

Вопрос 1. Среда и основные экологические факторы

Многочисленными экспериментами установлено, что все живые организмы, населяющие Землю, существуют не сами по себе, а всецело зависят от окружающей среды и постоянно испытывают на себе ее воздействие. Теоретическую основу таких исследований составляет закон единства организма и среды В. И. Вернадского. В широком смысле под средой (или окружающей средой) понимают совокупность материальных тел, явлений и энергии, влияющих на живой организм. Однако разные элементы среды далеко не одинаково воспринимаются живым организмом, поскольку значение их для жизни различно. Среди них есть практически безразличные для растений, например инертные газы, содержащиеся в атмосфере. Другие элементы среды, напротив, оказывают существенное влияние на растения. Их называют экологическими факторами (например, свет, вода в почве и атмосфере, движение воздуха, засоление грунтовых вод, естественная и искусственная радиоактивность и т. д.). Наиболее распространено следующее определение экологических факторов. Это элементы окружающей среды, оказывающие положительное или отрицательное влияние на живые организмы на протяжении хотя бы одной из фаз их индивидуального развития. С появлением новой информации перечень экологических факторов возрастает, поскольку в ряде случаев обнаруживается, что растения способны реагировать на элементы среды, ранее считавшиеся безразличными (например, магнитное поле Земли, сильный шум). В отличие от понятия среды в широком смысле совокупность экологических факторов иногда называют действенной средой. Возможно и более конкретное, пространственное понимание среды, как непосредственного окружения организма. В этом смысле часто говорят о среде обитания.

В земных условиях существует четыре типа среды для живого организма: водная, наземная (воздушная), почвенная и другой организм (для паразитов). От понятия среды следует отличать понятие условия существования. Так называют совокупность жизненно необходимых факторов, без которых растение не может существовать (свет, вода, тепло, воздух, почва). В отличие от них другие экологические факторы, хотя и оказывают на растение существенное влияние, не являются для него необходимыми (например, ветер, дымовые газы и т. д.).

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

I. Абиотические факторы:

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

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

в) топографические (или орографические) – условия рельефа.

Два абиотических фактора – температура и количество осадков – определяют размещение по земной поверхности основных наземных экосистем. Климат – статический режим атмосферных условий (условий погоды), характерный для каждого данного места Земли в силу его географического положения.

Специфика климатических условий, в свою очередь, определяет развитие того или иного биома (крупного системно-географического подразделения в пределах природно-климатической зоны).

Влага – основной фактор, в зависимости, от которого экосистемы делятся на лесные, степные и пустынные. В пределах Западного Кавказа можно выделить три группы районов, различающихся по обеспеченности плодовых растений в течение вегетационного периода влагой, а именно: влажные, неустойчиво влажные и засушливые.

II. Биотические факторы:

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

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

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

III. Антропогенные факторы (от гр. *anthropos* – человек и *genos* – рождение) отражают влияние деятельности человека на окружающую среду. С воздействием антропогенных факторов связано уничтожение продуктов эволюции – многих видов растений и животных, сложнейших систем их совместного существования – биоценозов. Разрушение конкретных экосистем чаще всего обусловлено непосредственным влиянием на них (пожары, резкое изменение почвенного покрова и водного режима); загрязнением различными техногенными веществами; изменениями, связанными с постоянным изъятием фитомассы (особенно в агроэкосистемах) без компенсации потерь; коренными превращениями экосистем в культурные экосистемы.

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

классификация – не более как методический прием, облегчающий изучение и изложение закономерностей взаимосвязи растения и среды.

По характеру воздействия на организм многие авторы различают экологические факторы прямодействующие (непосредственно, влияющие на обмен веществ, формообразовательные процессы, развитие) и косвеннодействующие (влияющие на организм через изменение других факторов). Однако, как справедливо отмечает Т. К. Горышина (1979), такое разделение не совсем правомерно, поскольку один и тот же фактор может быть и прямодействующим (например, действие тепла на рост), и косвеннодействующим (действием тепла на влажность почвы и через нее – на водный режим растения).

Поэтому лучше говорить не о разделении самих факторов, а об их прямом и косвенном действии на растение. В природных условиях далеко не всегда можно расчленить влияние отдельных факторов и их последствия. Так, сильное освещение очень часто связано с увеличением нагревания воздуха и почвы, их иссушением и т. д.

