много воды. Корни у них поверхностные, раскидистые, быстро впитывают воду после дождя. Прямой противоположностью суккулентам являются склерофиты. Их листья не содержат запаса воды, а наоборот мало обводнены, поэтому кажутся суховатыми. Благодаря большому количеству механической ткани и хорошо развитым покровным тканям листья склерофитов твердые, жесткие и даже при потере воды до 25% и более не теряют тургора. Склерофиты образуют мощную корневую систему, которая быстро собирает воду и подает ее в листья. Поэтому, когда влаги в почве много, интенсивность транспирации у склерофитов очень высокая. Растения холодных местообитаний, имеющие ксероморфные признаки, называются психрофитами, а растения, при-

способленные к холодным и физически сухим местообитаниям, характерным для высокогорий - криофитами. Но резких разграничений между этими типами нет. К психрофитам прежде всего относятся хвойные: ель, сибирская пихта, можжевельник и другие. Ярко выражена ксероморфная структура у северных вечнозеленых кустарничков эрикоидного типа, к которым относятся багульник, водяника и другие. Они имеют маленькие, плотные, вечнозеленые листья с завернутыми краями, сверху блестящие, снизу покрытые волосками. Верхняя сторона листа имеет хорошо развитую толстую кутикулу, толстостенный эпидермис, плотный столбчатый мезофилл, иногда многослойный. Встречается, что ксероморфная структура у психрофитов сочетается с гигроморфной: губчатый мезофилл нижней стороны листа имеет рыхлые, крупные клетки с большими межклетниками. Растения сухих и холодных пустынь относят к приофитам. Они приспособились к очень суровым климатическим условиям: к сухому, холодному и разреженному воздуху, к сильной инсоляции и очень низкой концентрации углекислоты.

Мезофиты - растения, произрастающие на почвах среднеувлажненных. Они более требовательны к влаге, чем ксерофиты, и менее, чем гигрофиты. Мезофиты встречаются в тропических и холодных областях Земли, но господствуют в средних условиях увлажнения и теплового режима, на умеренно плодородных и хорошо аэрируемых почвах. По строению органов мезофиты представляют собой различные сочетания ксероморфных и гигроморфных черт. Типичные мезофиты имеют нормально развитые покровные ткани, клетки и межклетники средних размеров. Сеть жилок у них густая, но менее, чем у ксерофитов. Количество устьиц - среднее. К ним относятся многие культурные растения: зерновые, плодово-ягодные, большинство луговых трав. Мезофиты менее засухоустойчивы, чем ксерофиты, поэтому в засушливые годы они сильно снижают урожай. А внесение удобрений не только повышает урожай, но и повышает засухоустойчивость. При этом большое значение имеет и пластичность самих растений, их приспособления к изменению экологических условий.

Растения, в основном, поглощают капельно-жидкую воду, но и другие формы воды оказывают на них то или иное воздействие. Например, лед всегда отрицательно действует на растение. Под ледяной коркой выпревают озимые; лед может служить причиной повреждения и отмирания камбия у дере-

