

Экологические группы высших растений по отношению к влажности

• Растущие в воде

Корневая система у большинства гидатофитов развита слабо, причем корни не имеют корневых волосков. У некоторых гидатофитов корней нет вовсе, и поглощает вещества вся поверхность тела. Так как вегетативные органы гидатофитов не контактируют с воздушной средой, устьиц у них нет. Растения поглощают CO_2 в виде растворенного в воде аниона HCO_3^- . Хотя общее содержание углекислоты в воде может значительно превышать фоновую концентрацию CO_2 в воздухе, она менее доступна растениям. Это обусловлено тем, что скорость диффузии гидрокарбонатного аниона в 10^4 раз ниже, чем CO_2 — в воздухе, а также образованием на поверхности растения известковой корочки

вследствие превращения растворимого гидрокарбоната кальция в нерастворимый карбонат при поглощении из воды HCO_3^- . Вероятно, поэтому ряд гидатофитов поглощает практически всю необходимую для фотосинтеза углекислоту корнями. Кроме того, вода сильно снижает освещенность. Поэтому обитание в толще воды затрудняет использование ресурсов, необходимых для фотосинтеза. В связи с этим для гидатофитов характерна хлорофиллоносная эпидерма и малый удельный объем хлорофиллоносных тканей, который достигается тремя способами: 1) очень тонкими пластинчатыми листьями, 2) нитевидно рассеченными листьями или 3) толстыми листовыми пластинками, основной объем которых занимают воздухоносные полости.

Мощно развитая у гидатофитов аэренхима (см. рис. 223) служит резервуаром, в котором ночью накапливается выделяемый при дыхании тканей CO_2 , реутилизуемый днем в фотосинтезе. Кроме того, аэренхима быстро транспортирует к ассимилирующим клеткам побега поглощенный корнями CO_2 в газообразной форме. По аэренхиме же выделяемый в фотосинтезе O_2 поступает к корням и корневищам, компенсируя его недостаточное поступление извне вследствие его низкой растворимости в воде и низкого содержания в среде. Аэренхима придает телу растения хорошую плавучесть, благодаря чему оно располагается в пространстве, опираясь на воду. Таким образом, аэренхима у гидатофитов очень своеобразно выполняет функцию специализированной механической ткани.

В связи с отсутствием транспирации продольный транспорт воды по телу гидатофитов минимален, и ксилема развита очень слабо. Передвижение воды по ней сопряжено с рекрецией воды через эпидерму или гидатоды

• Плавающие на воде

Аэрогидатофиты имеют листовые пластинки, плавающие по поверхности воды. Их адаксиальная сторона обращена в воздушную среду. В эту группу входят как укореняющиеся на дне растения, так и свободноплавающие у поверхности воды. Репродуктивные органы у большинства видов этой группы располагаются над водой. При большом общем сходстве с гидатофитами аэрогидатофиты имеют ряд специфических черт организации, связанных с наличием контактирующих с воздушной средой плавающих листьев. Многим видам свойственна гетерофиллия вследствие того, что наряду с плавающими листьями у них есть листья, целиком погруженные в воду.

Плавающие по поверхности воды пластинки листьев всегда цельные, более или менее округлые, что придает им плавучесть и устойчивость. Их абаксиальная, обращенная вверх сторона не заливается водой благодаря мощной гидрофобной кутикуле. Плавающие листья фотосинтезируют в значительно лучших, чем погруженные листья, условиях освещенности и снабжения CO_2 , который они поглощают через многочисленные устьица в абаксиальной эпидерме. Поэтому у аэрогидатофитов развиваются толстые плавающие листовые пластинки с большим удельным объемом хлоренхимы. Клетки эпидермы тоже содержат хлоропласты, но мелкие и немногочисленные и потому в целом не играют существенной роли в фотосинтезе листовой пластинки. У многих видов хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую.

В пластинке развиты крупные межклетники, по которым поглощаемый из воздуха через устьица O_2 поступает в аэренхиму для снабжения подводных органов. Кроме того, эти межклетники придают листовой пластинке необходимую плавучесть. Плавающие листья транспирируют, вследствие чего у аэрогидатофитов продольный транспорт воды по растению выше и соответственно ксилема развита значительно сильнее, чем у гидатофитов. Впрочем, транспирация в насыщенном водяным паром приземном слое воздуха часто низкая, и на обращенной в воду абаксиальной стороне плавающего листа обычно находятся гидатоды, выделяющие избыточную воду.