Вопрос 2. Особенности действия экологического фактора на растение

Влияние экологических факторов на любое растение (в том числе плодое) весьма многообразно. Тем не менее, какими бы различными по природе они ни были, результаты их действия сопоставимы, поскольку всегда выражаются в изменении жизнедеятельности организмов.

На рисунке 2 по оси абсцисс отложена интенсивность фактора (например, температура, концентрация солей в почвенном растворе, освещенность местообитания, влажность почвы и т. д.), а по оси ординат – реакция организма на экологический фактор в ее количественном выражении (это может быть интенсивность того или иного физиологического процесса – фотосинтеза, поглощения воды корнями, роста и т. д.; морфологическая характеристика – высота растения, размеры листьев и т. д.; наконец, показатель, характеризующий популяцию, численность особей на единицу площади, частота встречаемости и др.).

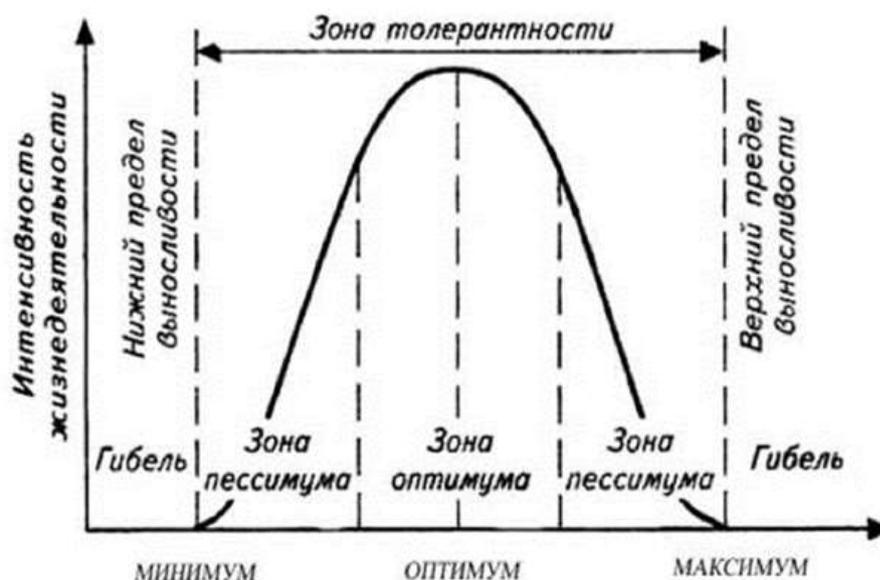


Рисунок 2 – Схема действия экологического фактора на растение.

Кардинальные точки:

a – минимум, *б* – оптимум, *в* – максимум

Диапазон действия экологического фактора (или область толерантности) ограничен точками минимума (рисунок 2 а) и максимума (рисунок 2 в), соответствующими крайним значениям данного фактора, при которых возможно существование растения. Точка на оси абсцисс, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности растений, означает оптимальную величину фактора – это точка оптимума (рисунок 2 б). В связи со сложностью точного определения оптимального значения фактора, чаще говорят о зоне оптимума или зоне комфорта. Точки оптимума, минимума и

максимума составляют три кардинальные точки, определяющие возможности реакции организма на данный фактор.

Крайние участки кривой, выражающие состояние угнетения при резком недостатке или избытке фактора, называют областями пессимума. Им соответствуют пессимальные значения фактора. Вблизи критических точек лежат сублетальные величины фактора, а за пределами зоны толерантности – летальные.

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

Количественные закономерности реакции организмов на действие экологического фактора различаются в соответствии с условиями их обитания. Это различие может выражаться в положении оптимума на шкале экологического фактора (рисунок 3 А).