вьев. В осенне-зимний период водяной пар и туман из перенасыщенного влагой воздуха оседают на ветвях деревьев, кустарников и при температуре 0° и менее превращаются в изморозь, представляющую рыхлый лед, под тяжестью которого ломаются ветки. Большой вред приносит град. Наибольшее экологическое значение имеют осадки, выпадающие в виде дождя и снега. Именно эти осадки - основные источники влаги, получаемой земной поверхностью. Снег, кроме этого, укрывает озимые хлеба и способствует нормальному перезимовыванию. Но иногда обилие снега приносит вред. Мощный снеговой покров приводит к выпреванию озимых. В лесах обильные снегопады вызывают снеговалы, поломку деревьев, искривление стволов. От морозящих дождей влага впитывается в почву постепенно и, если почва недостаточно увлажнена, то в нее поступает примерно 90% влаги. Поступление влаги в почву зависит от ее механического состава, пористости, структуры. Крупнозернистые почвы лучше впитывают влагу, чем мелкозернистые, глинистые. Что касается дождей, выпадающих в виде кратковременных ливней, то впитывается примерно 30-40% влаги, остальная влага стекает по поверхности, в пониженные формы рельефа. Много осадков задерживается кронами деревьев, кустарников, напочвенным покровом и подстилкой. Чем гуще и многояруснее растительность, тем больше влаги задерживается ею. Особенно много влаги задерживают леса, образованные вечнозелеными породами с моховым покровом и подстилкой. При продолжительном и сильном дожде влага задерживается кронами лишь до предельного смачивания, затем, стекая с крон, увлажняет подрост, кустарники, напочвенный покров, подстилку. Оставшаяся влага проникает в почву. При слабом дожде влага задерживается кроной больше. Большая часть воды задерживается верхними частями растений, испаряется и поступает обратно в атмосферу. Часть ее по стволам стекает в почву, часть поступает в реки или пониженные формы рельефа. Своеобразной формой осадков является туман, постепенно переходящий в морозящий дождь. Большое экологическое значение имеет дефицит влажности воздуха. Он зависит от относительной влажности воздуха: отношение упругости водяного пара, находящегося в воздухе, к упругости насыщенного пара при той же температуре, и выражается в процентах. Чем выше относительная влажность воздуха, тем меньше дефицит. На величину относительной влажности воздуха большее влияние оказывают морские бассейны и температура воздуха, а также растительные



сообщества. В лесу перед восходом Солнца относительная влажность воздуха наиболее высокая и одинаковая на всех уровнях. После восхода Солнца и с усилением ветра, перемешивающего воздух, находящийся под пологом леса, с воздухом над лесом, влажность воздуха в лесу постепенно снижается. Однако вследствие непрерывного поступления водяного пара из почвы и транспирации растений влажность воздуха внутри леса, особенно вблизи почвы, все время остается более высокой, чем над лесом и в примыкающих к нему безлесных пространствах. В травянистых фитоценозах относительная влажность воздуха также изменяется по вертикали. Влажность воздуха меняется в течение дня, достигая максимальной величины к утру, а минимальной - после полудня. За свою жизнь растение использует и испаряет через устьица огромное количество воды.

### ПОЧВА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Свойства почвы разнообразны. Наиболее существенны из них для растений: механический состав, водный, воздушный, тепловой и солевой режимы почвы. 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 и глинистых частиц различают песчаные, супесчаные, суглинистые и глинистые почвы. Преобладание тех или иных частиц придает почве определенные свойства. Например, почвы с преобладанием песка (почвы легкого механического состава) плохо задерживают выпадающие осадки. В них ограничен восходящий капиллярный ток влаги, больше водоудерживающая способность, а следовательно, и количество недоступной растениям влаги. От механического состава почвы в сильной степени зависит также ее тепловой и воздушный режимы, способность к поглощению минеральных веществ поверхностью почвенных частиц и другие свойства. В почве содержатся как неразложившиеся или полуразложившиеся остатки, так и продукты их разложения, образующие гумус или перегной. Это темноокрашенная органическая часть почвы, содержащая гуминовые кислоты (весьма важные для плодородия почвы) и основные элементы питания растений. Гумус непосредственно растением не усваивается, но под действием микроорганизмов происходит разложение сложных соединений и

переход их в легкодоступную форму. 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 условия благоприятствуют условиям роста растений на почвах, богатых гумусом. Для растений имеет значение и качественный состав гумуса. Большое значение для растений имеет содержание в почве коллоидов - минеральных, органических и органо-минеральных. В связи с очень малыми размерами частиц почвенные коллоиды имеют огромную суммарную поверхность, этим объясняется их большая способность к физической адсорбции - поглощению и удержанию воды и растворенных в ней питательных веществ на своей поверхности. На рост и состояние растений сильно влияет реакция почвенного раствора, которая связана с содержанием в почве кислот и щелочей, 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; чернозем имеет реакцию, близкую к нейтральной. Очень важен для почвенного питания растений солевой режим почвы, который характеризуется содержанием и доступностью в почвенном растворе солей азота, калия, фосфора, кальция, серы, железа и других. Почвенный воздух, заполняющий поры, необходим для дыхания и нормального течения физиологических процессов, происходящих в корнях растений. По составу почвенный воздух сильно отличается от атмосферного, в основном, повышенным содержанием  $\text{CO}_2$ . Состав воздуха значительно меняется в разных почвенных горизонтах, в зависимости от времени года, режима увлажнения и других причин. Почва населена огромным количеством бесхлорофильных организмов (бактериями, грибами, актиномицетами), а также водорослями, которые служат важным и необходимым звеном в общем круговороте веществ в природе. Наибольшая концентрация почвенных организмов наблюдается в зоне ризосферы. На состав и деятельность почвенных микроорганизмов сильное влияние оказывает кислотность почвенного раствора, которая отражается и на условиях жизни растений.

