

Конспект лекций

по специальному курсу «Экология растений» для специальностей 1- 31
01 01 Биология (по направлениям) специализаций 1-31 01 01–02
Ботаника и 1–31 01 01 – 02 02 Ботаника

(автор-составитель – доцент Лемеза Н. А.)

Все живые организмы, населяющие нашу планету, тесно связаны с окружающей средой, зависят от среды и чувствуют на себе ее воздействие. Особенности строения растений и животных, процессов их жизнедеятельности (роста, развития, питания, обмена веществ, воспроизведения) формируются под влиянием условий внешней среды. Это обуславливает возможность существования разнообразных форм организмов и самых разных способов их жизни.

Познание закономерностей взаимоотношений организмов и среды необходимо для решения ведущих проблем генетики, эволюционного учения и систематики, совершенствования природопользования, сохранения и воспроизводства природных ресурсов.

Закономерности существования живых организмов в природе, их взаимосвязи друг с другом и окружающей средой, организацию и функционирование различных сообществ, причины устойчивости живых систем в неодинаковых условиях среды изучает *экология*.

1. Предмет, задачи и методы экологии

Экология (греч. oikos — жилище, местопребывание, logos — наука)— биологическая наука о взаимоотношениях между живыми организмами и средой их обитания. Этот термин был предложен в 1866 г. немецким зоологом Эрнстом Геккелем. Становление экологии стало возможным после того, как были накоплены обширные сведения о многообразии живых организмов на Земле и особенностях их образа жизни в различных местообитаниях и возникло понимание, что строение, функционирование и развитие всех живых существ, их взаимоотношения со средой обитания подчинены определенным закономерностям, которые необходимо изучать.

Объектами экологии являются преимущественно системы выше уровня организмов, т. е. изучение организации и функционирования надорганизменных систем: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем) и биосферы в целом.

Другими словами, главным объектом изучения в экологии являются экосистемы, т. е. единые природные комплексы, образованные живыми организмами и средой обитания.

Задачи экологии меняются в зависимости от изучаемого уровня организации живой материи. *Популяционная экология* исследует закономерности динамики численности и структуры популяций, а также типы взаимодействий (конкуренция, хищничество) между популяциями разных видов. В задачи *экологии сообществ (биоценологии)* входит изучение закономерностей организации различных сообществ, или биocenозов, их структуры и функционирования (круговорот веществ и трансформация энергии в цепях питания).

Главная же теоретическая и практическая задача экологии — раскрыть общие закономерности организации жизни и на этой основе разработать принципы рационального использования природных ресурсов в условиях все возрастающего влияния человека на биосферу.

Взаимодействие человеческого общества и природы стало одной из важнейших проблем современности, поскольку положение, которое складывается в отношениях человека с природой, часто становится критическим: исчерпываются запасы пресной воды и полезных ископаемых (нефти, газа, цветных металлов и др.), ухудшается состояние почв, водного и воздушного бассейнов, происходит опустынивание огромных территорий, усложняется борьба с болезнями и вредителями сельскохозяйственных культур. Антропогенные изменения затронули практически все экосистемы планеты, газовый состав атмосферы, энергетический баланс Земли. Это означает, что деятельность человека вступила в противоречие с природой, в результате чего во многих районах мира нарушилось ее динамическое равновесие.

Для решения этих глобальных проблем и прежде всего проблемы интенсификации и рационального использования, сохранения и воспроизводства ресурсов биосферы экология объединяет в научном поиске усилия ботаников, зоологов и микробиологов, придает эволюционному учению, генетике, биохимии и биофизике их истинную универсальность.

В круг проблем экологии включены также вопросы экологического воспитания и просвещения, морально-этические, философские и даже правовые вопросы. Следовательно, экология становится наукой не только биологической, но и социальной.

Методы экологии подразделяются на *полевые* (изучение жизни организмов и их сообществ в естественных условиях, т. е. длительное наблюдение в природе с помощью различной аппаратуры) и *экспериментальные* (эксперименты в стационарных лабораториях, где имеется возможность не только варьировать, но и строго контролировать влияние на живые организмы любых факторов по заданной программе). При этом экологи оперируют не только биологическими, но и современными физическими и химическими методами, используют *моделирование биологических явлений*, т. е. воспроизведение в искусственных экосистемах

различных процессов, происходящих в живой природе. Посредством моделирования можно изучить поведение любой системы с целью оценки возможных последствий применения различных стратегий и методов управления ресурсами, т. е. для экологического прогнозирования.

Сочетание полевых и экспериментальных методов исследования позволяет экологу выяснить все аспекты взаимоотношений между живыми организмами и многочисленными факторами окружающей среды, что позволит не только восстановить динамическое равновесие природы, но и управлять экосистемами.

2. Среды жизни. Экологические факторы

Среда жизни (обитания). *Часть природы, непосредственно окружающая живые организмы и оказывающая прямое или косвенное влияние на их состояние, рост, развитие, размножение, выживаемость и др.—это и есть среда обитания.* На нашей планете организмы освоили четыре основные среды жизни: водную, наземную (воздушную), почвенную и тело другого организма, используемое паразитами и полупаразитами.

От понятия «среда обитания» следует отличать понятие «условия существования» — *совокупность жизненно необходимых факторов среды, без которых живые организмы не могут существовать (свет, тепло, влага, воздух, почва).* В отличие от них другие факторы среды хотя и оказывают существенное влияние на организмы, но не являются для них жизненно необходимыми (например, ветер, естественное и искусственное ионизирующее излучение, атмосферное электричество и др.).

Экологические факторы. Элементы окружающей среды, которые вызывают у живых организмов и их сообществ приспособительные реакции (адаптации), называются *экологическими факторами.*

По происхождению и характеру действия экологические факторы подразделяются на *абиотические* (элементы неорганической, или неживой, природы), *биотические* (формы воздействия живых существ друг на друга) и *антропогенные* (все формы деятельности человека, оказывающие влияние на живую природу).

Абиотические факторы делят на *физические*, или *климатические* (свет, температура воздуха и воды, влажность воздуха и почвы, ветер), *эдафические*, или *почвенно-грунтовые* (механический состав почв, их химические и физические свойства), *топографические*, или *орографические* (особенности рельефа местности), *химические* (соленость воды, газовый состав воды и воздуха, pH почвы и воды и др.).

Биотические факторы — разнообразные формы влияния одних организмов на жизнедеятельность других. При этом одни организмы могут служить пищей для других (например, растения — для животных, жертва — для хищника), быть средой обитания (например, хозяин — для паразита), способствовать размножению и расселению (например, птицы и насекомые-

опылители — для цветковых растений), оказывать механические, химические и другие воздействия.

Антропогенные) факторы — это все формы деятельности человеческого общества, изменяющие природу как среду обитания живых организмов или непосредственно влияющие на их жизнь. Выделение антропогенных факторов в отдельную группу обусловлено тем, что в настоящее время судьба растительного покрова Земли и всех ныне существующих видов организмов практически находится в руках человеческого общества.

Большинство экологических факторов — температура, влажность, ветер, наличие пищи, хищники, паразиты, конкуренты и т. д. — отличаются значительной изменчивостью во времени и пространстве. Изменение факторов среды наблюдается в течение года и суток, в зависимости от приливов и отливов в океане, при бурях, ливнях, при похолодании или потеплении климата, зарастании водоемов, постоянном выпасе скота на одном и том же участке и т. д.

Один и тот же фактор среды имеет разное значение в жизни совместно обитающих организмов. Например, солевой режим почвы играет первостепенную роль при минеральном питании растений, но безразличен для большинства наземных животных. Интенсивность освещения и спектральный состав света исключительно важны в жизни фототрофных растений, а в жизни гетеротрофных организмов (грибов и водных животных) свет не оказывает заметного влияния на их жизнедеятельность.

