**СРОП**

**Тема 1. Предмет экология растений**

Экология (от греч. oikos — дом, жилище, местообитание и logos — слово, учение) — наука об отношениях живых организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой. С середины XX в. в связи с многократным усилением воздействия человека на природу экология получила особое значение как научная основа охраны природы и рационального природопользования, а термин «экология» приобретает сейчас все более широкий смысл, выходя за рамки науки. Под влиянием средств массовой информации экология часто трактуется как сугубо прикладное знание о состоянии среды обитания человека. Хотя это и имеет важнейшее практическое значение и решение проблемы улучшения качества среды невозможно без экологических знаний, задачи экологии намного шире: объяснение строения и функционирования биосферы, роли живого в круговороте химических элементов и процессах превращения энергии; изучение закономерностей взаимосвязи разных биологических объектов между собой и со средой, распределения их в пространстве и изменения во времени. Особое место экология занимает в системе современных биологических знаний. Она стала очень важной областью науки, с которой связаны большие надежды человечества. Экология — одна из главных точек междисциплинарного синтеза в естественно-научном познании. И именно в экологическом аспекте традиционные биологические науки (ботаника, зоология и др.), исследующие природу в ее естественном состоянии, наиболее востребованы современным обществом.

В последнее десятилетие в соответствии с запросами времени в системе экологического образования появились новые специальности, факультеты и вузы экологического профиля. Они созданы на базе географических, инженерно-экономических, сельскохозяйственных, строительных, педагогических, юридических и других подразделений институтов и университетов для подготовки специалистов, компетентных в вопросах рационального природопользования. Экология растений описывает процессы взаимодействия растений и их совокупностей со средой, а также факторы, влияющие на эти процессы. На воздействия среды реагируют ботанические объекты разного уровня — от клеточного до ценотического. Поэтому экологическая ботаника рассматривает явления на уровне и клетки (цитоэкология), и организма (аутэкология), и разных совокупностей растений (синэкология). Она также обсуждает вопросы экологической физиологии растений, экологии видов, экологии популяций и сообществ растений. При этом в соответствии с традициями биологического экологического образования основным остается аутэкологический уровень (уровень особей), на котором рассмотрены эффекты действия факторов среды. Но в природе растения не встречаются поодиночке, поэтому в предлагаемой книге освещаются вопросы демэкологии и фитоценологии (экологии популяций и растительных сообществ).

**Тема 2. Экологические факторы и закономерности их действия**

Влияющие на организмы элементы окружающей среды называют экологическими факторами. Совокупность всех факторов, действующих на растения в данном месте, объединяют в понятие местообитание. Так как комплекс условий в конкретном месте сильно изменен живыми организмами, принято различать понятия «экотопа» и «биотопа». Экотоп — это первичный комплекс факторов физико-географической среды, а биотоп (от греч. bios — жизнь и topos — место) — среда, уже видоизмененная средообразующей деятельностью организмов (Б.М.Миркин и др., 1989).

Типы экологических факторов. Фитоиндикация

Классификации экологических факторов. В любое время среда действует на растение как единое целое, поэтому выделение отдельных ее факторов в значительной степени условно. Однако для удобства изучения экологические факторы выделяют и объединяют в группы.