- В быстрой воде

Реофиты включают виды прикрепленных погруженных растений, обитающие в мелких ручьях и речках с быстрым течением. Условия фотосинтеза для них более благоприятны, чем для гидатофитов, но из-за быстрого течения растения постоянно испытывают резкие динамические нагрузки. Реофиты выработали два способа выживания в таких условиях. У одних располагающиеся в потоке побеги обладают минимальной парусностью вследствие рассеченности листьев на тонкие доли. У малагаскарского аноногетона окончатого (*Aponogeton fenestralis*) листья с цельными широкоовальными пластинками, но в ходе морфогенеза их ткани в ареолах разрушаются. В результате в листовой пластинке остаются только проводящие пучки, окруженные хлоренхимой, и пластинка принимает вид ажурной сетки с малой парусностью (см. рис. 222, А). Другой способ выживания в быстром потоке реализовали виды из семейства Подостемоновые (*Podostemonaceae*) (см. рис. 86, Б и 166). Они имеют плотно прилегающие к камням метаморфизированные плоские ассимилирующие корни, напоминающие пластинчатые талломы, а их побеги редуцированы. Некоторые виды вообще не имеют вегетативных побегов и развивают на корнях только придаточные соцветия с очень мелкими цветками и чешуевидными листьями.

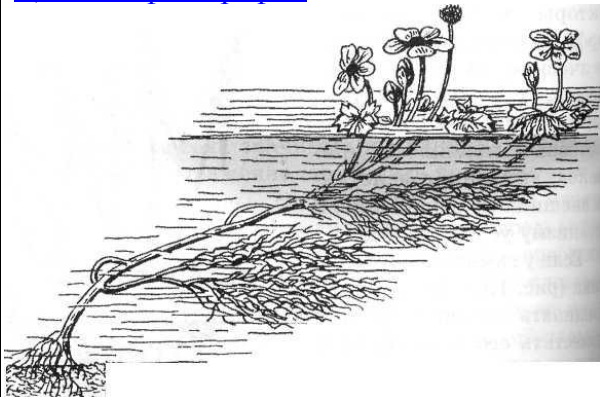
Гелофиты представляют промежуточную группу между водными и наземными растениями. Они населяют как мелководья, так и регулярно заливаемые и избыточно увлажненные плохо дренированные места. Эти растения укореняются в грунте, а их листья и побеги хотя бы частично возвышаются над водой¹ (рис. 224). Ряду видов свойственна гетерофиллия, причем развиваются листья двух или трех формаций: подводные и надводные или подводные, плавающие и надводные.

В стеблях и листьях гелофитов хорошо развиты механические элементы, обеспечивающие им необходимую прочность для сохранения определенного положения в пространстве. Некоторые виды обладают пневматофорами (см. рис. 82, 160). У растений мангровы развиваются ходульные корни (см. рис. 83), благодаря которым крона оказывается выше уровня полной воды в прилив.

Примеры водных растений

Лютик водяной

[Цветные фотографии](#)



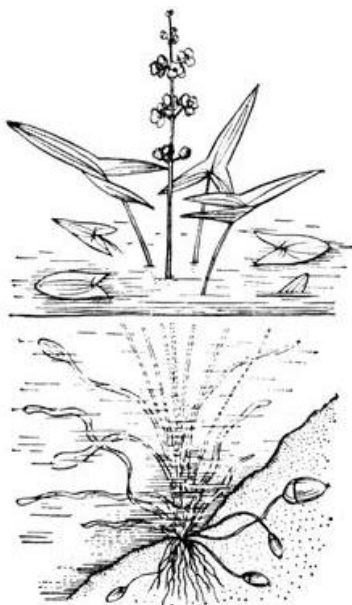
Элодея канадская (пример интродукции)

[Цветные фотографии элодеи](#) густой



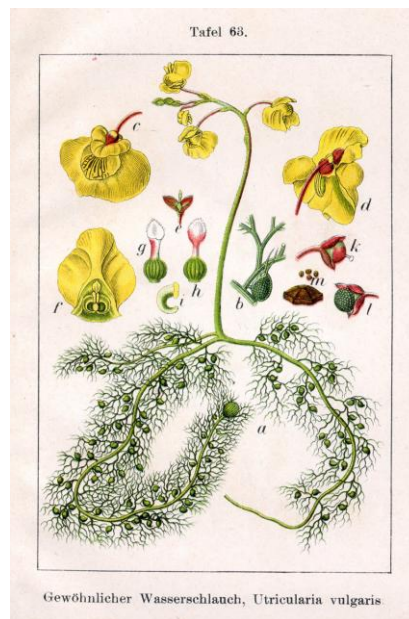
Стрелолист (пример гетерофиллии, клубни съедобны)

