

8.1 Зоогенные факторы

Наиболее прямая и осязаемая форма влияния животных на растения – потребление растительной массы в пищу. В начале трофической цепи находится зеленое растение – автотроф, создатель органического вещества. Зеленые растения представляют первый трофический уровень – первичных продуцентов органического вещества, за счет которых живут организмы второго трофического уровня – фитофаги (животные, микроорганизмы, а в некоторых случаях и растения).

Растительноядные животные обычно питаются определенными растениями: или одним видом (монофаги), или группой близких видов (олигофаги). Реже встречаются фито-

фаги многоядные (полифаги). Среди фитофагов есть крупные животные, потребляющие большие количества растительной массы. Например, взрослый лось летом съедает за сутки до 30–40 кг разнообразной растительной пищи, зимой – около 10 кг побегов и коры, ежедневно объедая около 300–400 деревьев и кустарников (Горышина, 1979).

Растительную пищу потребляют и другие крупные животные – олени, кабаны, зайцы и т. д. Они предпочитают молодые ветви деревьев и кустарников («веточный корм») как наиболее доступные и имеющие наибольшую кормовую ценность. Для растений эти повреждения означают потерю наиболее важных растущих частей, снижение прироста, изменение направления роста и ветвления.

Потребляют фитомассу и многие птицы. Очень часто они повреждают плоды на деревьях и кустарниках.

Мелкие животные – фитофаги, например мышевидные грызуны, съедают относительно небольшие количества фитомассы в расчете на особь, но благодаря многочисленности популяций их деятельность в целом весьма ощутима для садов. Мыши могут повреждать кору штамбов. При этом нарушается связь между корнями и кроной. Водяная крыса (водяная полевка) уничтожает главным образом корневую систему растений.

Весьма многочисленные, распространенные и разнообразные потребители растений – насекомые.

В нашей стране встречается более 1500 видов насекомых, повреждающих сельскохозяйственные растения, 700 из которых относятся к опасным вредителям плодовых, ягодных и других культивируемых растений (Корчагин, 1987).

Примечательно, что в южной зоне садоводства России на деревьях семечковых пород обнаружено 45 видов вредителей, вызывающих потери до 20 % урожая и сокращающих жизнь сада более чем на 5 лет. Для косточковых культур реальную угрозу представляют 11–15 видов вредителей (Смолякова, Холод, Жидовкин и др., 1999).

Древесные породы повреждаются различными специализированными группами насекомых: листогрызущими, древоядными, высасывающими сок и др.

Большое участие в потреблении растительной массы принимают и другие беспозвоночные фитофаги (клещи, нематоды, простейшие и т. д.).

К числу защитных реакций растений относится их способность к быстрому восстановлению потерь. Один из основных способов защиты растения от листогрызущих насекомых и других фитофагов – образование избыточной фитомассы. Еще одна защитная реакция – увеличение фотосинтетической активности листьев, оставшихся не съеденными, что позволяет растениям сохранить общую продуктивность фотосинтеза.

Более локальные способы ликвидации повреждений – образование защитных тканей (каллусов), выделение смол и камедей. Это одновременно и «перевязка» раны, и способ защиты от дальнейшего проникновения вредителей.

Защитным свойством может служить биохимическая непригодность тканей растений для фитофага. Некоторые вырабатываемые растением «вторичные» химические соединения, непосредственно не участвующие в его метаболизме, являются ядовитыми или отпугивающими (репеллентами).

Перечисленные признаки обеспечивают растениям относительную устойчивость к поеданию животными. Защитные свойства и реакции у растений свидетельствуют не об одностороннем влиянии животных, а о взаимодействии животных-фитофагов и растений как одной из форм биотических связей в экосистемах. Популяции растений обычно обладают достаточным запасом устойчивости к поеданию животными. В результате совместной эволюции животных-фитофагов и растений их отношения сбалансированы таким образом, что фитофаг не уничтожает полностью тот вид растения, который служит ему источником существования.