Экологические факторы действуют на организмы по-разному. Они могут выступать как *раздражители*, вызывающие приспособительные изменения физиологических функций; как *ограничители*, обуславливающие невозможность существования тех или иных организмов в данных условиях; как *модификаторы*, определяющие морфологические и анатомические изменения организмов.

3. Закономерности действия экологических факторов на организм

Реакция организмов на влияние абиотических факторов. Воздействие экологических факторов на живой организм весьма многообразно. Одни факторы оказывают более сильное влияние, другие действуют слабее; одни влияют на все стороны жизни, другие — на определенный жизненный процесс. Тем не менее в характере их воздействия на организм и в ответных реакциях живых существ можно выявить ряд общих закономерностей, которые укладываются в некоторую общую схему действия экологического фактора на жизнедеятельность организма (рис. 1).

На рис.1 по оси абсцисс отложена интенсивность (или «доза») фактора (например, температура, освещенность, концентрация солей в почвенном растворе, рН или влажность почвы и т. д.), а по оси ординат - реакция

организма на воздействие экологического фактора в его количественном выражении (например, интенсивность фотосинтеза, дыхания, скорость роста, продуктивность, численность особей на единицу площади и т.д.), т.е. степень благотворности фактора.

Диапазон действия экологического фактора ограничен соответствующими крайними пороговыми значениями (*точки минимума и максимума*), при которых еще возможно существование организма. Эти точки называются нижним и верхним *пределами выносливости* (толерантности) живых существ по отношению к конкретному фактору среды.

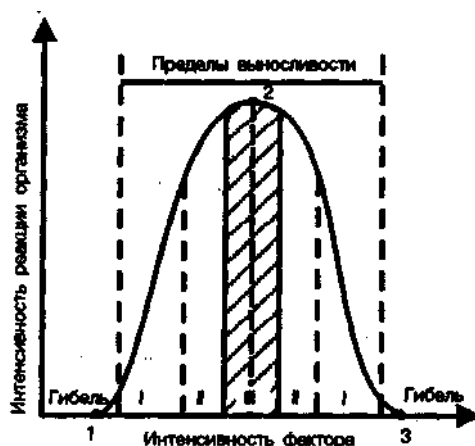


Рис 1. Схема действия экологического фактора на жизнедеятельность организмов: 1 2,3 — точки минимума, оптимума и максимума соответственно; I, II, III—зоны пессимума, нормы и оптимума соответственно.

Точка 2 на оси абсцисс, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности организма, означает наиболее благоприятную для организма величину воздействующего фактора— это *точка оптимума*. Для большинства организмов определить оптимальное значение фактора с достаточной точностью зачастую трудно, поэтому принято говорить о *зоне оптимума*. Крайние участки кривой, выражающие состояние угнетения организмов при резком недостатке или избытке фактора, называют *областями пессимума* или *стресса*. Вблизи критических точек лежат *сублетальные величины* фактора, а за пределами зоны выживания— *летальные*.

Подобная закономерность реакции организмов на воздействие экологических факторов позволяет рассматривать ее как *фундаментальный биологический принцип*; для каждого вида растений и животных существует *оптимум, зона нормальной жизнедеятельности, пессимальные зоны и пределы выносливости по отношению к каждому фактору среды*.

Разные виды растений заметно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по пределам выносливости. Например, одни луговые травы предпочитают почвы с довольно узким диапазоном кислотности — при $pH=3,5—4,5$ (например, вереск обыкновенный, белоус

торчащий, щавель малый служат индикаторами кислых почв), другие хорошо растут при широком диапазоне рН — от сильнокислого до щелочного (например, сосна обыкновенная). В связи с этим организмы, для существования которых необходимы строго определенные, относительно постоянные условия среды, называют *стенобионтными* (греч. *stenos* — узкий, *bion* — живущий), а те, которые живут в широком диапазоне изменчивости условий среды, — *эврибионтными* (греч. *euryus* — широкий). При этом организмы одного и того же вида могут иметь узкую амплитуду по отношению к одному фактору и широкую — к другому (например, приспособленность к узкому диапазону температур и широкому диапазону солености воды). Кроме того, одна и та же доза фактора может быть оптимальной для одного вида, пессимальной для другого и выходить за пределы выносливости для третьего.

Способность организмов адаптироваться к определенному диапазону изменчивости факторов среды называют *экологической пластичностью*. Эта особенность является одним из важнейших свойств всего живого: регулируя свою жизнедеятельность в соответствии с изменениями условий среды, организмы приобретают возможность выживать и оставлять потомство. Значит, эврибионтные организмы являются экологически наиболее пластичными, что обеспечивает их широкое распространение, а стенобионтные, напротив, отличаются слабой экологической пластичностью и, как следствие, обычно имеют ограниченные ареалы распространения.

Взаимодействие экологических факторов. Ограничивающий фактор. Экологические факторы воздействуют на живой организм совместно и одновременно. При этом действие одного фактора зависит от того, с какой силой и в каком сочетании действуют одновременно другие факторы. Эта закономерность получила название *взаимодействие факторов*. Например, скорость испарения воды листьями растений (транспирация) значительно выше, если температура воздуха высокая, а погода ветреная.

В некоторых случаях недостаток одного фактора частично компенсируется усилением другого. Явление частичной взаимозаменяемости действия экологических факторов называется *эффектом компенсации*. Например, увядание растений можно приостановить как увеличением количества влаги в почве, так и снижением температуры воздуха, уменьшающего транспирацию; в пустынях недостаток осадков в определенной мере восполняется повышенной относительной влажностью воздуха в ночное время; в Арктике продолжительный световой день летом компенсирует недостаток тепла.

Вместе с тем ни один из необходимых организму экологических факторов не может быть полностью заменен другим. Отсутствие света делает жизнь растений невозможной, несмотря на самые благоприятные сочетания других условий. Поэтому если значение хотя бы одного из жизненно необходимых экологических факторов приближается к критической величине или выходит за ее пределы (ниже минимума или выше максимума), то, несмотря на оптимальное сочетание остальных условий, особям грозит

гибель. Такие факторы называются *ограничивающими (лимитирующими)*.

Природа ограничивающих факторов может быть различной. Например, угнетение травянистых растений под пологом буковых лесов, где при оптимальном тепловом режиме, повышенном содержании углекислого газа, богатых почвах возможности развития трав ограничиваются недостатком света. Изменить такой результат можно только воздействием на ограничивающий фактор.

Ограничивающие факторы среды определяют географический ареал вида. Так, продвижение вида на север может лимитироваться недостатком тепла, а в районы пустынь и сухих степей недостатком влаги или слишком высокими температурами. Фактором, ограничивающим распространение организмов, могут служить и биотические отношения, например, занятость территории более сильным конкурентом или недостаток опылителей для цветковых растений.

Выявление ограничивающих факторов и устранение их действия, т. е. оптимизация среды обитания живых организмов, составляет важную практическую цель в повышении урожайности сельскохозяйственных культур и продуктивности домашних животных.

4. Влияние основных абиотических факторов на живые организмы

4.1. Свет в жизни растений

Характеристика света как экологического фактора. Живая природа не может существовать без света, так как солнечная радиация, достигающая поверхности Земли, является практически единственным источником энергии для поддержания теплового баланса планеты, создания органических веществ фототрофными организмами биосферы, что в итоге обеспечивает формирование среды, способной удовлетворить жизненные потребности всех живых существ.