Растения неодинаково относятся к кислотности почвы. Это можно установить как по результатам выращивания их в эксперименте с определенным диапазоном Ph, так и по распростра-

нению видов и целых растительных группировок в природных условиях на почвах с разной кислотностью. Растения, предпочитающие кислые почвы с небольшим значением  $\text{pH}$ , называются ацидофилами, на щелочных почвах растут базифилы и на нейтральных - нейтрофилы. Есть растения безразличные к кислотности почв. Приуроченность растений к почвам с определенным значением  $\text{pH}$  дает возможность использовать растительность в качестве индикатора почвенных условий по степени кислотности. В почве находится целый ряд жизненно необходимых растению химических элементов: азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера, железо, медь, бор, цинк, молибден и других. По отношению к богатству почвы необходимыми элементами различают растения эуотрофные и олиготрофные. Промежуточные между ними — мезотрофы. Наиболее важными элементами для растительного организма являются азот и кальций. Азот входит в состав важнейших веществ живых клеток - белков и нуклеиновых кислот. Кальций обуславливает прочность структурных отдельностей, образуемых почвенными коллоидами. Растения, растущие на засоленных почвах, называют галофитами. В зависимости от путей адаптации к засолению различают:

1. Эугалофиты (солянки) - обитатели солончаков, они способны поглощать и накапливать большое количество соли.
2. Криногалофиты (солевыделители) - выделяют избыток соли наружу через железки на листьях.
3. Гликогалофиты, растущие в степях и полупустынях. Их корневая система мало проницаема для солей.

На сыпучих песках растут псаммофиты, на камнях - литофиты, а в расщелинах скал поселяются хасмофиты.

## БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Зоогенные. Наиболее прямая и ощутимая форма влияния животных на растение - потребление растительной массы в пищу. Растительоядные животные обычно питаются определенными растениями, или одним видом (монофаги), или группой близких видов (олигофаги). Реже встречаются полифаги - очень крупные животные, потребляющие большое количество растительной массы, чем причиняют растениям значительный ущерб. Многие птицы поедают большое количество семян и зеленые части растений. Весьма многочисленные, распространенные и разнообразные потребители растений - насекомые. Например, древесные породы повреждаются

различными специализированными группами насекомых: листогрызущими, древесными (ксилофаги), высасывающими сок и другими. Особую группу составляют насекомые и клещи - галлообразователи. Наряду с питанием их действие на растения состоит в том, что они вызывают разрастание растительных тканей в виде галлов и прочих тератологических образований, т. е. направляют часть продукции фотосинтеза по иному пути, неприводительному для самого растения. Велика роль водных животных (от зоопланктона до крупных морских млекопитающих) в потреблении растительности водоемов. Виды растений, часто повреждающиеся животными-фитофагами, обладают определенными защитными приспособлениями и реакциями. Защитой служат прочные покрывала и механические ткани, различного рода выросты, колючки, опушения и т. д. К числу защитных реакций относится и способность к быстрому восстановлению потерь (у деревьев трогаться в рост почки в середине лета и отрастает новая листва взамен съеденной). Образуются защитные ткани (каллюсы), выделяются смолы и камеди - это одновременно и "перевязка" раны и способ защиты от дальнейшего проникновения вредителей. Защитным свойством может служить биохимическая непригодность тканей растений для животных. Некоторые вырабатываемые растением "вторичные" химические соединения, непосредственно не участвующие в метаболизме, являются ядовитыми или отпугивающими (репеллентами): ряд алкалоидов, глюкозидов и другие дают неприятный или горький вкус. На этом основаны случаи мимикрии - съедобные растения приобретают вид ядовитых. Иногда ядовитые свойства проявляются лишь в течение небольшого отрезка времени, наиболее важного для растения. 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 растений, 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. Некоторые животные употребляют растения для уст-