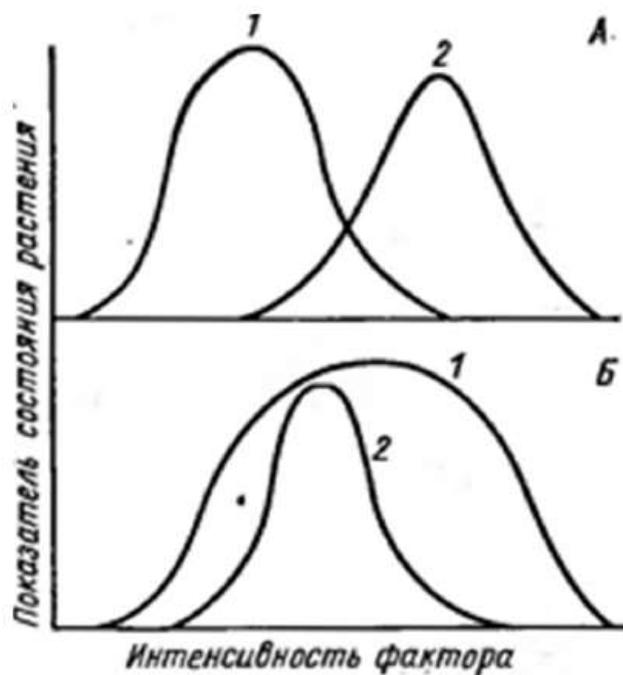


Рисунок 3 – Шкала экологического фактора

А – различное положение оптимума по отношению к экологическому фактору у двух разных видов (1, 2); Б – различная ширина экологической амплитуды: 1 – эврибионты; 2 – стенобионты

Например, у растений из холодных районов он сдвинут в область низких температур, а у видов из теплых или жарких местообитаний лежит в области

высоких температур. Различна может быть и ширина диапазона фактора (или зоны оптимума) (рисунок 3 Б). Так, есть растения, для которых оптимальна определенная величина освещенности, – например, некоторые крайне тенелюбивые лесные травы, или очень светлюбивые высокогорные травы и кустарники. Вместе с тем существуют виды, одинаково хорошо растущие и при полной освещенности, и при значительном затенении (ежа – *Dactylis glomerata*; земляника лесная – *Fragaria vesca*).

Первый случай свидетельствует об узкой экологической амплитуде растений (они являются стенобионтными, стенотопными), а второй – о широкой (растения эврибионтные, эвритопные). Естественно, что эврибионтные организмы способны при прочих равных условиях занимать более обширные пространства. Следует, однако, помнить, что вид может иметь узкую амплитуду по отношению к одному фактору и широкую – по отношению к другому (например, быть приуроченным к узкому диапазону температур и широкому диапазону солености).

Вопрос 3. Взаимодействие экологических факторов

Факторы среды действуют на растение одновременно и совместно. Причем влияние одного фактора в большой степени зависит от количественного выражения других. В связи с этим оптимальная зона и пределы выносливости (толерантности) организма по отношению к тому или иному фактору могут заметно смещаться. По К. А. Куркину, интегральное действие на организм совокупности экологических факторов осложнено явлениями монодоминантности, синергизма, антагонизма и провокационности их совместного действия. Монодоминантность возникает, если один из факторов, находясь либо в минимуме, либо в максимуме, оказывает столь сильное воздействие, что подавляет влияние всех остальных факторов. Синергизм – взаимоусиление действия двух и более факторов. При антагонизме же влияние факторов на биосистему взаимно «гасится». Вместе с тем провокационность характерна для сочетания стимулирующих воздействий с летальными (повреждающими). При этом усиливаются отрицательные эффекты. Например, значительное повышение температуры воздуха (до 10–12 °С), довольно часто отмечаемое на юге России в январе – феврале, способствует преждевременному выходу из состояния покоя растений косточковых культур и началу их активной жизнедеятельности.

В результате они подвержены сильному негативному влиянию возвратных морозов, проявляющемуся во второй половине зимы после оттепелей и приводящему к резкому снижению продуктивности садов. Показана возможность частичной взаимозаменяемости действия одного экологического фактора другим. В частности, одна и та же интенсивность фотосинтеза у растений может быть достигнута либо увеличением до определенного уровня освещенности, либо (при слабой освещенности) повышением в несколько раз концентрации CO₂.

В то же время ни один из необходимых растению экологических факторов не может быть полностью заменен другим: зеленое растение нельзя вырастить в полной темноте даже при очень хорошем почвенном питании или на дистиллированной воде при самом оптимальном тепловом режиме. Иными словами, существует частичная заменяемость основных экологических факторов и вместе с тем их полная незаменимость (в этом смысле иногда говорят также об их равнозначной важности для жизни растения). Если значение хотя бы одного из необходимых факторов выходит за пределы диапазона толерантности (ниже минимума или выше максимума), то существование организма становится невозможным.