Правда, бывают случаи нарушения равновесия, когда массовая вспышка размножения фитофага приводит к гибели

популяции кормового растения и, как правило, к смене растительного сообщества.

В этой связи автор учебника «Экология растений» Т. К. Горышина (1979) задает правомерный вопрос: представляет ли поедание фитофагами неблагоприятный фактор в жизни растений и можно ли отождествлять его с «повреждениями» или с «вредными влияниями». Далее Т. К. Горышина (1979) отмечает, что эти термины вполне правомерны в экономическом аспекте, когда речь идет о хозяйственно ценных для человека растениях (например, древесных породах). Оправданы они также с аутоэкологической точки зрения (если рассматривать нарушение целостности особи растения или тем более ее гибель как выход за пределы оптимальных условий) и – отчасти – с популяционно-экологической (если иметь в виду неблагоприятные последствия снижения численности популяций). Однако на уровне экосистемы оценки «вредности» в значительной степени теряют смысл: каждый компонент экосистемы занимает свое место и выполняет свою работу, и животные-фитофаги – одно из естественных звеньев потока энергии и круговорота веществ. Поэтому потребление растений в пищу фитофагами, вряд ли следует рассматривать только как неблагоприятный фактор в жизни растений. Более того, явления, которые привычно оцениваются как нежелательные, на уровне экосистемы могут оказаться способствующими интенсификации общего биологического круговорота.

Большое влияние на растения оказывает роющая деятельность животных.

По данным Ч. Дарвина, для механического перемешивания почвы важны дождевые черви. Они проглатывают растительные остатки или втягивают в свои норы (ходы) и таким образом смешивают их с минеральными частицами почвы.

Ч. Дарвин подсчитал, что дождевые черви пропускают ежегодно через свой пищевой тракт около 25 т почвы на гектаре. Он писал, что еще задолго до того времени, когда земля стала подвергаться правильной вспашке, она непрерывно пе-

репахивалась дождевыми червями. Установлено, что некоторые виды дождевых червей пронизывают почву и подпочву на 8–10 м. И не будь этих ходов, корни не в состоянии были бы проникнуть на такую глубину.

В почве обитает огромное количество разнообразных землероев. По некоторым данным, на 1 га не удобренной почвы находилось 12,5 млн, а на удобренной – свыше 37 млн насекомых, нематод, паукообразных, земляных и других червей, моллюсков.

На Кубани количество ходов землероев в зависимости от почвенных условий колебалось на 1 га от 1 млн до 9,5 млн.

Несомненно, что продолжительная связь между деятельностью дождевых червей, почвенной среды и дерева в целом огромна. Благодаря повседневной работе дождевых червей улучшается водно-воздушный, тепловой и питательный режимы почвы, повышается ее плодородие, создаются благоприятные условия для жизнедеятельности плодового дерева и получения максимальных урожаев плодов (Колесников, 1979).

В этой связи необходимо всячески способствовать работе дождевых червей в плодовых насаждениях, тем более что требования к оптимальным условиям почвенного комплекса и агротехнике для плодового дерева и дождевых червей очень близки.

Широко известна роль животных в опылении растений. Опыление насекомыми – **энтомофилия** – способствовало выработке ряда тонких приспособлений у растений и насекомых, неоднократно описанных в специальной и популярной литературе. Упомянем здесь о таких интересных адаптациях энтомофильных цветков, как узоры, образующие «путевые нити» к нектарникам и тычинкам (нередко видимые лишь в ультрафиолетовых лучах, доступных для зрения насекомых); различие окраски цветков до и после опыления; синхронизация суточных ритмов раскрытия венчика и выделения нектара с ритмами активности опылителей; особенности строения венчика и тычинок, обеспечивающие безошибочное по-

падание пыльцы на тело насекомого, а с него — на рыльце другого цветка; и т. д.