ройства жилищ: бобры, грызуны, пчелы-листорезы, насекомые-трубковерты и т. д. Оказывает влияние на растения и роющая деятельность животных: кабанов, землемеров, почвенных беспозвоночных и других. При выпасе скота не только уничтожается растительная масса, но изменяется видовой состав и структура пастбищных Травостоев, при этом выпадают многие ценные травы, а развиваются колючие, ядовитые и т. д. Но выпас в небольших дозах - естественный и необходимый фактор, поддерживающий существование растительности. Широко известна роль животных в опылении растений. Животные играют важную роль и в распространении плодов и семян, спор. Явление зоохории имеет определенные экологические закономерности и выражено по-разному, в зависимости от местообитания растений и характера его контактов с животным-переносчиком. В травяном покрове лесов много растений, чьи семена разносятся муравьями и имеют соответствующие приспособления - это виды мимекохорные (копытень, хохлатка, гусиный лук и другие), имеют на семенах богатые маслом выросты - присемянные или "муравьиные тела", которые служат для муравьев приманкой.

Фитогенные, входя в состав различных сложно организованных растительных сообществ, растения испытывают многообразные влияния соседних растений и сами влияют на них. Формы взаимодействия весьма разнообразны и зависят от способа и степени контактов. Механические взаимодействия возможны при совместном и достаточно близком произрастании, например, охлестывание крон хвойных деревьев лиственными, взаимное давление стволов или корней. Одно растение может использовать другое в качестве субстрата, как это делают эпифиты. В отличие от паразитов, ши не вступают в прямой физиологический контакт с растением-субстратом, а самостоятельно существуют как автотрофные организмы (семейства орхидные, бромелиевые в тропических лесах). Эпифиты встречаются и в умеренном, и в холодном климате: эпифитные мхи, лишайники, папоротники, водоросли (эпифитное население стволов лесных деревьев). Существует переходный тип полуэпифиты, которые начинают расти на дереве, а потом развивают длинные придаточные корни, достигающие почвы и переходят на самостоятельное почвенное питание (ароидные и фикус). 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. Эволюция многих эпифитов зашла столь далеко, что они уже потеряли способность

расти вне растительного субстрата, т. е. являются облигатными эпифитами. Физиологические контакты включают симбиоз, паразитизм, сапрофитизм. Классический прием симбиоза: сожительство водоросли и гриба, образующих лишайник. В лишайнике фотосинтезирующие водоросли снабжают гриб углеводами и другими органическими веществами. Грибы поставляют воду и минеральные вещества. Однако при недостатке света и прочих неблагоприятных условиях, угнетающих фотосинтез, грибы могут поставлять и органические вещества, поглощаемые ими из субстрата. Возможен и односторонний паразитизм гриба на водоросли. Другой пример симбиоза: сожительство высших растений с бактериями, например, бобовых с азотобактером. Около 80% высших растений имеют микоризу: сожительство мицелия гриба с корнем. Микориза может быть эктотрофной (мицелий гриба проникает в межклетники наружных слоев покровных тканей) и эндотрофной (гифы гриба проникают внутрь клеток паренхимы корня). Польза, извлекаемая высшим растением от сожительства с грибом, - увеличение поглощаемой поверхности корня, грибы - симбионты способны разлагать некоторые сложные органические соединения, недоступные высшему растению, а также выделять витамины и ростовые вещества, стимулирующие развитие корней. Гриб, в свою очередь, извлекает из корня некоторые питательные вещества, а в случае сильной почвенной засухи может заимствовать от высших растений и воду. Среди микотрофных растений есть виды, которые совсем не могут расти без микоризы и не: развиваются из семян без заражения их грибом - симбионтом, это наблюдается у орхидных. Сожительство той или иной древесной породы с определенными видами грибов выражается в широко известных фактах приуроченности подосиновиков, подберезовиков и других шляпочных грибов к своим древесным партнерам. Паразитизм - наиболее яркий пример физиологического взаимодействия между растениями. В этом случае один из партнеров переходит на гетеротрофный способ питания и существует за счет организма-хозяина. Паразиты многочисленны среди грибов и бактерий, их гораздо меньше среди цветковых растений. Совсем нет паразитов среди мхов, папоротников, голосеменных. Между растением-паразитом и растением-хозяином складывается сложная система отношений, которые включают со стороны первого ряда адаптаций, гарантирующих заражение, а со стороны второго - защитные реакции. Для паразита очень важно обеспечить контакт с хозяином, начиная с прорастания