Биологическое действие солнечного света зависит от его спектрального состава, продолжительности, интенсивности, суточной и сезонной периодичности.

Солнечная радиация представляет собой электромагнитное излучение в широком диапазоне волн, составляющих непрерывный спектр от 290 до 3 000 нм. Ультрафиолетовые лучи (УФЛ) короче 290 нм, губительные для живых организмов, поглощаются слоем озона и до Земли не доходят. Земли достигают главным образом инфракрасные (около 50% суммарной радиации) и видимые (45%) лучи спектра. На долю УФЛ, имеющих длину волны 290—380 нм, приходится 5% лучистой энергии. Длинноволновые УФД обладающие большой энергией фотонов, отличаются высокой химической активностью. В небольших дозах они оказывают мощное бактерицидное

действие, способствуют синтезу у растений некоторых витаминов, пигментов, Инфракрасные лучи длиной волны более 710 нм оказывают тепловое действие.

В экологическом отношении наибольшую значимость представляет видимая область спектра (390—710 нм), или *фотосинтетически активная радиация* (ФАР), которая поглощается пигментами хлоропластов и тем самым имеет решающее значение в жизни растений. Видимый свет нужен зеленым растениям для образования хлорофилла, формирования структуры хлоропластов; он регулирует работу устьичного аппарата, влияет на газообмен и транспирацию, стимулирует биосинтез белков и нуклеиновых кислот, повышает активность ряда светочувствительных ферментов. Свет влияет также на деление и растяжение клеток, ростовые процессы и на развитие растений, определяет сроки цветения и плодоношения, оказывает формообразующее воздействие.

Световой режим любого местообитания зависит от его географической широты, высоты над уровнем моря, состояния атмосферы, растительности, сезона и времени суток, солнечной активности и т. д. Поэтому разнообразие световых условий на нашей планете чрезвычайно велико: от таких сильно освещенных территорий, как высокогорья, пустыни, степи, до сумеречного освещения в водных глубинах и пещерах. В разных местообитаниях различаются не только интенсивность света, но и его спектральный состав, продолжительность освещения, пространственное и временное распределение света разной интенсивности и т.д. Соответственно, разнообразны и приспособления растений к жизни при том или ином световом режиме.

Экологические группы растений по отношению к свету. По отношению к количеству света, необходимого для нормального развития, растения подразделяют на три экологические группы.

Светлюбивые, или *гелиофиты*, с оптимумом развития при полном освещении; сильное затенение действует на них угнетающе. Это растения открытых, хорошо освещенных местообитаний: степные и луговые травы, прибрежные и водные растения (с плавающими листьями), большинство культурных растений открытого грунта, сорняки и др.

Тенелюбивые, или *теневики*, с оптимальным развитием в пределах 1/10—1/3 от полного освещения, т. е. для них приемлемы области слабой освещенности. К тенелюбам относятся растения нижних затененных ярусов сложных растительных сообществ — темнохвойных и широколиственных лесов, а также водных глубин, расщелин скал, пещер и т. д. Тенелюбами являются и многие комнатные и оранжерейные растения. В лесах Беларуси типичными теневыми растениями являются копытень европейский, ветреница дубравная, сныть обыкновенная, чистотел большой, кислица обыкновенная, майник двулистный и др.

Теневыносливые растения имеют широкую экологическую амплитуду выносливости по отношению к свету. Они лучше растут и развиваются при полной освещенности, но хорошо адаптируются и к слабому свету. К ним

относится большинство видов зоны смешанных лесов — ель, пихта, граб, бук, лещина, бузина, брусника, ландыш майский и др.

Адаптация растений к световому режиму. Под влиянием различных условий светового режима у растений выработались соответствующие приспособительные качества. Прежде всего это касается величины листовых пластинок: у гелиофитов по сравнению с тенелюбивыми они обычно более мелкие.

Ориентация листьев у светолюбивых вертикальная или имеет разный угол по отношению к солнечным лучам, чтобы избежать избыточного света и перегрева. Листья теневыносливых растений, напротив, ориентированы к свету всей поверхностью листовой пластинки и расположены так, чтобы не затенять соседние листья (листовая мозаика).

У многих гелиофитов поверхность листовой пластинки блестящая, покрыта светлым восковым налетом, густо опушена, что способствует отражению палящих солнечных лучей или ослаблению их действия.

Световые и теневые растения имеют четкие различия и по анатомическому строению. Так, у гелиофитов хорошо развиты осевые органы с оптимальным соотношением ксилемы и механических тканей, менее сложные по форме листья с характерной дифференцировкой мезофилла на столбчатый и губчатый, высокой степенью жилкования, большим числом устьиц на единицу поверхности листа. У светолюбивых растений количество хлоропластов, приходящихся на единицу площади листовой пластинки, в несколько раз больше, чем у тенелюбивых. Сами хлоропласты у гелиофитов более мелкие и светлые (с малым содержанием хлорофилла), способные к изменению ориентировки и перемещениям в клетке: на сильном свете они занимают поперечное положение и становятся «ребром» к направлению лучей, что защищает хлорофилл от разрушения.

Теневыносливые растения встречаются в местообитаниях с различным световым режимом благодаря увеличению ассимилирующей поверхности, снижению интенсивности дыхания и уменьшению относительной массы нефотосинтезирующих тканей, увеличению размеров хлоропластов и концентрации хлорофилла. Кроме того, в листьях наблюдается слабая дифференцировка на столбчатый и губчатый мезофилл или таковая совсем отсутствует, отмечается сравнительно малое количество устьиц и т. д.

Фотопериодизм. Огромное влияние на жизнедеятельность растений оказывает соотношение светлого (длина дня) и темного (длина ночи) периодов суток в течение года. *Реакция организмов на суточный ритм освещения, выражающаяся в изменении процессов их роста и развития, называется фотопериодизмом.* Регулярность и неизменная повторяемость из года в год данного явления позволила организмам в ходе эволюции согласовывать свои важнейшие жизненные процессы с ритмом этих временных интервалов. Под фотопериодическим контролем находятся практически все метаболические процессы, связанные с ростом, развитием, жизнедеятельностью и размножением растений и животных.

По типу фотопериодической реакции (ФПР) различают следующие

основные группы растений:

1) растения короткого дня, которым для перехода к цветению требуется 12 ч светлого времени и менее в сутки (конопля, капуста, хризантемы, табак, рис);

2) растения длинного дня; для цветения и дальнейшего развития им нужна продолжительность непрерывного светового периода более 12 ч в сутки (пшеница, лен, лук, картофель, овес, морковь);

3) фотопериодически нейтральные; для них длина фотопериода безразлична и цветение наступает при любой длине дня, кроме очень короткой (виноград, томаты, одуванчики, гречиха, флоксы и др.).

Растения длинного дня произрастают преимущественно в северных широтах, растения короткого дня — в южных.

4.2. Тепло в жизни организмов

Температурные пределы жизни. Необходимость тепла для существования организмов обусловлена прежде всего тем, что все процессы жизнедеятельности возможны лишь на определенном тепловом фоне, определяемом количеством тепла и продолжительностью его действия. От температуры окружающей среды зависит температура организмов и, как следствие, скорость и характер протекания всех химических реакций, составляющих обмен веществ.

Границами существования жизни являются температурные условия, при которых не происходит денатурации белков, необратимого изменения коллоидных свойств цитоплазмы, нарушения активности ферментов, дыхания. Для большинства организмов этот диапазон температур составляет от 0 до +50°C. Однако ряд организмов обладает специализированными ферментными системами и приспособлен к активному существованию при температурах, выходящих за указанные пределы.