Традиционно по типу воздействующего объекта экологические факторы принято делить на 2 группы: абиотические (факторы неорганической среды) и биотические (связанные с влиянием живых организмов). К абиотическим факторам относят климатические (свет, тепло, воду, воздух), эдафические (совокупность всех свойств почвы) и орографические (условия рельефа). Среди биотических факторов обычно выделяют фитогенные (влияние растений) и зоогенные (влияния животных). Многогранную деятельность человека, воздействующего как непосредственно на растения и их сообщества, так и на все параметры местообитания, рассматривают как антропогенные факторы. Возможны и другие основания для классификации экологических факторов. Г. Вальтер, обратив внимание на их взаимодействие, предложил делить факторы среды на первичные и комплексные (рис. 3.1). К первичным он отнес тепло, воду, свет, химизм и механические факторы, а к комплексным — климатические, орографические, эдафические и биотические факторы. Обе группы факторов тесно связаны. Например, тепловые условия местообитания зависят от климата региона и микроклимата фитоценоза, а также от рельефа и характера поверхности почвы. Одновременно взаимодействуют сами первичные и комплексные факторы. Так, тепло связано с обеспеченностью местообитания светом, водой, а также с гранулометрическим составом почв и отчасти их химизмом (например, богатые гумусом почвы темнее и лучше прогреваются), а такой комплексный фактор, как эдафи- ческий, определяется и климатом, и рельефом, и влиянием живых организмов и т. п.

Еще одна классификация делит экологические факторы по характеру их действия. В этом случае их разделяют на прямодействующие и косвенно действующие. Прямодействующие непосредственно влияют на обмен веществ и развитие организмов, а косвенно действующие влияют на них через изменение других факторов. Примером прямодействующих факторов могут быть тепло, вода, состав и движение воздуха, сенокошение, поедание животными, пожары, перенос семян и плодов и т.п. Пример фактора, действующего косвенно, — рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), который влияет на растения, перераспределяя тепло и воду на поверхности Земли. К косвенно действующим факторам относятся также географическая широта и удаленность от океана, материнская горная порода и гранулометрический состав почвы, влияние соседних растительных сообществ и т.д. Все эти факторы действуют и на растения, и на другие компоненты экосистемы, которые, в свою очередь, опосредованно влияют на ботанические объекты. Бывает и так, что один и тот же фактор в одних условиях действует косвенно, а в других прямо. Например, карбонатные породы действуют на кальцефобные растения (плохо переносящие этот химический элемент) прямо, а на многие другие виды косвенно (через изменение плодородия почв, теплового и водного режима). Косвенные факторы важны не менее прямодействующих, так как нередко именно через них растение может получить комплекс условий, обеспечивающий ему возможность жизни на данной территории.

В современной экологии принято выделять факторы-ресурсы и факторы-условия. Экологические ресурсы — факторы, которые организмами в процессе жизнедеятельности потребляются и расходуются (А.М.Гродзинский и др., 1991). В сообществах фонд экологических ресурсов делится между сообитающими видами. За ресурсы между растениями происходит конкуренция. К экологическим ресурсам Т. А. Работнов (1998) отнес свет, воду, элементы минерального питания, диоксид углерода вокруг фотосинтезирующих органов, кислород в почвенном воздухе и воде. Для организмов другие организмы (живые и мертвые) имеют значение как пищевые ресурсы. Ресурсом является и физическое пространство, так как все другие ресурсы занимают какую-то территорию (так, для питания растению нужны определенная освещаемая площадь и некоторый объем почвы). При высокой плотности популяции нехватка пространства (как вместилища ресурсов) влияет на отношения между особями и их состояние (повышает смертность, вызывает изменения внешнего вида и физиологии). Иногда дефицит пространства возникает вне связи с ресурсами питания (например, выталкивают друг друга растущие луковицы). А вот тепло, влажность воздуха, кислотность среды, соленость и скорость течения воды, содержание неиспользуемых в питании загрязняющих веществ ресурсами не являются. Это экологические условия, которые не расходуются организмами, и те не могут сделать их более или менее доступными для других. Хотя конкуренции за факторы-условия не происходит, они существенно влияют на способность растений конкурировать за ресурсы.

Фитоиндикация. Оценка свойств местообитаний (среды) по растениям называется фитоиндикацией. Для получения информации о действующих в данном месте экологических факторах могут использоваться виды растений, их внутривидовые подразделения и тераты (формы с аномальными особенностями), а также растительные сообщества — наиболее надежные и хорошо заметные показатели. Возможна фитоиндикация и по состоянию отдельных растений. Благодаря быстроте ответной реакции на клеточном, тканевом и органном уровне этот вариант индикации удобен при оценке деталей антропогенного воздействия.