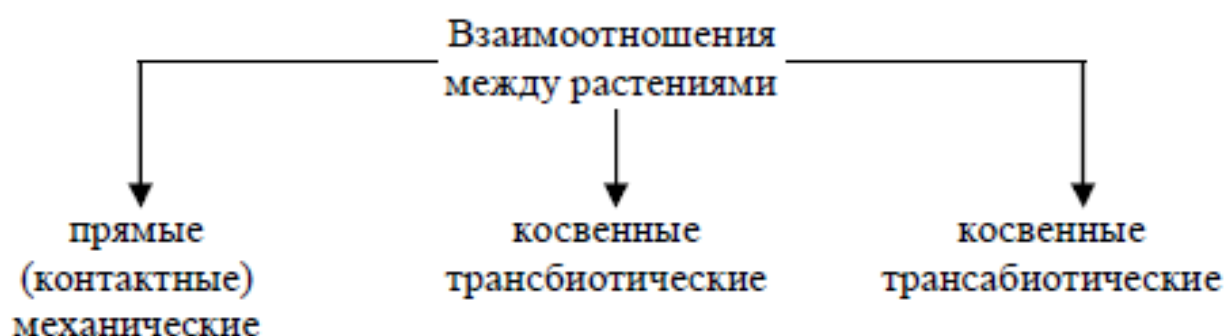
8.2 Фитогенные факторы

Входя в состав различных растительных сообществ, зачастую очень сложно организованных, растения испытывают многообразные влияния соседних растений и сами оказывают воздействие на сообитателей. Формы взаимовлияний весьма разнообразны и зависят от способа и степени контактов растений, проводников влияний и т. д. Из разных классификаций форм взаимоотношений в отечественной литературе наиболее употребительна классификация В. Н. Сукачева (дается в обобщенном виде)*.

Остановимся более подробно на некоторых из них, наиболее значимых для садовых экосистем.

Прямые, или контактные, взаимодействия между растениями. Механические взаимодействия возможны при совместном (и достаточно близком) произрастании. Одним из примеров может служить охлестывание крон деревьев гибкими ветвями соседних деревьев, которые раскачиваются при ветре и повреждают почки и молодые побеги.

Еще одна форма механических контактов – использование одним растением другого в качестве субстрата. Растения, существующие без связи с почвой и живущие на других растениях, главным образом на ветвях и стволах деревьев, называют эпифитами (а поселяющиеся на листьях получили специальное название эпифиллов). В отличие от паразитов они не вступают в прямой физиологический контакт с растением-субстратом, а самостоятельно существуют как автотрофные организмы. Считают, что около 10 % всех видов растений ведет эпифитный образ жизни. Во влажных и теплых областях (в том числе горных районах) распространены эпифитные мхи и лишайники.



М е х а н и ч е с к и е

(охлестывание ветвями, эпифитизм, давление и сцепление стволов и корней)

(через животных и микроорганизмы)

(средообразующие влияния, конкуренция, аллелопатия)

Ф и з и о л о г и ч е с к и е

(симбиоз, паразитизм и полупаразитизм, срастание корней)

Рисунок 14 – Основные формы взаимоотношений между растениями (по Сукачеву В. Н., Дылису Н. В. и др.)

Физиологические контакты между растениями включают симбиоз, паразитизм, сапрофитизм.

Один из примеров симбиоза – сожительство высших растений с бактериями (бактериотрофия). Симбиоз с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами широко распространен среди представителей семейств бобовых (93 % изученных видов). В корневых клубеньках некоторых древесных и кустарниковых пород живут симбионты-актиномицеты, также способные связывать атмосферный азот. Высшие растения потребляют азотистые вещества, создаваемые бактериями и актиномицетами, и снабжают их углеводами.

Часто встречается микоризообразование – симбиоз мицелия гриба с корнем высшего (в том числе плодового) растения. Такие растения называют микотрофными или микотрофами.