У многих видов растений клетки сохраняют активность при температуре от 0 до -8°C. Такие организмы относятся к экологической группе *криофилов* (греч. *cryos* — холод, лед). Кривофилия характерна для растений, обитающих в тундрах, арктических и антарктических пустынях, в высокогорьях, холодных полярных водах и т. п.

Представители большинства видов живых организмов не обладают способностью активной терморегуляции своего тела. Их активность зависит прежде всего от тепла, поступающего извне, а температура тела — от величины температуры окружающей среды. Такие организмы называют *пойкилотермными* (*эктотермными*). Пойкилотермия свойственна всем микроорганизмам, растениям, беспозвоночным и большей части хордовых.

Температурная адаптация растений. Для большинства наземных растений оптимальной является температура +25—30°C, а для таких требовательных к теплу растений, как кукуруза, фасоль, соя и другие виды тропического и субтропического происхождения, — +30—35°C. Следует иметь в виду, что для каждой фазы и стадии развития растений существует

как оптимальный, так и верхний и нижний пределы температурного режима.

При воздействии на растение высоких температур происходит сильное обезвоживание и иссушение, ожоги, разрушение хлорофилла, необратимые расстройства дыхания, наконец, тепловая денатурация белков, коагуляция цитоплазмы и гибель.

Противостоять опасному влиянию экстремально высоких температур растения способны благодаря усиленной транспирации, накапливанию в цитоплазме защитных веществ (слизи, органических кислот и др.), сдвигам температурного оптимума активности важнейших ферментов, переходу в состояние глубокого покоя, а также занятию ими временных местообитаний, защищенных от сильного перегрева. Это означает, что у некоторых растений вся вегетация сдвигается на сезон с более, благоприятными тепловыми условиями. Так, в пустынях и степях есть немало видов растений, начинающих вегетацию очень рано весной к успевающим ее закончить до наступления летней жары. Они переживают эти условия в состоянии летнего покоя: уже созрели семена или появились подземные органы — луковицы, клубни, корневища (тюльпаны, крокусы, мятлик луковичный и др.)

Морфологические адаптации, предотвращающие перегрев, практически те же самые, что служат растению для ослабления потока солнечной радиации. Это блестящая поверхность и густое опушение, придающие листьям светлую окраску и повышающие отражение солнечного излучения, вертикальное положение листьев, свертывание листовых пластинок (у злаков), уменьшение листовой поверхности и т. д. Эти же особенности строения растений одновременно обеспечивают им возможность уменьшения потерь воды. Таким образом, комплексное действие экологических факторов на организм находит отражение в комплексном характере адаптации.

Опасность низких температур для растений сводится к тому, что в межклетниках и клетках замерзает вода и, как следствие, происходит обезвоживание и механическое повреждение клеток, а затем коагуляция белков и разрушение цитоплазмы. Холод тормозит процессы роста растений, фотосинтеза, образования хлорофилла, снижает энергетическую эффективность дыхания, резко замедляет скорость развития.

Для перенесения неблагоприятных условий холодного периода года растения готовятся заранее: у них опадают листья, а у травянистых форм — надземные органы, происходит опушение почечных чешуй, зимнее засмоление почек (у хвойных), образование толстой кутикулы, утолщенного пробкового слоя и т. д.

Среди морфологических адаптаций растений к жизни в холодных широтах важное значение имеют небольшие размеры (карликовость) и особые формы роста. Высота карликовых растений (карликовая береза, карликовые ивы и др.) обычно соответствует глубине снежного покрова, под которым зимуют растения, так как все части, выступающие над снегом, гибнут от замерзания. Подобная защита от холода характерна и для стелющихся форм — стлаников (кедрового стланика, можжевельника,

рябины и др.) и подушковидных форм, образуемых в результате усиленного ветвления и крайне замедленного роста побегов.

Примером физиологической адаптации растений, препятствующей замерзанию воды в межклетниках и клетках, их обезвоживанию и механическому повреждению, служит повышение концентрации растворимых углеводов в клеточном соке, что способствует понижению точки замерзания.

4.3. Вода в жизни растений

Экологическая роль воды. Вода является необходимым условием существования всех живых организмов на Земле. Значение воды в процессах жизнедеятельности определяется тем, что она является основной средой в клетке, где осуществляются процессы метаболизма, служит важнейшим исходным, промежуточным или конечным продуктом биохимических реакций. Особая роль воды для растений заключается в необходимости постоянного пополнения ее из-за потерь при испарении. Поэтому вся эволюция наземных организмов шла в направлении приспособления к активному добыванию и экономному использованию влаги. Наконец, для многих видов растений вода является непосредственной средой их обитания.

Увлажненность местообитания и, как следствие, водообеспечение наземных растений зависят прежде всего от количества атмосферных осадков, их распределения по временам года, наличия водоемов, уровня грунтовых вод, запасов почвенной влаги и т. п. Влажность оказывает влияние на распространение растений как в пределах ограниченной территории, так и в широком географическом масштабе, определяя их зональность (смена лесов степями, степей — полупустынями и пустынями).

При изучении экологической роли воды учитывается не только количество выпадающих осадков, но и соотношение их величины и испаряемости. Области, в которых испарение превышает годовую величину суммы осадков, называются *аридными* (сухими, засушливыми). В аридных областях растения испытывают недостаток влаги в течение большей части вегетационного периода. В *гумидных* (влажных) областях растения обеспечены водой в достаточной мере.

Экологические группы растений по отношению к влаге и их адаптации к водному режиму. Наземные растения, ведущие прикрепленный образ жизни, в большей степени, чем животные, зависят от обеспеченности субстрата и воздуха влагой. По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения и по выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основные экологические группы: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Условия водоснабжения существенно влияют на их внешний облик и внутреннюю структуру.

Гигрофиты — растения избыточно увлажненных местообитаний с

высокой влажностью воздуха и почвы. Для них характерно отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность переносить даже незначительную ее потерю. Наиболее типичные гигрофиты— травянистые растения и эпифиты влажных тропических лесов и нижних ярусов сырых лесов в разных климатических зонах (чистотел большой, недотрога обыкновенная, кислица обыкновенная и др.), прибрежные виды (калужница болотная, плакун-трава, рогоз, камыш, тростник), растения сырых и влажных лугов, болот (белокрыльник болотный, сабельник болотный, вахта трехлистная, осоки), некоторые культурные растения.

Характерные структурные черты гигрофитов—тонкие листовые пластинки с небольшим числом широко открытых устьиц, рыхлое сложение тканей листа с крупными межклетниками, слабое развитие водопроводящей системы (ксилемы), тонкие слаборазветвленные корни, часто без корневых волосков. К физиологическим адаптациям гигрофитов следует отнести низкое осмотическое давление клеточного сока, незначительную водоудерживающую способность и, как следствие, высокую интенсивность транспирации, которая мало отличается от физического испарения. Избыточная влага удаляется также путем *гуттации* — выделения воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю листа. Избыточная влага затрудняет аэрацию, а следовательно, дыхание и всасывающую деятельность корней, поэтому удаление излишков влаги представляет собой борьбу растений за доступ воздуха.

Ксерофиты — растения сухих местообитаний, способные переносить продолжительную засуху, оставаясь физиологически активными. Это растения пустынь, сухих степей, саванн, сухих субтропиков, песчаных дюн и сухих, сильно нагреваемых склонов.

Структурные и физиологические особенности ксерофитов нацелены на преодоление постоянного или временного недостатка влаги в почве или воздухе. Решение данной проблемы осуществляется тремя способами: 1) эффективным добыванием (всасыванием) воды, 2) экономным ее расходом, 3) способностью переносить большие потери воды.