Индикационная связь может быть прямой и косвенной (через промежуточное звено). Прямые индикаторы надежнее косвенных, но они более редки. В аридных районах примером прямых индикаторов подземных вод могут служить сообщества с господством растений, постоянно связанных корнями с грунтовыми водами, например чий (Achnatherum splendens), виды верблюжьей колючки (Alhagi). А в песчаных пустынях Средней Азии заросли аристиды (Aristida pennata) служат косвенным индикатором скоплений верховодки, так как это растение является пионером-псам- мофитом, указывающим на слабую закрепленность песка, кото

рая обусловливает хорошую аэрацию и проникновение осадков, благоприятствующих образованию верховодки.

По степени географической устойчивости индикационных связей индикаторы могут быть разделены на панареальные, региональные и ло-кальные. Связь первых с индицируемым параметром сходна на всем ареале. Так, тростник (Phragmites australis) является панареальным индикатором повышенной влажности субстрата в пределах развития своей корневой системы (его корни и корневища могут располагаться и на поверхности донных отложений озера, и на глубине более Юму зеркала грунтовых вод в аридных местообитаниях). Панареальные индикаторы немногочисленны и обычно относятся к прямым. Значительно более распространены региональные индикаторы, имеющие индикационное значение в определенной физико-географической области, и локальные, сохраняющие индикационное постоянство лишь в определенном физико- географическом районе. Локальные и региональные индикаторы обычно считаются косвенными.

Параметры среды, определяемые с помощью ботанических по-казателей, очень разнообразны. Ими могут быть различные типы природных объектов (почва, горные породы, подземные воды и т.п.) и их отдельные свойства (гранулометрический состав, засоленность, трещиноватость и др.), процессы в среде (эрозионные, карстовые, тектонические, заболачивание и т.п.) и ее отдельные свойства (например, климат). Индицировать по растениям можно и антропогенные изменения, происходящие при мелиорации, воздействии промышленных предприятий, строительстве, добыче полезных ископаемых и т. п.

**Тема 3. Свет как экологический фактор**

Подавляющее большинство растений — фотоавтотрофы. Благодаря энергии Солнца они создают первичное органическое вещество — основу жизнеобеспечения почти всех обитателей Земли. Перехватывая солнечные лучи, растения используют для фотосинтеза лишь малую их часть. Свет действует на растение и как источник энергии для фотохимических реакций, и как регулирующий развитие раздражитель, а также может оказывать повреждающее действие. Кроме участия в питании, формообразовании и развитии растений он определяет ряд особенностей их географического распространения и топографического размещения. В процессе эволюции растения приобрели способность по-разному адаптировать свой обмен, строение и развитие к тому количеству и качеству света, которое преобладает в месте их произрастания.

Количественные характеристики принимаемого растением света

Общее поступление солнечной энергии к земной поверхности.

Энергия солнечного излучения постоянным потоком поступает на планету благодаря термоядерным реакциям, протекающим в недрах Солнца. Мощность излучения Солнца — 3,8 • 1020 МВт. Пройдя 150 млн км, одна двухмиллиардная часть этой энергии попадает на Землю, и именно благодаря ей на нашей планете происходит круговорот воды (на испарение ее тратится треть поступившей энергии), дуют ветры, развивается жизнь. Вся энергия, скрытая в горючих ископаемых, таких, как нефть, уголь, торф, природный газ, — изначально это тоже энергия Солнца.