семян. Семена многих паразитных 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. Отношения между растением-паразитом и растением-хозяином на популяционном и видовом уровнях определенным образом уравновешены. Паразит не может размножаться до такой степени, чтобы привести к вымиранию популяции хозяина и лишиться себя "кормовой базы". Сапрофиты - виды растений, 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. Сапрофиты представлены, в основном, грибами, актин омицетами, бактериями. Но и некоторые цветковые полностью утратили хлорофилл и перешли на питание готовым органическим веществом, например, гнездовка. Следует, однако, заметить, что в применении к этим растениям о сапрофитном способе питания говорят лишь по традиции - все они микотрофы и получают органическое вещество от гриба-микоризообразователя. Взаимодействия между растениями осуществляются и через изменения растениями среды, воздействующей на обитателей. 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 или качественном отношении основные экологические факторы, так что другим видам сообщества приходится жить в условиях, значительно отличающихся от зонального комплекса факторов среды, то говорят о средообразующей роли первого вида по отношению к остальным. Средообразующие влияния осуществляются разными путями. Один из них - взаимовлияние через изменение факторов микроклимата. Или растения влияют друг на друга через изменение структуры фитоценоза, изменение температурного режима воздуха, его влажности, скорости ветра, содержание углекислоты и т. д. Существенное значение имеет изменение растениями "почвенного климата" под растительным покровом. Другой путь взаимодействия растений в сообществах - через напочвенный слой мертвых растительных остатков - подстилку в лесу, травянистый опад на лугах и в степях. Этот слой, иногда толщиной в несколько сантиметров, может сильно затруднять проникновение се-

мян и спор в почву. Те же семена, которые прорастают в напочвенном слое, нередко гибнут от высыхания раньше, чем корни проростков достигнут почвы, а если достигли, то она может служить серьезным препятствием для ростков. В этом легко убедиться, стоит лишь отвернуть пласт листовенной подстилки в лесу, чтобы увидеть множество этиолированных, извитых, скрюченных всходов. Состав и качество подстилки, а также скорость ее разложения и минерализации оказывают большое влияние на химический и физический состав почвы, а следовательно, на условия минерального и водного питания растений, на условия перезимовывания почек возобновления. Еще один существенный путь взаимодействия растений - это взаимодействие через химические выделения. Живые растения выделяют в окружающую среду (воздух, воду, почву) разнообразные вещества: нектар, эфирные масла, смолы, минеральные соли, различные корневые выделения и т. д. Такие химические взаимодействия получили название аллелопатии, которой ряд авторов придает большое значение, так как от нее может зависеть возможность совместного существования тех или иных видов и даже, в известной степени, формирование растительных сообществ. Иногда изменение условий существования под влиянием взаимодействия растений влечет за собой и изменение внешнего облика растения, и основных процессов его жизнедеятельности: интенсивности физиологических процессов, скорости роста и развития. Степень взаимодействия растений на среду у разных видов не одинакова. Растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования других растений, называются эдификаторами. Отношение растений к экологическим факторам тесно зависит от конкуренции. Вид может произрастать в широком диапазоне действия какого-либо фактора, но присутствие сильного конкурента вынуждает его ограничиться более узкой зоной. Например, сосна обыкновенная имеет очень широкий экологический ареал по отношению к почвенным факторам, но в таежной зоне образует леса, главным образом, на сухих и бедных песчаных почвах или на сильно переувлажненных торфяниках, т. е. там, где отсутствуют конкурирующие древесные породы. В связи с этим различают экологический оптимум вида при отсутствии конкуренции и фитоценотический оптимум, соответствующий реальным условиям вида в ценозе. Для определения фитоценотического оптимума чаще всего служат критерии популяционного и видового уровней: численность, продуктивность фито-



массы, способность занять и удержать территорию. Кроме того, различают экологический ареал или потенциальный предел распространения вида, определяемый его отношением к данному фактору, и реальный фитоценотический ареал. Как правило, экологический ареал шире фитоценотического, так как 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 конкурентноспособными видами, в результате чего происходит сужение ареала вида, а иногда сужение и сдвиг экологического оптимума.

### ПЕРИОДИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Жизнь растений протекает в условиях весьма изменчивой внешней среды. В разное время неодинакова интенсивность действующих на растение факторов. В Одних случаях изменения носят регулярный характер - это циклические явления, связанные с вращением Земли вокруг Солнца. К ним относятся чередование света и темноты, повышенных и пониженных температур в суточном цикле, смена сезонов года и другие. Известны также многолетние периодические колебания климата, обусловленные циклическими изменениями активности Солнца. В других случаях изменения среды носят аритмический характер, например, непродолжительные колебания погоды или изменения 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, ежегодная смена фаз сезонного развития у многолетних растений и т. д. Иногда ритмические изменения целиком определяются соответствующими изменениями в среде — это экзогенные ритмы. Если ритмы сохраняются некоторое время и после перенесения организма в постоянные условия, их называют

эндогенными. Они были обнаружены у растений 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. Ежегодно повторяющимся сезонным изменениям условий существования соответствуют периодические сезонные изменения в жизни живых существ, в том числе и растений. Изучением этих изменений занимается фенология растений. В сезонных явлениях можно распознать и элементы эндогенной природы - своеобразные проявления "биологических часов". Так, в ряде случаев продолжительность фенофаз оказывается более или менее одинаковой независимо от условий. Различают несколько основных типов сезонного развития - феноритмотипов. В один феноритмотипов входят растения со сходными сроками начала и конца вегетации, сходной длительностью ее, а также с одинаковой периодичностью развития листьев, сходным зимним состоянием и т. д. Известно, что активность Солнца подвержена многолетним циклическим колебаниям довольно сложного характера, которые являются результатом наложения нескольких циклов: 11-летних, 35-летних, околосекулярных и возможно еще более длительных. Эти колебания также 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.

## ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

До сих пор мы рассматривали отдельные экологические факторы и их влияние на растения, на вид. Под воздействием этих факторов складывается определенный внешний облик растения, его жизненная форма. Понятия "вид" и "жизненная форма" не идентичны. Один и тот же вид в разных частях ареала, в разных экологических условиях может иметь разные жизненные формы. Например, многие деревья вблизи пределов своего существования часто образуют кустарниковую или стелющуюся форму. С другой стороны, в разных, флористических областях, при условии сходства климата, почв, ценологических условий, систематически далекие виды могут образовывать сход-

ные, аналогичные, конвергентные жизненные формы. Большинство авторов понимает жизненную форму как выражение приспособленности растений к определенным экологическим условиям. Однако подобное определение подходит и к экологическим группам. Но экологическая группа отражает приспособленность к определенным экологическим факторам (влажность, освещенность, температура и т. д.), а жизненная форма - историческую приспособленность растений к совокупности многих экологических факторов, т. е. к специфике местообитания в целом. Поэтому недопустимо подменять, как это иногда делают, понятие "жизненная форма" понятием "экологическая группа". Сам термин "жизненная форма" был предложен Е. Вармингом в 1884 году. Под жизненной формой он понимал такую форму растений когда вегетативное тело находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни. Можно привести много других определений но наиболее подробно определение жизненной формы дал И. Г. Серебряков. Под жизненной формой он понимал своеобразие тех или иных групп растений, выраженное в специфике развития, в способах ежегодного нарастания и возобновления, во внешней и внутренней структуре их органов, а также во внешнем облике, исторически возникшем в определенных почвенно-климатических и фитоценологических условиях, отражающем приспособленность растений к этим условиям. Иногда в литературе употребляют термины, близкие к понятию "жизненная форма", например, "экобиоморфа", "биологический тип", "форма роста" и т. д. Растение в течение своей жизни может иметь разные жизненные формы в разные фазы морфогенеза. Во взрослом состоянии растение имеет устоявшуюся жизненную форму, которую можно использовать при классификации жизненных форм. Поэтому вид характеризуется одной или несколькими жизненными формами (по взрослым особям). В ботанической литературе имеются многочисленные системы жизненных форм, причем принципы построения этих систем у разных авторов различные. Так, А. Гумбольдт, А. Гризебах и другие авторы при составлении системы жизненных форм руководствовались, в основном, физиономическими признаками. О. Друде брал в основу морфологические и биологические признаки, Варминг - экологический принцип, Раункиер - приспособление растений к переживанию неблагоприятного времени года и расположение почек возобновления в период неблагоприятного времени года по отношению к уровню поверхности почвы и т. д. В 1962 году вышла в свет книга Серебрякова