Интенсивное добывание воды из почвы достигается ксерофитами благодаря хорошо развитой корневой системе. По общей массе корневые системы ксерофитов примерно в 10 раз, а иногда и в 300—400 раз превышают надземные части. Длина корней может достигать 10—15 м, а у саксаула черного— 30—40 м, что позволяет растениям использовать влагу глубоких почвенных горизонтов, а в отдельных случаях и грунтовых вод. Встречаются и поверхностные, хорошо развитые корневые системы, приспособленные к поглощению скудных атмосферных осадков, орошающих лишь верхние горизонты почвы.

Экономное расходование влаги ксерофитами обеспечивается тем, что листья у них мелкие, узкие, жесткие, с толстой кутикулой, с многослойным толстостенным эпидермисом, с большим количеством механических тканей, поэтому даже при большой потере воды листья не теряют упругости и тургора. Клетки листа мелкие, плотно упакованы, благодаря чему сильно

сокращается внутренняя испаряющая поверхность. Кроме того, у ксерофитов повышенное осмотическое давление клеточного сока, благодаря чему они могут всасывать воду даже при больших водоотнимающих силах почвы.

К физиологическим адаптациям относится высокая водоудерживающая способность клеток и тканей, обусловленная большой вязкостью и эластичностью цитоплазмы, значительной долей связанной воды в общем водном запасе и т.д. Это позволяет ксерофитам переносить глубокое обезвоживание тканей (до 75% всего водного запаса) без потери жизнеспособности. Кроме того, одной из биохимических основ засухоустойчивости растений является сохранение активности ферментов при глубоком обезвоживании.

Ксерофиты с наиболее ярко выраженными ксероморфными чертами строения листьев, перечисленными выше, имеют своеобразный внешний облик, за что получили название *склерофиты*.

К группе ксерофитов относятся и *суккуленты*—растения с сочными мясистыми листьями или стеблями, содержащими сильно развитую водоносную ткань. Различают листовые суккуленты (агавы, алоэ, молодило, очитки) и стеблевые, у которых листья редуцированы, а надземные части представлены мясистыми стеблями (кактусы, некоторые молочаи, стапелии и др.). Фотосинтез у стеблевых суккулентов осуществляется периферическим слоем паренхимы стебля, содержащим хлорофилл. Длительные засушливые периоды преодолеваются ими путем накопления воды в водоносных тканях, связывания ее коллоидами клеток, экономного расходования, которое обеспечивается защитой эпидермиса растений восковым налетом, погруженными в ткань листа или стебля немногочисленными днем закрытыми устьицами. В результате транспирация у суккулентов чрезвычайно мала: в пустынях кактусы из рода *Carnegia* транспирируют в сутки всего лишь 1—3 мг воды на 1 г сырой массы.

Корневая система поверхностная, мало развитая, рассчитана на поглощение воды из верхних слоев почвы, увлажненных редко выпадающими дождями. В засуху корни могут отмирать, но после дождей быстро (за 2-4 дня) отрастают новые.

Суккуленты приурочены главным образом к засушливым зонам Центральной Америки, Южной Африки, Средиземноморья.

Мезофиты занимают промежуточное положение между гигрофитами и ксерофитами. Они распространены в умеренно влажных зонах с умеренно теплым режимом и достаточно хорошей обеспеченностью минеральным питанием. К мезофитам относятся растения лугов, травянистого покрова лесов, лиственные деревья и кустарники из областей умеренно влажного климата, а также большинство культурных растений и сорняки. Для мезофитов характерна высокая экологическая пластичность, позволяющая им адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды.

Специфичные пути регуляции водообмена позволили растениям занять самые различные по экологическим условиям участки суши. Многообразие способов приспособления лежит, таким образом, в основе распространения

растений на Земле, где дефицит влаги является одной из главных проблем экологической адаптации.

5. Воздух в жизни растений

Воздушное питание растений – фотосинтез, связано с потреблением диоксида углерода – одного из газов воздуха. Другой компонент воздуха – кислород – необходим для живых организмов для дыхания. Поэтому газовая среда, содержащая необходимые компоненты воздуха, является для растений прямодействующим экологическим фактором первостепенного значения.

Воздух – это также и та материальная среда, которая окружает тело наземных растений и оказывает на растения механическое влияние. В частности, ветры, постоянно дующие с моря, способствуют увеличению количества осадков и, наоборот, дующие из глубины континента, особенно пустынь, действуют на растительность иссушающе.

Отрицательное значение ветра особенно сказывается на высокой древесной растительности: при сильных ветрах – поломка деревьев, ветровал. От ветровала больше всего страдают крупные древесные породы с большой парусной поверхностью и с поверхностной корневой системой (ель, береза, бук).

Под влиянием частых и сильных ветров у многих растений значительно снижается интенсивность фотосинтеза, а скорость дыхания, наоборот, усиливается, что является одной из причин низкой продуктивности растений с постоянными ветрами.

Положительная роль ветра сводится к тому, что примерно 10% всех видов покрытосеменных относится к группе анемофильных, т.е. ветроопыляемых растений. Ветер распространяет также семена и плоды анемохорных растений.

6. Почвенные (эдафические) факторы.

Значение почвы определяется, во-первых, тем, что она представляет собой субстрат для большинства наземных и водных растений, во-вторых, тем, что из нее растения получают необходимые для жизни минеральные вещества и воду.

Во всех типах почв самый верхний горизонт А1 имеет более или менее темный цвет, зависящий от количества органического вещества. Этот горизонт называют *гумусовым*, или *перегнойно-аккумулятивным*. Выше этого горизонта находится горизонт А0, состоящий из лесной подстилки, степного войлока и др. В лесных почвах под горизонтом А1 залегает *подзолистый горизонт* А2. В черноземной, темнокаштановых и каштановых почвах этот горизонт отсутствует. Еще глубже во многих типах почв расположен горизонт В – *иллювиальный*, или *горизонт вымывания*. В него вымываются и в нем накапливаются соли из вышележащих горизонтов. Еще ниже залегает

слабо измененная почвообразовательным процессом *материнская горная порода*, обозначаемая С.

Гранулометрический состав почвы определяется соотношением твердых частиц различных размеров. В зависимости от содержания песчаных (крупнее 0,01 мм, или «физический песок») и глинистых частиц (мельче 0,01мм, или «физическая глина») различают песчаные, супесчаные, суглинистые и глинистые почвы.

| Почвы подзолистого типа | Песок, % | Глина, % |
|--------------------------------|-----------------|-----------------|
| Песок рыхлый | 100 – 95 | 0 – 5 |
| Песок связный | 95 – 90 | 5 – 10 |
| Супесь | 90 – 80 | 10 – 20 |
| Суглинок легкий | 80 – 70 | 20 – 30 |
| Суглинок средний | 70 – 60 | 30 – 40 |
| Суглинок тяжелый | 60 - 50 | 40 – 50 |
| Глина легкая | 50 – 35 | 50 – т65 |
| Глина тяжелая | 20 | 80 |

От гранулометрического состава почвы зависят ее тепловой и воздушный режимы, способность к поглощению минеральных веществ и др.

Кислотность почвы оказывает 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 микобиоты (бактерий, грибов и др.).

Растения, предпочитающие кислые почвы с наибольшим значением рН, называются *ацидофилами*, растения щелочных почв – *базифилами*, с нейтральной реакцией – *нейтрофилами*.

Приуроченность растений к почвам с определенным значением рН дает возможность использовать растительность в качестве индикатора почвенных условий от степени кислотности.

Индикаторами наиболее кислых почв служат такие типичные ацидофилы (рН 3,5 – 4,5), как *вереск*, *белоус торчащий*, *щавель малый* и др.