Полный поток солнечного излучения, приходящийся на единицу земной поверхности, изменяется от 1,31 до 1,4 кВт/м2 в зависимости от расстояния до Солнца. Стандартное его значение (для среднего расстояния между центрами Солнца и Земли) называется солнечной постоянной и равно 1,353 кВт/м2 (или 1,94 кал на 1 см2 в 1 мин, или 4 871 кДж на 1 м2 в 1 ч). Солнечная постоянная определяется количеством лучистой энергии, поступающей в 1 мин на 1 см2 площади, перпендикулярной к солнечным лучам и находящейся над верхней границей атмосферы при среднем расстоянии Земли от Солнца (1,495\* 108 км) (Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения, 1989). При некоторой ритмичности в геологическом масштабе времени эта величина обладает удивительным постоянством. Солнечная постоянная, зависящая преимущественно от массы Солнца и радиуса орбиты планеты, создает космическую основу поддержания на Земле благоприятного для жизни климата.

Солнечная постоянная измерена за пределами атмосферы, а до земной поверхности доходит обычно не более 61 % этой энергии, но и это при ясной погоде. Обычно же из потока общей солнечной радиации около 34 % отражается обратно (25 % облаками и 9 % рассеянными молекулами газов, каплями паров, кристаллами льда, частицами пыли). Еще 19 % ее поглощается (10 % облаками и 9 % аэрозолями). Таким образом, в среднем лишь около 47 % поступившей к Земле солнечной энергии может быть доступно обитателям биосферы. Эта радиация лишь наполовину состоит из прямых солнечных лучей, беспрепятственно пронизавших толщу атмосферы. Остальная часть — это рассеянный свет, подвергшийся рассеянию облаками и частицами воздуха. Рассеянная радиация характеризуется особым спектральным составом, а количество ее варьирует в зависимости от высоты стояния солнца и облачного слоя, и даже в ясные дни она составляет 10— 30 % от полной солнечной радиации. Дошедшая до земной поверхности совокупность прямой и рассеянной солнечной радиации называется суммарной радиацией, и в средних широтах на уровне моря горизонтальная поверхность получает ее в полдень до 900 Вт/м2

Изменчивость получаемой радиации. В разных точках планеты обеспеченность солнечной радиацией сильно зависит от географической широты, высоты над уровнем моря, рельефа, облачности. Поэтому на Земле наблюдаются большие региональные и локальные различия радиационного довольствия.

Тропические области высоких давлений, приходящиеся на пустыни Африки и Австралии, получают очень много света. Эти малооблачные сухие пространства принимают в среднем не 47 %, а 70 % радиации, поступившей на верхнюю поверхность атмосферы. Экологически важно, что в аридных условиях из-за малого количества водяных паров интенсивность света гораздо выше. Это позволяет пустынным растениям, резко сократив испаряющую поверхность, все же нормально ассимилировать. Однако для нужд фотосинтеза свет в аридных пустынях избыточен — он не может быть полностью утилизирован растениями из-за высоких температур и недостатка воды.

Суммарная интенсивность радиации велика также в высокогорьях, так как там потери энергии уменьшаются при прохождении ее через более тонкий и чистый слой атмосферы. Так, для перпендикулярной к лучам поверхности при подъеме со 100 до 4000 м над уровнем моря инсоляция увеличивается в 2 раза. Большую роль играет также экспозиция склона. Усиление инсоляции в высокогорье имеет немаловажное значение для альпийских растений.

Напротив, в гумидных областях, где постоянна облачность и водяные пары экранизируют свет, значительно снижается и освещенность. Это происходит во влажных тропических районах, поясах туманов в горах, областях сырого океанического климата. Все они в среднем получают меньше солнечной радиации.