Польза, извлекаемая микотрофным растением из сожительства с грибом – это прежде всего увеличение поглощающей поверхности корня. У микотрофных растений корневая система слабо развита и потому без дополнительной поглощающей поверхности мицелия гриба-микоризообразователя им было бы трудно или невозможно обеспечить получение нужного количества воды и минеральных веществ.

Есть сведения, что грибы-симбионты способны разлагать некоторые сложные органические соединения, недоступные высшим растениям, а также выделять витамины и ростовые вещества, стимулирующие развитие корней.

Для гриба-микоризообразователя польза от сожительства с высшим растением состоит в том, что он извлекает из корня некоторые питательные вещества (в основном углеводы).

Паразитизм – наиболее яркий пример прямых физиологических взаимодействий между растениями – переход одного из партнеров на гетеротрофный способ питания и существование за счет организма-хозяина. Паразиты многочисленны среди грибов и бактерий. Растения паразитируют в основном на растениях.

У растений-эктопаразитов большая часть тела находится вне хозяина, а в него внедряются и вступают в контакт с живыми клетками лишь органы чужеядного питания – присоски (гаустории). У растений-эндопаразитов почти все тело помещается внутри тканей хозяина, наружу выходят лишь органы размножения.

В связи с паразитическим образом жизни у растений редуцируется ряд физиологических функций и соответствующих органов. Отсутствуют (или сильно редуцированы) корни. Потеря способности к фотосинтезу привела к отсутствию хлорофилла.

По мере усиления паразитических свойств сокращается ферментный аппарат, остаются лишь специализированные ферменты, позволяющие паразитировать на узком круге хозяев. Эта биохимическая специализация послужила основой

строгой избирательности многих паразитов по отношению к растениям-хозяевам.

Между растениями-паразитами (или полупаразитами) и растением-хозяином складывается сложная система отношений, которые включают со стороны первого ряд адаптаций, гарантирующих заражение, а со стороны второго – защитные реакции.

Для успешного заражения хозяина растению-паразиту важно обеспечить контакт с ним не только в пространстве, но и во времени: иными словами, активные фазы жизненного цикла паразита должны совпадать с такими же фазами хозяина. Важная адаптация паразитов – синхронизация их жизненных циклов с сезонным развитием растений-хозяев, позволяющая осуществить заражение хозяина в нужный момент.

Адаптация паразита к существованию на определенном хозяине включает также весьма тонкую биохимическую специализацию – выработку определенного набора ферментов, облегчающих проникновение в тело хозяина и использование поступающих от него веществ.

Защитные реакции растения-хозяина состоят прежде всего в выработке иммунитета – невосприимчивости к заражению паразитами. Известны устойчивые к паразитным грибам сорта яблони и других сельскохозяйственных культур. К защитным приспособлениям относятся также особенности покровных тканей, затрудняющие проникновение зачатков паразита (толстая кутикула, опушение и др.), выделение защитных веществ (фитоалексинов), особенности химического состава клеток и тканей. Так, отмечено, что к грибным паразитам устойчивы растения, содержащие много эфирных масел, сапонинов, алкалоидов, многие галофиты с повышенным содержанием солей.

Отношения между растением-паразитом и растением-хозяином на популяционном и видовом уровнях определенным образом уравновешены: очевидно, паразит не может размножаться до такой степени, чтобы привести к вымиранию

популяции хозяина и лишить себя «кормовой базы». Регулятором равновесия служит сравнительно медленное воздействие на хозяина некоторых паразитов (например, грибов, вызывающих мучнистую росу), а иногда даже наблюдается некоторая биохимическая стимуляция роста хозяина со стороны паразита.

Другую группу растений с гетеротрофным питанием составляют сапрофиты – виды, использующие в качестве источника углерода органические вещества отмерших организмов. Это важное звено в биологическом круговороте, осуществляющее разложение органических остатков и перевод сложных соединений в более простые, представлено в основном грибами, актиномицетами, бактериями.