Вопрос 4. Реакция растений на действие среды

Все организмы испытывают действие экологических факторов. На условия среды (особенно неблагоприятные) они реагируют изменением состояния, которое в конечном итоге обеспечивает выживание вида.

Существуют два основных способа преодоления неблагоприятных влияний: их избегание (avoidance) и приобретение выносливости (tolerance). Первый в большей степени используется животными, обладающими подвижностью. В то же время большинство растений лишено такой возможности. Правда, у высших растений, благодаря ростовым реакциям, отмечены случаи перемещения основных органов (например, вынос листовой к свету в верхние ярусы тропического леса у светолюбивых древесных лиан). Недоступен для растений и такой путь преодоления неблагоприятных условий среды, как выработка определенных форм поведения – устройство жилищ, защитные действия против нападения и т. д. Основная «стратегия жизни» у растений – выработка приспособительных изменений строения и процессов жизнедеятельности.

Приспособление организмов к среде называют адаптацией (от лат. adaptation – приспособлять). Способность к адаптации – одно из основных свойств живого, так как она обеспечивает саму возможность выживать и размножаться. Адаптации проявляются на разных уровнях – от биохимии клеток до строения и функционирования отдельных организмов, сообществ и экосистем.

Как отмечает Т. К. Горышина (1979), в областях с ясно выраженной климатической ритмикой у растений происходят приспособительные изменения – выработка определенной временной организации жизненных процессов или сезонной ритмики (чередование активных и покоящихся периодов; изменение сроков и продолжительности разных этапов годичного цикла развития). Показано, что большинство биологических видов приспособлены не к определенным значениям какого-то фактора, а к пределам его изменчивости в природе, а также к его временным изменениям (флуктуациям).

Приспособительные изменения, происходящие в процессе длительной эволюции в определенных условиях, приводят к тому, что растение достигает состояния адаптации. Согласно определению А. А. Парамонова, адаптация проявляется в динамическом соответствии морфофизиологической организации и приспособительных реакций животного или растения к типичным и ведущим условиям среды, в которых сложился организм. Адаптивная организация обеспечивает не только выживание индивидуума как такового, но и успешное его существование в течение жизненного цикла, а также уровень биологической продуктивности. Критерием эффективности адаптации на популяционном уровне может служить повышение коэффициента размножения и снижение коэффициента смертности. Таким

образом, адаптация направлена на преодоление неблагоприятных условий путем повышения «коэффициента полезного действия» процессов жизнедеятельности. Этим адаптивные изменения отличаются от изменений, являющихся прямым следствием воздействия среды (например, уменьшение размеров растений при голодании или повышении испарения воды листьями при большой сухости).

Термином «адаптация» иногда обозначают не только результат процесса приспособления, но и сам процесс. Однако в этом случае лучше говорить об адапциогенезе. Конечно, далеко не все черты организации и жизнедеятельности растения следует рассматривать как адаптивные, «нацеленные» на обеспечение существования в данной среде. Есть целый ряд конституционных, наследственных признаков, не связанных с влиянием среды (очертания лепестков, форма жилкования и т. п.). Вместе с тем следует иметь в виду, что разные растения неодинаково воспринимают одну и ту же среду, проявляя известную избирательность. Поэтому конечный результат ее влияния во многом определяется биологическими особенностями самого растения.

Вопрос 5. Влияние растений на среду.

Растение – не только объект многообразных влияний, но и само воздействует на окружающую среду. Причем существенные изменения в нее растение вносит даже при изолированном, одиночном произрастании. Так, одиночное дерево затеняет пространство под кроной и изменяет его микроклимат, иссушает корнеобитаемые горизонты почвы, изменяет химический состав почвы под кроной в связи с воздействием опада и корневыми выделениями, потребляет из воздуха углекислоту, выделяет кислород и другие газообразные продукты обмена и т. д. Тем более сильное влияние на среду оказывают растительные сообщества благодаря массе растений, сближенному произрастанию, сомкнутости. Внутри плодового насаждения создается особый микроклимат, резко отличающийся от условий открытого пространства по режимам освещенности, температуры, влажности, газовому составу приземного слоя воздуха и другими факторами среды.

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