Немалое значение в обеспечении светом местообитаний имеет рельеф (угол наклона поверхности и экспозиция склонов). Изменение угла падения солнечных лучей влияет на интенсивность радиации: чем ближе угол падения лучей к прямому, тем больше света получает участок . Параллельно нарастает и температурное различие. Поэтому локальные топографические вариации силы света могут иметь существенное экологическое значение. Это относится к большому разнообразию растительности в горах, но особенно актуально для приполярных территорий: ввысоких широтах именно различия в интенсивности освещения южных и северных склонов во многом объясняют разницу в их растительности. И в средних широтах растения, растущие совсем недалеко, но на разных элементах рельефа, могут оказаться в условиях освещенности, различие которых сравнимо с зональными. Так, южный склон крутизной 20° на широте Санкт-Петербурга (60° с.ш.) в летний день получает больше солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность на широте Харькова (50° с.ш.). Это находит ботаническое отражение в правиле предварения В. В.Алехина, по которому при движении от зоны к зоне характерные для них растения и сообщества предваряются на соответствующих склонах предыдущих зон (в соответствии с меньшей или большей инсоляцией склонов разной экспозиции). В некоторых случаях в рельефе могут создаваться особые местообитания, когда растения попадают в условия особенно сильного затенения (пещеры, расщелины скал, нависающие глыбы).

Существенно влияет на количество получаемого растениями света запыленность атмосферы, вызванная ее загрязнением. Это наблюдается при естественных катастрофических явлениях (вулканизм, пыльные бури), которые на некоторых территориях бывают более часты. А широко об-суждавшаяся модель «ядерной зимы», предложенная группой академика Н. Н. Моисеева, прогнозирует, что результатом ядерной войны может быть сильное запыление атмосферы и глобальное похолодание из-за поднятия в воздух огромных масс твердых частиц. Аналогичный эффект дает падение крупных небесных тел. Так, расчеты показывают, что падение 10-километрового астероида обеспечивает естественную «ядерную зиму», когда под непроницаемым покровом пыли и пепла даже на экваторе температура полгода может держаться ниже 0 °. Возможно, в прошлом падение крупных небесных тел могло вызывать длительное запыление атмосферы с соответствующим падением температуры и эволюционными последствиями. Например, рядом ученых предполагалась именно такая причина, спровоцировавшая на границе мела и палеогена вымирание крупных рептилий. В наше время зафиксировано уменьшение солнечной радиации, проходящей через запыленную атмосферу крупных индустриальных центров.

Растения открытых мест получают дополнительный свет, отраженный от поверхности почвы, воды, снега, других организмов. Эта величина, называемая нижним светом, сильно зависит от свойств отражающих поверхностей. Отношение отраженной радиации к падающей называется альбедо. Оно зависит от цвета субстрата, его структуры, влажности и выравненное™ поверхности. У почв, покрытых растительностью, оно зависит также от особенностей растений, цвета листьев и стеблей. Альбедо сильно различается у разных субстратов. Так, свежевыпавший снег отражает около 80% падающей энергии, песчаные дюны — до 60% света,поэтому лист над сухим песком может получить энергии на 20 % больше. Выходы мела отражают до 70 % падающего света, а влажный чернозем — всего 8%. Альбедо орошаемых участков на 5 —11 % ниже, чем альбедо сухих. Доля отраженного света существенна в околоводных местообитаниях, особенно при низком стоянии солнца (утром и вечером). Так, при высоте солнца над горизонтом 2 ° альбедо воды составляет около 78 %. Очень интенсивен нижний свет на южных склонах берегов: в солнечный день он может составлять до 85 % от прямого.

Растения как приёмники солнечной радиации. Фоторецепторы — светочувствительные и световоспринимающие образования, способные генерировать физиологический сигнал в ответ на поглощение кванта света. Светочувствительным элементом фоторецептора служит мембрана, содержащая пигменты. У растений фоторецепторами являются пластиды. У высших растений эффективно организованы расположение и работа световоспринимающих органов — листьев.

Лист как оптическая система отличается сложной структурой. На уровне тканей ее элементами являются различные слои и системы клеток, межклетники с разными оптическими свойствами; на уровне клетки — хлоропласты, другие органеллы и вещества, способные к перемещениям. На уровне хлоропласта — система тилакоидов, гран, пигментов. Это структурное разнообразие и обилие межфазных границ создает большие возможности для внут- рилистового рассеяния и отражения света. Поэтому лист поглощает значительно больше энергии, чем слой раствора хлорофилла соответствующей концентрации. Кроме того, структурированностьлиста позволяет реагировать на различия освещенности путем перестройки на разных уровнях организации.