Косвенные трансабиотические взаимоотношения растений

Эти взаимоотношения осуществляются через изменение растениями среды, воздействующей на сообитателей. Это наиболее универсальный и широко распространенный тип взаимоотношений растений при их совместном существовании.

Если какой-то вид или группа видов растений в результате своей жизнедеятельности сильно изменяет в количественном и качественном отношении основные экологические факторы, так что другим видам сообщества приходится жить в условиях, значительно отличающихся от зонального комплекса факторов физической среды, то говорят о средообразующей роли, средообразующем влиянии первого вида по отношению к остальным. Средообразующие влияния осуществляются разными путями. Один из них – взаимовлияния через изменение факторов микроклимата.

Недаром микроклимат, складывающийся внутри растительного сообщества под влиянием присутствия и жизнедеятельности растений, обозначают особым термином – фито-климат, или фитосреда. Существенное значение имеет изменение растениями и «почвенного климата» под растительным

покровом (например, защита поверхности слоев от резких колебаний температуры).

Взаимовлияние растений через почву сложны и многообразны. В результате жизнедеятельности растений изменяются физические и химические свойства почв. Иными словами, накапливаются средообразующие эдафические влияния, небезразличные для растений – сообитателей. В лесоводстве давно уже сложилось понятие о «почвоулучшающих» и «почвоухудшающих» древесных породах. К первым относятся большинство лиственных пород (из хвойных – лиственница), которые способствуют перекачке элементов минерального питания из глубоких горизонтов почвы в ее верхние слои, а также имеют быстроразлагающийся и минерализующийся опад; ко вторым – ель и сосна, способствующие накоплению слаборазлагающихся остатков с кислой реакцией («грубого» гумуса) и ухудшению водно-физических свойств почв.

Еще один существенный путь взаимного влияния растений – взаимодействие через химические выделения. Живые растения выделяют в окружающую среду (воздух, воду, почву) разнообразные вещества (рисунок 15) в процессе гуттации, секреции нектара, эфирных масел, смол и т. д.; при вымывании минеральных солей дождевыми водами; в ходе метаболизма. Наконец, растения выделяют летучие вещества при нарушении целостности тканей и органов (так называемые фитонциды) и вещества из отмирающих частей растения. Многие из выделяемых соединений не являются «отбросами», они необходимы растениям. Однако в связи с развитием большой поверхности тела растений их потеря, по-видимому, столь же неизбежна, как и транспирация.