Среднекислые и слабокислые почвы (рН 4,5 – 6,5) занимают *полевица собачья*, *вейник ланцетный*, *луговик дернистый*, или *щучка*, *лютик едкий*, *погремок большой*

Индикаторами нейтральных почв являются *трясунка средняя*, *лисохвост луговой*, *овсяница луговая*, *перелеска благородная*, *сныть обыкновенная* и др.

На щелочных почвах растут *мать-и-мачеха*, *очиток едкий*, *горчица полевая*.

Биотические факторы почвы представлены многочисленными макро- и микроорганизмами, играющими исключительно важную роль в жизни растений. Ю.Одум (1975), исходя из размеров живых почвенных организмов, делит их на следующие группы:

1. Микробиота – бактерии, грибы, цианобактерии, протисты.
2. Мезобиота – нематоды, клещи, личинки насекомых и др.
3. Макробиота – корни растений, крупные насекомые и дождевые черви.

Наибольшее экологическое значение имеют бактерии, грибы, актиномицеты, простейшие.

По отношению к **богатству почвы** растения распределяются следующим образом:

1. Эвтрофные – растения, произрастающие на богатых почвах (*ясень обыкновенный, клен платановидный, дуб черешчатый и др.*).
2. Олиготрофные – растения малотребовательные к богатству почв (*сосна обыкновенная*).
3. Мезотрофные – растения умеренно требовательные к богатству почв (большинство луговых и лесных трав).

Экологические особенности **растений засоленных почв-галофитов** – следующие:

1. Некоторые из галофитов имеют суккулентные черты: редуцированные листья, мясистые членистые стебли, по периферии которых располагается ассимиляционная ткань – двухслойная палисадная паренхима, а центральная часть занята сочной запасующей тканью.
2. У других растений листья сильно утолщены, имеют крупные клетки, сравнительно небольшое число устьиц.
3. В связи с высокой солеустойчивостью цитоплазмы галофиты способны поглощать и накапливать большое количество солей (до 45 – 50 % от массы золь).

Экологические особенности растений сфагновых болот. Подавляющее большинство растений (кроме насекомоядных), произрастающих на сфагновых болотах, – малотребовательны к питательным веществам, т.е. относятся к олиготрофным растениям. Все они типичные ацидофилы. Ацидофильность растений сфагновых болот объясняется приспособлением их к более полному использованию элементов питания из пыли, оседающей на болота из воздуха. Болотные растения имеют признаки ксероморфной структуры

Экологические особенности растений сыпучих песков. Большинство растений песков – *псаммофитов* – имеют ярко выраженную ксероморфную организацию. Среди них много суккулентов. Среди травянистых псаммофитов много эфемеров и эфемероидов, вегетирующих только ранней весной, когда в пустыне есть влага.

7. Биотические факторы

Влияние живых организмов друг на друга 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 абиотических факторов среды). Влияние биотических факторов на уровне экосистемы определяет направление, характер и интенсивность превращения веществ и энергии.

Фитогенные факторы. Взаимоотношения растений в сообществе академик Сукачев В.Н называл коакциями и выделял среди них следующие категории:

1. Прямые, или контактные коакции, к которым относятся непосредственные воздействия одних растений на другие, находящиеся с ними в контакте.
2. Косвенные трансбиотические коакции – различные влияния одних видов растений на другие через изменение химических и физических свойств местообитания.
3. Косвенные трансбиотические коакции – воздействие одних растений через различные организмы, главным образом бактерии, на другие растения.

К прямым коакциям относятся механические и физиологические взаимодействия между растениями при их совместном произрастании. Это может быть охлестывание крон хвойных пород тонкими и гибкими ветвями соседних лиственных деревьев, что приводит к их повреждению, а также тесные контакты корневых систем разных растений. Еще одна форма механических контактов – использование одним растением другого в качестве субстрата. Это явление называется *эпифитизмом*. Считают, что около 10% всех видов растений ведет эпифитный образ жизни. Экологический смысл эпифитизма состоит в своеобразной адаптации к световому режиму в густых тропических лесах: возможность выбраться к свету в верхних ярусах леса без больших затрат веществ на рост. Это по сути борьба растений за свет.

Физиологические контакты между растениями включают паразитизм, мутуализм и сапротрофизм. Ярким примером мутуализма является симбиоз мицелия гриба с корнями растений Гифы гриба увеличивают всасывающую поверхность корня в 10 – 14 раз, лучше поглощают фосфор, выделяют ростовые вещества, стимулирующие развитие корней. От растений грибы получают углеводы.

Среди растений отмечено 518 видов паразитов и полупаразитов. Наиболее известными паразитами среди цветковых растений являются повилика европейская, Петров крест, заразиха и др.

Косвенные трансбиотические взаимоотношения осуществляются через изменение растениями среды, воздействующей на сообитателей. Есть немало растений, которых называют эдификаторами, оказывающих средообразующее влияние на другие растения, например, посредством изменения факторов микроклимата: путем ослабления интенсивности освещения внутри растительного покрова, обеднения ее ФАР, изменения сезонного ритма освещенности и температуры под пологом леса и т.д. В результате для растений живого напочвенного покрова лесных и луговых

растительных сообществ (фитоценозов) создаются совсем другие условия не только светового, но и теплового режима, чем на территориях, лишенных растительности

Косвенные трансбиотические взаимодействия осуществляются через посредство других организмов. Например, при поедании или повреждении животными определенных групп растений изменяются не только численные соотношения видов, но и частично или полностью устраняются конкурентные отношения. Это способствует разрастанию неповреждаемых растений, усилению их влияния на сообитателей.

Другой пример подобных взаимодействий. На корнях бобовых растений поселяются клубеньковые бактерии, способные к фиксации свободного азота. Они переводят азот в нитриты и нитраты, которые всасываются корнями растений. Следовательно, бобовые растения через посредника, каким и являются клубеньковые бактерии, повышают плодородие почвы и тем самым оказывают косвенное влияние на другие растения.

8. Жизненные формы растений

Вековые влияния экологических факторов и приспособительные реакции растений определили облик растений и их отношение к этим факторам, т.е. жизненную форму. Большинство ученых под термином «жизненные формы» понимают группы растений, сходные по форме и способам приспособления к среде, причем жизненные формы приспособлены не к господствующим условиям, как, например, экологические группы, а по всему комплексу факторов внешней среды, по всей специфике данного местообитания (Шенников, 1950; Серебряков, 1962).

Термин «жизненные формы» впервые был употреблен в 1884 г. Е. Вармингом, который понимал под ним форму вегетативного тела растения, находящегося в течение всей жизни в гармонии с внешней средой. В литературе имеются многочисленные высказывания о сущности жизненных форм и определения этого понятия, но, пожалуй, самое четкое определение дал В.В. Алехин (1944): «Жизненная форма – это результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике». Наиболее полное изложение учения о жизненных формах растений содержит книга И.Г. Серебрякова (1962). Под жизненной формой он понимал «совокупность взрослых особей данного вида в определенных условиях произрастания, обладающие своеобразным общим обликом (габитусом), включая надземные и подземные органы. Онтогенетически этот габитус возникает в результате роста и развития в данных условиях среды, а исторически – в определенных почвенно-климатических и ценотипических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям».

Существуют многочисленные системы жизненных форм растений, причем принципы построения их у разных авторов далеко не одинаковы. Так, А. Гумбольдт и А. Гризобах руководствовались в основном

физиономическими признаками. О. Друде брал за основу периодичность вегетации, морфологические и биологические особенности растений. Е. Варминг при классификации жизненных форм главным считал способ питания растений, характер местообитания, форму роста и другие признаки. Г.Н. Высоцкий выделял жизненные формы исходя из способов вегетативного размножения и строения корневых систем растений.