Кроме собственно оптических свойств листа на количество получаемого света влияет его положение в пространстве. Большое значение имеет угол наклона листовой пластинки. При той же плотности светового потока горизонтально расположенный лист поглощает квантов больше, чем лист наклоненный. Существенно отличается и радиационный режим растений с горизонтально и вертикально расположенными листьями. Например, у розеточных листьев поступление прямой радиации в первую половину дня нарастает, а у прижатых к прямостоячему стеблю или опущенных вдоль него — падает. К горизонтально ориентированным листьям рассеянного света поступает больше и нарастание этого поступления идет быстрее. У эффективно использующих свет сельскохозяйственных растений верхние листья обычно наклонены, а нижние находятся в горизонтальном положении, что обеспечивает максимальное поглощение света всем посевом.

Поскольку растения получают свет от одного главного источника, важно положение световоспринимающих поверхностей по отношению к нему. Наилучшим вариантом были бы листья, поворачивающиеся вслед за солнцем. Так у подсолнечника (Helian- thus annuus) вместе с соцветием поворачиваются листочки обертки. Но это встречается редко. Обычно ориентация листьев на растении диффузна и наибольшее количество света получают то одни из них, то другие. Поэтому растение сравнивают с неподвижной локаторной системой, у которой часть приемников всегда оптимально ориентирована. Но в некоторых случаях листовые пластинки расположены строго направленно. Это бывает, во-первых, при одностороннем освещении в условиях общего дефицита света (листья лесных трав близ опушки или окна в древесном пологе повернуты в сторону просвета). Во-вторых, это характеризует растущие на открытых местах компасные растения (например, латук — Lactuca располагает листья в вертикальной плоскости, ориентируя их узкой стороной на юг).

Для обеспечения фотосинтеза все листья должны быть достаточно освещены. Это хорошо достигалось бы при расположении в один слой, когда они не затеняли бы друг друга, как побеги ряски (Lemna) на воде. Но такая фотосинтезирующая система использовала бы не весь падающий свет, поэтому количество и площадь световоспринимающих элементов увеличиваются: растет число листьев на растении, появляется ярусность фитоценоза. Однако при этом большая часть листьев оказывается затенена. Частично это компенсируется особым расположением листовых пластинок в кроне. Так, у вяза (Ulmus) верхние листья часто располагаются почти вертикально, лежащие глубже — наклонно, а нижние, получаюшие в основном рассеянный свет, — горизонтально. Большое значение имеют форма и густота кроны. Подобные закономерности организации световоспринимающих поверхностей есть и в растительных сообществах.

Световое довольствие. Характеристикой условий освещения служит относительное световое довольствие. Оно показывает, какую часть полного солнечного света получает растение в данном местообитании, и выражается дробью или процентами от полной освещенности. В 1907 г. А. Визнер предложил измерять световое довольствие скоростью почернения фотобумаги (в дроби числитель 1, а знаменатель показывает число секунд, необходимых для почернения фотобумаги). Сейчас освещенность измеряют люксметрами.