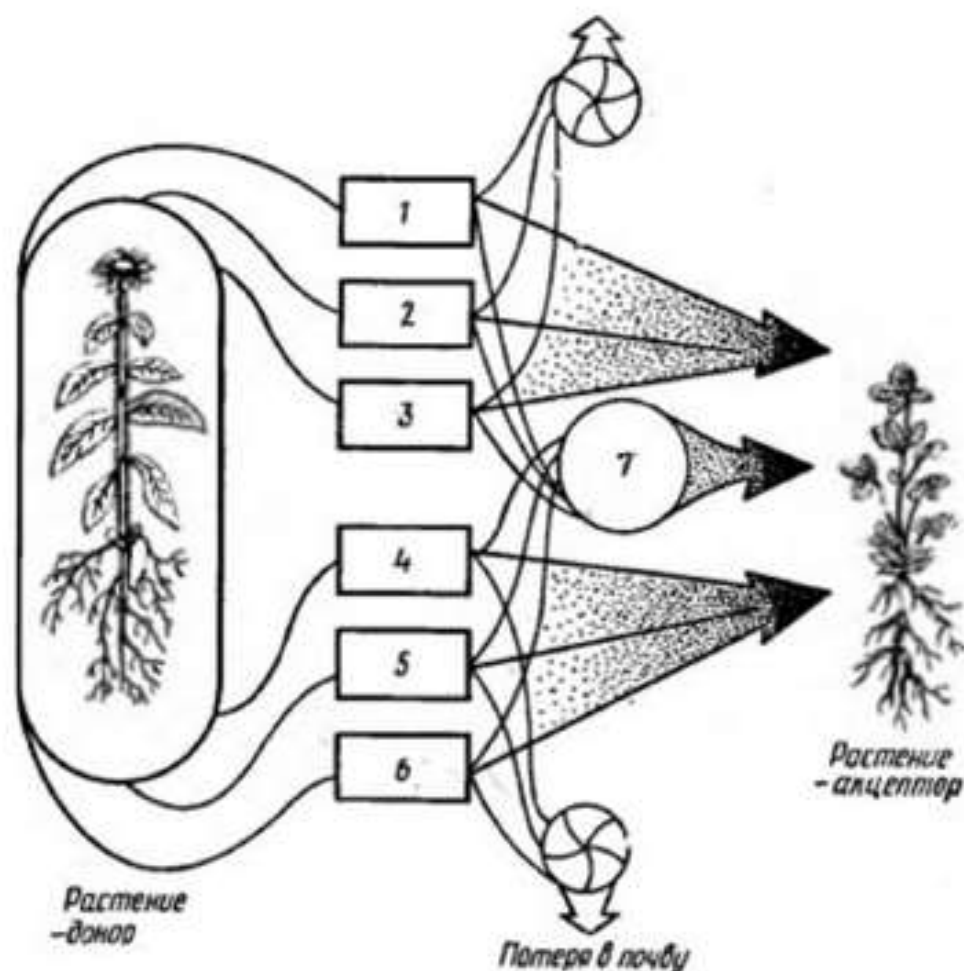


Рисунок 15 - Схема аллелопатических влияний одного растения на другое (по Гродзинскому А. М.):

1 – миазмины, 2 – фитонцидные вещества, 3 – фитогенные вещества, 4 – активные прижизненные выделения, 5 – пассивные прижизненные выделения, 6 – посмертные выделения, 7 – переработка гетеротрофными организмами

Химические выделения растений имеют значение для сообитателей и могут служить одним из способов взаимодействия между растениями в сообществе. Такие химические взаимовлияния получили название **аллелопатии**. Многочисленные доказательства возможности влияния одних растений на другие химическим путем получены в лабораторных и полевых опытах.

Так, в исследованиях, проведенных в Крыму и на Кубани (Колесников, 1979), отмечены разные варианты размораживания корней плодовых растений, обусловленные химическими особенностями корневых выделений:

– корни яблони в одних местах не входят, а в других входят в корни соседней яблони;

– корни яблони входят в корневую систему выкорчеванного в прошлом году дерева яблони, но уходят от корневых систем сеянцев яблони только что выкорчеванного питомника;

– корни сливы, черешни свободно входят в корневую систему яблони.

Показано также, что у двух соседних сеянцев персика четырехлетнего возраста корни резко расходятся, оставляя коридор шириной 80–120 см (рисунок 16).

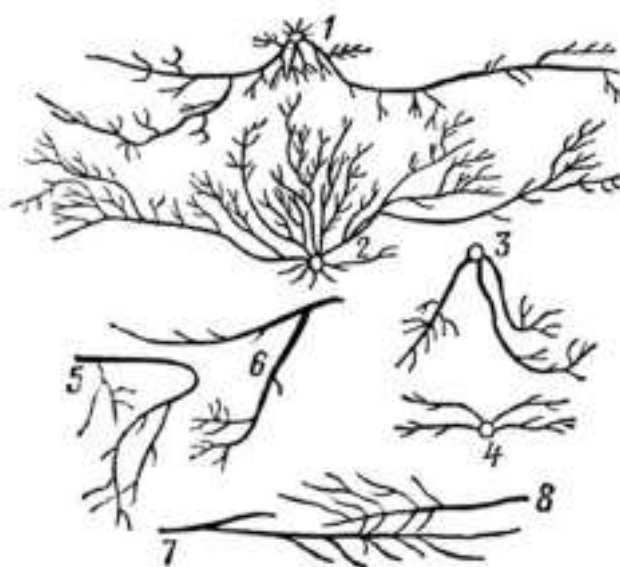


Рисунок 16 – Взаимовлияние корневых систем в саду
(Колесников, 1979):