В последние десятилетия учение о жизненных формах растений приобрело в основном два аспекта: *эколого-морфологический* и *эколого-ценотический* (Серебряков, 1962).

Последователь эколого-морфологического направления И.Г. Серебряков представлял жизненную форму как своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, возникший в онтогенезе, вследствие роста и развития в определенных условиях среды. В эколого-ценотическом отношении жизненные формы – это исторически возникшие приспособления растений к наиболее полному использованию местообитания и к пространственному расселению.

Несмотря на большое число работ, посвященных жизненным формам растений, до сих пор наиболее приемлема система «биологических типов» Х. Раункиера, давно и прочно вошедшая в обиход экологических и фитоценотических исследований.

В основу ее положена идея о том, что сходные типы приспособления растений к среде – это, прежде всего сходные способы перенесения наиболее трудных условий (действительно благоприятные условия в целом благоприятны для всех растений и не требуют особых приспособлений; адаптивные же изменения связаны в основном с преодолением условий, лежащих за пределами оптимальных).

Значит, основное сходство приспособлений растений к среде должно заключаться в сходстве способов перенесения неблагоприятных условий периода года.

В качестве признака, выражающего приспособленность к перенесению неблагоприятного сезона, Х. Раункиер использовал способ перезимовки почек возобновления, т.е. их положения в пространстве 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 датским ученым Х. Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиономических.

Основные жизненные формы в системе Х. Раункиера следующие:

I. Фанерофиты. Это деревья или кустарники и наиболее высокие кустарнички. Побеги их не отмирают на неблагоприятное время года; почки возобновления, находясь над землей, меньше всего приспособлены к переживанию неблагоприятного времени года.

По высоте фанерофиты обычно делят на мегафанерофиты – выше 30 м, мезофанерофиты – 8-30 м, микрофанерофиты – 2-8 м и наннофанерофиты – ниже 2 м. У фанерофитов умеренных широт почки покрыты чешуями, защищающими внутренние части почки от высыхания и холода. В тропиках они не имеют почечных чешуй. Фанерофиты свойственны теплым и умеренным поясам Земли; в высоких широтах они представлены незначительным количеством видов (хвойные леса).

II. Хамефиты – низкорослые кустарники, полукустарнички и травянистые растения. Побеги хамефитов на неблагоприятный период года не отмирают или отмирают их верхние части. Побеги их либо лежащие, либо слишком низкорослые, вследствие этого их конусы нарастания прикрыты остатками отмерших частей растений, скученными побегами, как у растений-подушек, а зимой – снегом, поэтому хамефиты лучше приспособлены к перезимовке, чем фанерофиты.

Хамефиты подразделяют на четыре подтипа:

1. Полукустарники. К концу вегетационного периода у них отмирают верхние части стеблей, неблагоприятный период переносят лишь нижние части побегов. Сюда относятся представители сем. губоцветные, гвоздичные, бобовые и др.

2. Пассивные хамефиты. Имеют не особенно прочные стебли вследствие недостаточного развития механической ткани, поэтому не могут стоять прямо и в силу собственной тяжести падают и укореняются, но верхние части их побегов приподняты. К пассивным хамефитам относятся виды очитка, крупки, камнеломки, звездчатка ланцетовидная и др. Пассивные хамефиты свойственны главным образом горным странам.

3. Активные хамефиты. Вегетативные побеги их растут косо вверх, стебли невысокие, лишь немного возвышающиеся над поверхностью земли. К этому подтипу относятся вероника лекарственная, барвинок малый, линнея северная и др.

4. Растения-подушки. Эти растения имеют мало механической ткани, но они так тесно скучены, что поддерживают друг друга и создают плотную подушку.

III. Гемикриптофиты – 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, листовенной подстилкой и снегом, вследствие этого гемикриптофиты хорошо переносят очень суровые зимы. К этой группе относится большинство луговых злаков и др. луговых растений.

Гемикриптофиты обычно делят на три подтипа:

1. Растения без розеток – их надземные стебли на неблагоприятный период года отмирают полностью. Почки возобновления находятся у основания стебля (у кипрея горного, норичника шишковатого, у видов зверобоя) или почки расположены на концах боковых побегов (у крапивы двудомной), а у таких растений как сочевичник весенний, вербейник обыкновенный и др. почки прикрыты тонким слоем почвы.

2. *Растения полурозеточные.* Самые крупные листья находятся на сильноукороченных нижних междоузлиях. Некоторые нижние листья даже зимуют на неотмершей части стебля. Зимующие почки находятся между листьями, образующими розетку, как у лютика едкого, гравилата городского, колокольчика круглолистного и др.; располагаются они на концах надземных побегов, как у живучки ползучей, лютика ползучего и др.

3. *Растения розеточные.* Летняя форма этих растений слабо отличается от зимней. У таких растений, как подорожник большой и одуванчик большая часть листьев перезимовывает.

IV. Крпифиты. Группа объединяет растения, у которых почки возобновления располагаются под землей (у геофитов) или на дне водоема (у гидрофитов). Надземные органы у них на неблагоприятный период года отмирают.

Геофиты переносят неблагоприятное время года в виде: а) корневищ (ветреницы, купены, ландыш майский и др.); б) луковиц (виды рода *Allium*, *Gagea* и др.); в) стеблевых клубней (цикламен, картофель, хохлатка полая и др.); г) корневых клубней (многие орхидные, таволга шестилепестная и др.)

В подземных органах перечисленных растений накапливается много запасных питательных веществ, к началу вегетационного периода их почки полностью формируются, быстро растут, растения рано зацветают и плодоносят.

Большая часть геофитов произрастает в степях и по сухим, хорошо освещенным склонам, много их в лесах. Обычно они зацветают до появления листьев древесных растений.

К подтипу гидрофитов X. Раункиер относит растения, живущие в воде (кубышка, кувшинка, виды рдестов и др.).

V. Терофиты. У растений этой группы на неблагоприятное время года отмирают не только надземные, но и подземные органы, остаются только семена, которым не вредят ни холод, ни засуха. Важнейшая адаптивная черта этой жизненной формы – способность быстро (иногда за несколько недель) проходить годичный цикл развития от семени до семени, используя благоприятные сезонные экологические ниши. Во многих отношениях семена (споры) представляют наиболее надежный способ переживания неблагоприятного сезона (плотные покровы, состояние покоя, исключающие возможность несвоевременного прорастания даже при случайном кратковременном возврате, благоприятных условий). Но однолетний цикл развития имеет и свои недостатки: ограниченную продуктивность, а потому невозможность для растения достигнуть больших размеров, заметно воздействовать на среду и быть конкурентоспособным.

X. Раункиер полагал, что жизненная форма представляет собой результат приспособления растения к данным климатическим условиям, поэтому в областях, отличных по климату, должна преобладать то одна, то другая жизненная форма растений. Получается таким образом биологический спектр. Например, фанерофиты, преобладают только во флоре равномерно теплых и влажных областей. При изменении климата в сторону сухости с

длинным периодом засухи во флоре доминируют терофиты. В областях с более или менее прохладным летом и длинным снежным периодом господствуют гемикриптофиты, а там, где регулярен глубокий снежный покров – и хамефиты. В суровых альпийских областях – на пределе развития растительности – из цветковых остаются лишь подушковидные формы.