Растения различаются по кардинальным точкам светового до-вольствия. Так, большинство лесных видов избегает полного освещения и характеризуется разным переносимым максимальным световым довольствием (Lmax). Виды сильно отличаются и по минимальному световому довольствию (Lmin) — наименьшей относительной освещенности, при которой у них еще выражен положительный баланс веществ. Минимальное световое довольствие определяет минимальную для данного вида потребность в свете. От нее зависит, например, густота крон: чем меньше эта величина, тем больше сомкнутость крон. Недостаток света препятствует закладке новых и существованию уже сформированных листьев, поэтому у светолюбивых видов (березы — Betula, лиственницы — Larix, сосны — Pinus sylvestris) с минимальным световым довольствием 10 —20 % кроны ажурны, а у теневыносливых деревьев (пихты — Abies, ели — Picea, бука — Fagus) с минимальным световым довольствием 1 — 3 % — плотные. Чем хуже общие условия существования, тем больше света необходимо растению, поэтому минимальное световое довольствие повышается при низких температурах, на бедных почвах и т. п. Например, для орешника (Corylus avellana) на бедных почвах Lmin = 5,3 —4,3 %, а на богатых — 2%. Леса на бедных почвах обычно имеют меньшую сомкнутость крон (требуется больше света).

**Тема 4. Биотические взаимодействия в растительном сообществе**

Совокупность влияний одних организмов на другие относится к биотическим экологическим факторам. Они важная составляющая природной среды, существенно влияющая на жизнедеятельность растений и функционирование растительных сообществ.

Типы отношений растений с другими организмами

Прямые и косвенные отношения растений с другими организмами. Прямые (контактные) отношения между организмами происходят при непосредственном контакте. Их подразделяют на механические и физиологические. Примеры механического влияния на растения — поселение на них других организмов и охлестывание кронами. Прямые физиологические отношения растений очень разнообразны. Условно среди них выделяют связи, дающие организмам обоюдную пользу и приносящие пользу одностороннюю. Примеры первых — связи растений с симбиотическими азотфиксирующими прокариотами и микоризными грибами. Примеры прямых физиологических отношений, приносящих одностороннюю пользу, — паразитизм и хищничество.

Прямым взаимоотношениям противопоставлены косвенные, осуществляемые через посредство других объектов. Косвенные отношения подразделяют на трансабиотические и трансбиотические. Первые заключаются во влиянии одних организмов на другие через изменение абиотической среды. Такой тип взаимоотношений широко распространен в природе: влияние на растения часто осуществляется путем изменения организмами свойств почвы, воды, воздуха, условий освещения. К трансабиотическим отношениям можно отнести и конкуренцию, которая возникает при совместном использовании ресурсов. Косвенные трансбиотические взаимодействия происходят при посредстве других организмов. Такая форма взаимоотношений наблюдается, например, на лугах при предпочтении скотом некоторых видов, когда неповрежденные растения разрастаются и угнетают соседей. Другойпример: желтоцветковая ястребинка (Hieracium piloselloides) опыляется лучше, когда растет рядом с ярко-оранжевой Н. auranticum. Или некоторые виды отрицательно влияют на другие, являясь промежуточными хозяевами их паразитов. Например, в средневековой Европе обсаживание межей барбарисом (Berberis) неблагоприятно сказывалось на урожае, так как на этом кустарнике развивается одна из стадий ржавчинных грибов, поражающих хлебные посевы.

Классификация отношений растений с другими организмами по действию на жизнеспособность партнера. Классификация взаимо-отношений организмов по действию на жизнеспособность партнера («биологическому эффекту») делит их на шесть типов: мутуализм (взаимополезные отношения), антагонизм (полезновредные отношения), комменсализм (полезно-нейтральные отношения), конкуренция (взаимовредные отношения), аменсализм (вредно-нейтральные отношения) и нейтрализм (безразличные отношения)

Если мутуалистические отношения не обязательны для суще-ствования видов, такой тип взаимоотношений называют прото-кооперацией. Пример — распространение муравьями семян лесных растений. А если присутствие партнера становится обязательным условием жизни, то такие связи видов в этой классификации традиционно называют симбиозом. Однако использование этого термина в данном случае неудачно, так как буквально «симбиоз» (от греч. simbiosis — совместная жизнь) означает сожительство, без указания на вред или пользу (см. разд. 11.2). Обычно приводимые примеры симбиоза — микориза (взаимоотношения гриба с высшим растением) и лишайник (сожительство гриба и водоросли). Однако при тщательном рассмотрении здесь часто наблюдается тонко подогнанная взаимоэксплуатация.