"Экологическая морфология растений", посвященная жизненным формам покрытосеменных и хвойных, в которой дан обстоятельный обзор различных систем жизненных форм. В последнее время успешно развивается особое направление изучения жизненных форм — эволюционно-морфологическое, основоположником которого является И. Г. Серебряков. Его ученики изучают морфологию жизненных форм в эволюционном плане, а также онтогенетическое развитие жизненных форм в различных ботанико-географических зонах. Главной проблемой на сегодняшний день в изучении жизненных форм является исследование фитоценотической роли жизненных форм и их спектров в разных ценозах, а также в разных систематических группах. Иллюстрацией такого подхода может служить система жизненных форм Р. Уиттекера, опубликованная в русском издании его книги "Сообщества и экосистемы" в 1980 году. Делаются попытки выделения жизненных форм у низших растений. При этом за основу берут систему Раункиера, или пытаются использовать сходные принципы. Для мхов выделяют жизненные формы, в основном, морфологически сходные с цветковыми растениями (дернистые, ползучие и т. д.).

#### ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МОДИФИКАЦИИ

В ряде случаев морфологические изменения у растений появляющиеся в ответ на изменения среды, обратимы и сохраняются до тех пор, пока растение не окажется в прежних условиях существования, после чего растение возвращается к исходной форме. Такие изменения называются модификационной изменчивостью. По определению А. А. Корчагина, модификация есть отклонение от нормального фенотипа, осуществляемое при отклонении от нормы комплекса условий существования. Она может иметь как адаптивный, так и безразличный характер. Модификационные формы растений, приуроченные и приспособленные к определенным местообитаниям, называют экадами. Продолжительное: из поколения в поколение существование популяций вида в различающихся местообитаниях приводит к формированию внутри вида наследственных групп, приуроченных и приспособленных к определенным условиям - экотипов. Термин принадлежит шведскому ботанику Турессону, автору учения об экотипах. В однородных условиях у разных видов в процессе конвергентной эволюции формируются сходные экотипы. В связи с факторами, формирующими экотипы, различают: климатипы, возникающие под влиянием климатических различий; эдафотипы -

под влиянием почвенно-грунтовых условий ценотипы - под влиянием ценотического окружения или других биотических факторов. Следует заметить, что разделение экотипов на группы, условно, так как ясно, что с изменением климатических условий меняются и почвенные условия, и характер биотического окружения. Каждый экотип занимает свой ареал и в геологическом, и в географическом смысле. Вид можно рассматривать как совокупность экотипов. Есть виды сравнительно монолитные в экологическом отношении, есть весьма полиморфные, имеющие много экотипов. В пределах территории, занятой экотипом, можно выделить его отдельные ценопопуляции - относительно обособленные поселения особей одного вида растений, занимающие определенную территорию в контуре фитоценоза и способные к самовоспроизведению, некоторым образом изолированные от соседних ценопопуляций. Биотип - низшая элементарная внутривидовая единица, объединяющая все генетически и экологически однородные особи вида. Группа биотипов с общими приспособительными свойствами одной ценопопуляции - экоэлемент. Необходимое условие процесса обособления разных экоэлементов - их изоляция (биологическая, физиологическая, генетическая) препятствующая скрещиванию. Иногда выделяют морфобиологические группы, которые 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.). В каждую группу входят особи со сходным ритмом развития, но генетически разнородные.

## АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Человек с незапамятных времен оказывал влияние на растительный покров. Но если в эпоху собирательства оно мало отличалось от влияния животных на растительность, то с развитием трудовой деятельности человека стало новым, мощным и весьма разнообразным фактором, действующим на растение и среду их обитания. Неизмеримо возросла интенсивность воздействия человека на природу в наши дни, в эпоху научно-технической революции и демографического взрыва. А. П. Шенников выделял прямое влияние человека на растительность и косвенное изменение человеком природной среды обитания.

Прямые влияния. Рубка. В лесном хозяйстве применяют разные типы рубок: сплошные, выборочные, рубки ухода, санитарные. 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.

Скашивание. Ежегодное скашивание на лугах и в степях означает для растений прежде всего прерывание нормального хода сезонного развития, резкое ограничение семенной продуктивности и возможности распространения вида с помощью семян. В результате длительного и постоянного скашивания изменяется видовой состав луговых трав, а следовательно, нарушаются прежние биоценотические связи и формируются новые. Разные виды обладают неодинаковой устойчивостью к многократному скашиванию.

Рекреационные нагрузки. Основные рекреационные воздействия на растения и их среду: вытаптывание, уплотнение почвы и ее загрязнение. Эти воздействия, в основном, прослеживаются вокруг больших городов и на популярных туристских маршрутах.

Косвенные влияния состоят в изменении среды обитания растений при осушении болот, удобрении лугов, в подтоплении, связанном с организацией водохранилищ, при разработке торфяников и т. д. В последнее время чрезвычайно действенным фактором изменения среды для растений служат загрязнения почвы, воздуха и воды в результате производственной деятельности человека. Среди растений есть виды, весьма чувствительные к загрязнению среды, есть и более выносливые. 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 к другим экстремальным факторам (морозостойкие, жаростойкие, засухоустойчивые). Особая среда создается для растений в городах. Растительность на улицах городов обычно рассматривается прежде всего с точки зрения улучшения городской среды для человека как в гигиеническом отношении, так и в эстетическом. Основные экологические факторы в городах существенно отличаются от тех, которые влияют на растения в естественной обстановке. Световой режим значительно снижается из-за запыления и задымленности воздуха. Тепловой ре-

жим определяется весьма сложным и специфическим микроклиматом города. Водный режим растений в городах характеризуется ограниченным поступлением воды в почву из-за асфальтовых покрытий, хотя нередко в черте города дождей выпадает больше, чем в пригородах. Почвенные факторы в городских условиях тоже весьма своеобразны.

Городские растения испытывают и ряд других необычных влияний. Все эти факторы заметно изменяют состояние растений и отражаются как на отдельных физиологических и морфологических показателях, так и на общем облике растения, его долголетию, сопротивляемости неблагоприятным воздействиям. К числу растений, не свойственных естественной природе, принадлежат рудеральные растения, сопутствующие поселениям человека. Местообитания этих растений отличаются нарушением структуры почв, повышенным содержанием в ней органических остатков, азота и других примесей. На таких местообитаниях поселяется особая рудеральная флора, среди которой много нитрофильных видов. Это лопух, крапива двудомная, чистотел, дурман и другие.

#### Рекомендуемая литература

##### Основная

1. Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979.
2. Аархер В. Экология растений. М., 1978.
3. Шенников А.П. Экология растений. М., 1950.
4. Культиасов И.М. Экология растений. М., 1984.

##### Дополнительная

1. Дажо Р. Основы экологии. М., 1975.
2. Двораковский М.С. Экология растений. М., 1983.
3. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.
4. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.

## О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение.....	3
Краткий очерк истории экологии растений .....	4
Экологические факторы .....	6
Свет и его экологическое значение.....	10
Тепло как экологический фактор.....	13
Вода как экологический фактор.....	17
Почва как экологический фактор.....	23
Биотические факторы.....	25
Периодические явления в жизни растений .....	31
Жизненные формы растений.....	32
Экологические модификации.....	34
Антропогенные факторы.....	35
Рекомендуемая литература.....	37



**Сдано в набор 4. 07. 88 г. Подписано в печать 19. 09. 88 г.  
Форм. бум. 60 x 84 1/16. Печ. л. - 2, 4. Тираж 300. Заказ 660.  
Бесплатно.**

**Лаборатория оперативной полиграфии КГУ  
4 20008, Казань, Ленина, 4/5**