Система жизненных форм Х. Раункиера получила широкое признание специалистов, однако она не лишена недостатков. А.П. Шенников указывал, что признаки, на основании которых Раункиер выделял жизненные формы, крайне изменчивы. Так, черника и вереск в наших широтах произрастают в виде маленьких кустарничков и относятся к наннофанерофитам, а в приморском климате Ирландии они достигают 220 см. высоты, т.е. отнесены к микрофанерофитам. Такие растения, как чина луговая, льнянка обыкновенная, горошек заборный в окрестностях С.-Петербурга ведут себя то как хамефиты, то как гемикриптофиты и даже как геофиты. Многие исследователи указывали, что при выделении жизненных форм следует иметь в виду не только климатические, но и почвенные факторы, историю развития страны и ее флоры.

К сказанному следует добавить, что принцип, положенный в основу Х. Раункиером, то есть высота расположения почек на растениях, не является главной причиной ни их холодостойкости, ни засухоустойчивости, которые обусловлены, прежде всего, свойствами цитоплазмы, то есть генетически. Эти замечания не означают, что систему жизненных форм Х.Раункиера следует отвергнуть. Но бесспорно и то, что следует продолжить работу по усовершенствованию этой системы.

Совсем на иных принципах построена система жизненных форм Г.Н. Высоцкого. Естественный целинный растительный покров сухой степи? он делит на следующие ценотические классы (экологические группы):

I. Превалиды – многолетние, прочно удерживающие местообитание растения основные потребители влаги и питательных веществ и главные производители биомассы.

Они подразделяются на следующие экологические подгруппы:

1. *Осевые*, они в свою очередь на: а) стержнекорневые, не способные к вегетативному размножению (полынь Лерха); б) кистекарневые с кистевидной корневой системой (лютик многоцветковый).

2. *Дерновинные растения*. Сюда относятся главнейшие степные злаки – ковыли, типчак.

3. *Ползучие растения*: а) корневищные, размножающиеся плетями или усами (земляника, живучка ползучая) и корневищами (пырей ползучий и др.); б) корнеотпрысковые (бодяк полевой).

4. *Луковичные и клубнелуковичные растения*.

II. Ингредиенты, или малолетники. Сюда Г. Н. Высоцкий включает двулетники, яровые и озимые однолетники (растения, всходы которых появляются осенью или зимой и которые переносят зиму в стадии всходов или розеток).

Деление растений на биологические группы имеет большое

экологическое значение, потому что в сухих степях определяющий фактор развития жизненных форм – дефицит влаги, поэтому приспособление корневых систем к различным экологическим условиям играет существенную роль в процессе становления и развития растительного покрова.

Большое значение системы жизненных форм Г.Н. Высоцкого было показано Л.И. Казакевичем, который проанализировал с этих позиций разные сообщества. Он установил, что в лесной зоне в бору и на лугах преобладает вегетативное размножение и в травяном покрове господствуют корневищные виды. В лиственном лесу юго-востока начинают преобладать дерновинные (32%) и корневищные (25%) растения. В кустарниковой степи при сохранении господствующего положения дерновинных растений (30%) увеличивается количество стержнекорневых растений (16%), корневищных всего 10%. В черноземной и мелкоковыльной степи преобладают уже стержнекорневые растения (36%) при незначительном увеличении дерновинных растений.

Следовательно, в тяжелых климатических и эдафических условиях в травяном покрове господствуют дерновинные, особенно стержнекорневые растения, т.е. ксерофиты, имеющие мощную корневую систему, глубоко проникающую в почву и подпочву.

Таким образом при выделении жизненных форм растений за основу принимались адаптации, отраженные в анатомо-морфологической структуре.

Однако, Е. П. Коровин, Л. Г. Раменский, А. Л. Бельгард и др. считают, что жизненные формы растений следует выделять исходя из приспособлений растений к определенным экологическим условиям, выраженным как во внешнем облике растения, так и в признаках, не имеющих внешнего проявления (например, физиологические свойства цитоплазмы).

В этом отношении интерес представляет учение А. Л. Бельгарда (1950) об экоморфах – типах растений, установленных не только по структурным, 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 искусственных. Программа исследования экоморф (экобиоморф) включает характеристику развития растения в онтогенезе, анатомии листа и корня, опыления, образования и распространения семян, сезонной и суточной динамики фотосинтеза, дыхания и т.д.

Помимо указанных выше имеется немало других классификаций. Например, для луговых злаков В.Р. Вильямса и А.М. Дмитриева, для сорняков – А.И. Мальцева. Оригинальную схему предложил Г.М. Зозулин (1959), основанную на стойкости растений в фитоценозе. Очень много сделано крупнейшим морфологом И.Г. Серебряковым и его учениками по изучению жизненных форм вообще, по их эволюции, географическому распространению.

Жизненные формы растений в ботанико-географическом аспекте.

Поскольку жизненные формы Х. Раункиера отражают типы приспособления к неблагоприятным климатическим влияниям, их количественное отношение во флоре того или иного района земного шара отражает биологически важные особенности климата и может служить его своеобразным индикатором. По преобладанию той или иной жизненной формы Х. Раункиер 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 – биологическим спектром жизненных форм. Сравнение таких спектров для листопадного леса умеренных широт показывает, что при хорошо выраженной сезонности климата фанерофиты занимают скромное место, а наиболее многочисленны гемикриптофиты и геофиты, зимующие в хорошо защищенных условиях; в условиях влажного тропического леса в связи с отсутствием неблагоприятных сезонов резко преобладают фанерофиты.

Такое сравнение само по себе достаточно показательно, но кроме этого для эталона Х. Раункиер предложил использовать «нормальный» биологический спектр земного шара, составляемый 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%, эпифитов – 3%.

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 листопадных лесах.

Табл. 1.

Биологические спектры жизненных форм в разных типах растительного покрова Ленинградской области

| Растительность | Жизненные формы, % видов | | | | |
|------------------|--------------------------|----------|----------------|------------|----------|
| | фанерофиты | хамефиты | гемикриптофиты | криптофиты | терофиты |
| Хвойные леса | 24 | 26 | 32 | 17 | 1 |
| Дубовые леса | 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 на севере Югославии на откосах северной экспозиции гемикриптофиты составляют 65%, терофиты 19%, а на более подогреваемых

и сухих откосах южной экспозиции соответственно 25% и 57%.

Вместе с тем, имеется известная ограниченность применения спектров жизненных форм для ботанико-географического анализа. 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.

Для более объективной оценки различных спектров к методу Х. 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» Х. Раункиера. Например, 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.

Еще более информативным было бы составление «спектров доминирования» жизненных форм отдельно по разным ярусам растительных сообществ и т.д.

Эволюция жизненных форм. Какие из жизненных форм наиболее древние и исходные? По мнению Х. Раункиера, первичной формой, по-видимому, следует считать ту, которая соответствовала климату в эпоху возникновения цветковых растений, т.е. теплomu, 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 – уменьшая рост побегов, вырабатывалась низкорослость (хамефиты), почки приобретали защиту на поверхности земли (гемикриптофиты) или углублялись (криптофиты), сокращая жизненный цикл (терофиты).

В настоящее время концепция этого основного направления эволюции жизненных форм – переход от древесных к травянистым и от многолетних трав к однолетним – принята большинством ботаников и хорошо аргументирована данными сравнительной анатомии, морфологии, палеоботаники, ботанической географии. Основная линия эволюции хорошо прослеживается в пределах отдельных семейств и родов, например, в роде

Patentilla (переход 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, эволюция древесных форм, вероятно, могла идти вначале по линии увеличения размеров, а затем уже под влиянием ухудшения климата во внетропических областях по линии уменьшения размеров и перехода к недревесневевшим подземным частям. 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 полукустарникам, у которых почки возобновления подняты над поверхностью почвы (своеобразный уход от обжигающего действия поверхности песка в пустынях и полупустынях).