Форма взаимоотношений, при которых один вид получает пре-имущество, не принося другому ни вреда, ни пользы, широко распространена в природе. Например, крупные млекопитающие служат разносчиками плодов и семян с крючочками, не получая от этого сами ни существенного вреда, ни пользы. Комменсализм — это одностороннее использование одного вида другим без нанесения ему ущерба. Связи комменсалов могут быть условно разделены на несколько вариантов. С участием растений может происходить сотрапезничество — потребление разных частей одного ресурса. Пример — отношения между почвенными бактериями-сап- ротрофами, перерабатывающими органику гниющих остатков, и высшими растениями, потребляющими образовавшиеся при пере- гнивании минеральные соли. Другой вариант комменсализма — квартирантство (использование других видов в качестве жилища) — широко распространен: большая группа эпифитов живет на других растениях.

Антагонистические отношения хищник—жертва и паразит— хозяин — это, по существу, все варианты пищевых связей, основные отношения в экосистемах, так как любой гетеротрофный организм может существовать лишь за счет других организмов. Хищниками обычно называют организмы, питающиеся другими, которых они ловят и умерщвляют. Такое охотничье поведение характерно для насекомоядных растений. Паразитизм — это ослабленный вариант хищничества, когда организм, испытывающий вредное влияние (хозяин), обычно не погибает сразу, а некоторое время используется паразитом. Довольно часто под влиянием паразита у хозяина проявляется токсикоз. При паразитизме живой организм хозяина обычно служит для паразита не только источником пищи, но и местом постоянного или временного обитания, прикрепления. Поэтому паразиты обычно меньше хозяина и часто узкоспециализированы. Однако в природе существует много форм отношений организмов, не укладывающихся в жесткую схему. Например, предлагает относить к паразитизму питание растительноядных животных.

Конкуренция возникает, когда необходимого ресурса не хватает для всех особей сообщества. В результате каждое растение, используя дефицитный ресурс, снижает обеспечение им других. Конкуренция чрезвычайно широко распространена в природе, если виды со сходными потребностями обитают совместно. Она отрицательно сказывается на росте и выживании обоих конкурентов и может привести к вытеснению менее приспособленного (конкурентное исключение).

При аменсализме один вид испытывает угнетение, в то время как другой не получает ни вреда, ни пользы (например, взаимодействие светолюбивых трав и затеняющего их дерева). О нейтрализме же говорят в том случае, если виды непосредственно не влияют друг на друга и, уживаясь в одном сообществе, связаны только через цепь других видов (например, птицы и напочвенные грибы). Однако в природе истинный нейтрализм или очень редок, или его нет, поскольку между всеми видами возможны опосредованные взаимодействия, незафиксированные и неизученные. То же относится и к другим проявлениям «нейтральности». Так, деревья сильно затеняют травы, но и испытывают их влияние, вступая в корневую конкуренцию.

Другой вариант классификации взаимоотношений организмов по результату взаимодействия делит эти связи на антибиоз, нейтрализм и симбиоз. Антибиоз — крайнее выражение конкуренции, при которой один вид полностью препятствует поселению другого в пределах своей зоны влияния. Он чаще связан с химическим воздействием и наиболее свойствен грибам и прокариотам. Обычный пример его — сильное подавление водных растений выделениями цианобактериального планктона. Нейтрализм — тип отношений, при котором у парт-неров исключены значимые прямые взаимодействия и они не оказывают друг на друга заметного воздействия (например, виды несмежных трофических уровней). А симбиозом в этой классификации считается система отношений, при которой формируются тесные функциональные взаимо-действия. Если они выгодны обоим видам, — это мутуализм, а если только одному, — комменсализм (переходный вариант к нейтрализму).