1,2 – персик (корнесобственные растения); 3–7 – яблоня; 8 – черешня

По данным Т. Л. Исаевой (1968), корневые выделения абрикоса задерживают появление проростков абрикоса, но стимулируют рост проростков груши. Корневые выделения груши содержат нитраты, фосфаты, соли калия и органические кислоты. Вместе с тем, корневые выделения абрикоса содержат только нитраты и соли калия. В целом же корневые выделения плодовых пород играют большую роль в биохимических процессах, процессах роста и развития растений, и их влияние необходимо учитывать при создании устойчиво функционирующих садовых экосистем.

Изменение условий существования растений под влиянием сообитателей влечет за собой изменение внешнего облика растения (рисунок 17) и основных процессов его жизнедеятельности – интенсивности физиологических процессов, скорости роста и развития. Поэтому не будет преувеличением сказать, что косвенные трансабиотические отношения растений сводятся в конечном итоге к взаимодействию на уровне взаимного изменения физиологических процессов.

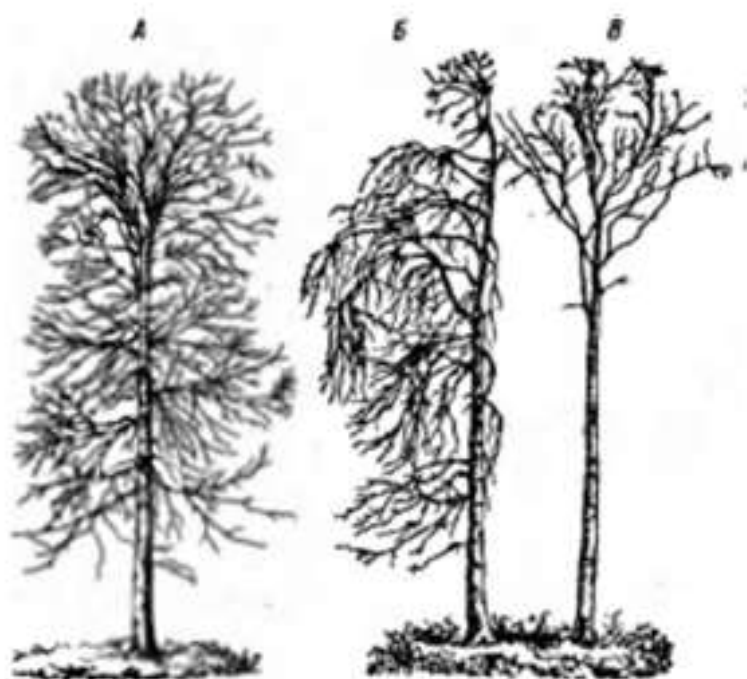


Рисунок 17 – Изменение формы кроны в зависимости от окружения.

А – бук, выросший на открытом месте; Б – на опушке;
В – в густом лесу (по Jankovic M. M., 1996)

Степень воздействия на среду (а следовательно и на жизнь сообитателей) у разных видов растений неодинакова в соответствии с особенностями их морфологии, биологии, сезонного развития и т. д. Растения, наиболее активно и глубоко преобразующие среду и определяющие условия существования для других сообитателей, называют *э д и ф и к а т о - р а м и*. Различают сильные и слабые эдификаторы (или виды с сильной и слабой эдификаторной ролью).

Наряду со средообразующими влияниями в качестве особой формы трансабиотических взаимоотношений растений

иногда выделяют конкуренцию. По определению Н. В. Дылиса, это те взаимные или односторонние отрицательные влияния, которые возникают на основе использования энергетических и пищевых ресурсов местообитания. Так, в густых сообществах (применительно к отрасли садоводства – в высокоплотных насаждениях) в результате сильного сближения надземных частей между растениями возникает конкуренция за свет. Сильное влияние на жизнь растений оказывает конкуренция за почвенную влагу, особенно выраженная в областях с недостаточным увлажнением, и конкуренция за питательные вещества почвы, более заметная на бедных почвах.

Косвенные трансбиотические взаимодействия между растениями

Эти взаимодействия осуществляются через посредство других организмов.

Существуют специфические формы трансбиотических отношений. Например, взаимовлияние высших растений через взаимодействие микробного населения их ризосфер. От продуктов жизнедеятельности корней высшего растения может отчасти зависеть подбор определенного состава окружающей корни микрофлоры; а изменение ее численности, состава и активности не остается безразличным для населения соседних ризосфер, в результате чего изменяются условия корневого питания для других растений (Горышина, 1979).

Данное заключение подтверждается следующими результатами исследований.

В хозяйстве «Михайловский перевал» (Черноморское побережье) был проведен опыт с плодоносящими деревьями яблони сорта Ренет Симиренко. Установлено, что при паросидеральной системе общее количество бактерий в 4–5 раз больше, чем в контроле (черный пар). Благоприятный режим для микрофлоры при паросидеральной системе обуславливает более высокие урожаи плодов (черный пар – 100 ц/га, паросидеральный – 124 ц/га) (Перов, Фисенко, 1969). Следова-

тельно, рост и плодоношение плодовых растений находятся в теснейшей взаимосвязи с жизнедеятельностью микроорганизмов ризосферы. Крайне важно дальнейшее изучение данного вопроса в плодководстве (Колесников, 1979).

Пространственное распределение организмов, связанных с растениями пищевыми и иными связями, подчинено определенным закономерностям. В биогеоценозе можно выделить определенные группировки – **консорции**, т. е. **сочетания разнородных организмов, тесно связанных в своей жизнедеятельности.**

Растение служит основой для формирования консорции, субстратом для питания и поселения ее членов (консортов), а для некоторых – партнером (например, в симбиозе). Консортивные связи специфичны для каждого вида растений. Иными словами, на растениях одного вида в сходных условиях складываются сходные консорции.

8.3 Влияние сообитателей на положение экологического оптимума

Отношение растений к экологическим факторам тесно зависит от влияния других сообитателей (в первую очередь от конкурентных отношений). Вид может успешно произрастать в широком диапазоне действия какого-либо фактора, но присутствие сильного конкурента вынуждает его ограничиваться более узкой зоной.

В связи с этим различают понятия об **экологическом оптимуме** вида (при отсутствии конкуренции) и о **фитоценоотическом** (или **биоценоотическом**) **оптимуме**, соответствующем реальной позиции вида в ценозе*. Для определения фитоценоотического оптимума чаще всего служат критерии популяционного и видового уровней: численность, продуктивность фитомассы, способность занять и удержать территорию.

Кроме положения оптимума различают пределы выносливости вида: **экологический ареал** (потенциальные пределы распространения вида, определяемые только его отношением к данному фактору) и реальный **фитоценотический ареал**.

У разных видов соотношение между экологическим и фитоценотическим ареалами и оптимумами может быть неодинаковым (рисунок 18).



Рисунок 18 – Основные типы соотношения оптимумов: экологического (область, ограниченная кривой) и фитоценотического (заштрихованная часть) у высших растений (по Кнарр R., 1954)

Как правило, экологический ареал шире фитоценотического, поскольку при совместном существовании растений в сообществе конкурентные взаимоотношения между ними ограничивают возможность массового произрастания видов во всем диапазоне их экологического ареала. Местообитания, еще доступные тому или иному виду по его экологическим возможностям, нередко оказываются занятыми более конкурентоспособными сообитателями, в результате чего происходит сужение ареала вида, а иногда также и сужение или сдвиг экологического оптимума (Горышина 1979).