[Цветные фотографии](#)



Пузырчатка (см. насекомоядные)

[ВИДЕО](#)



Кубышка

Лотос

- **Растущие во влажном воздухе**

Гигрофиты — наземные растения, населяющие биотопы, в которых влажность воздуха постоянно близка к 100 %, а почва насыщена капиллярной водой, но из-за хорошей дренированности в ней не создаются анаэробные условия. Такие условия складываются под пологом лесов некоторых типов и в глубоких тенистых ущельях. Из-за постоянно высокой влажности воздуха транспирация у гигрофитов ослаблена, что сильно осложняет транспорт воды по растению и соответственно поглощение корнями минеральных веществ из почвы и снабжение ими надземных частей растения. Поэтому листья гигрофитов устроены так, чтобы максимально усилить транспирацию (рис. 225). Все они имеют тонкую кутикулу, немногочисленные, но крупные почти постоянно открытые устьица. Листовые пластинки тонкие, у некоторых папоротников однослойные за исключением области жилки. Клетки мезофилла располагаются рыхло, даже в зоне палисадной хлоренхимы. Все это увеличивает удельную поверхность, с которой испаряется вода.

Устьица располагаются в абаксиальной эпидерме на уровне поверхности листа или вынесены на довольно высоких выступах. Благодаря этому они оказываются за пределами стабильного воздуха, «прилипшего» к поверхности растения, в котором отсутствие турбулентности создает сопротивление диффузии водяного пара через устьица. Усилению транспирации служат также не отмирающие трихомы. Кроме того, гигрофиты рекретируют воду через гидатоды. Несмотря на перечисленные особенности, транспорт воды по телу гигрофитов незначителен, и у многих из них ксилема и корневая система развиты даже слабее, чем у гелофитов.

Поскольку гигрофиты не испытывают водного стресса, то основную механическую роль у них играет гидроскелет — тургесцентная основная паренхима, хлоренхима и колленхима, а склеренхима обычно отсутствует.

- **О тех, кому воды не хватает**

Ксерофиты — это растения, приспособленные существовать при длительном сезонном дефиците воды в период вегетации. На основании существенных габитуальных и физиологических различий ксерофиты подразделяют на суккуленты и склерофиты, которые реализуют разные стратегии переживания водного дефицита.

Суккуленты (рис. 226) приспособлены запасать большое количество воды в короткие влажные периоды и экономно расходовать ее во время засухи. Поэтому у них развита обильная водоза-

пасующая паренхима, вследствие чего их листья (лиственные суккуленты) или стебли (стеблевые суккуленты) толстые, сочные и мясистые. Многие суккуленты имеют поверхностную корневую систему с мощными горизонтальными скелетными корнями, занимающую большую площадь. После дождей на них развиваются сосущие корни, существующие всего 2—3 недели, пока в субстрате сохраняется влага. Такая конструкция корневой системы позволяет быстро поглощать довольно скудную влагу осадков, неглубоко промачивающих почву. Ряд видов суккулентов, населяющих туманные пустыни, поглощает конденсат воды с помощью специализированных трихом на листьях и стеблях. Некоторые из них во взрослом состоянии даже не имеют корней.

Склерофиты (рис. 227) также содержат запас воды, но в основном в склеренхиме, которая занимает в теле растения большой относительный объем, хотя абсолютный объем ее сравнительно невелик. Поэтому склерофитам свойственны «тошгие» жесткие побеги. Главное средство борьбы этих растений с водным дефицитом — создаваемая водоносной склеренхимой высокая сосущая сила, достигающая 60—80 (до 110) атм. Благодаря ей растения могут извлекать воду во время засухи из очень сухого субстрата и прочно удерживать ее в своем теле. Соответственно этому многие виды имеют глубокую корневую систему, проникающую в почву на несколько метров в более насыщенные влагой горизонты вплоть до достижения зеркала грунтовых вод. У некоторых видов корневая система комбинированного типа — с поверхностными и глу-

боко проникающими в грунт корнями, позволяющая эффективно использовать как влагу глубоких слоев субстрата, так и воду редких дождей, неглубоко промачивающих почву.

Общая черта всех ксерофитов — морфолого-анатомические приспособления для снижения транспирации. У многих склерофитов и стеблевых суккулентов листья мелкие, нередко эфемерные, развивающиеся только в короткие влажные сезоны, или редуцированные до небольших чешуек (афилльные виды) либо преобразованные в колючки. Функцию фотосинтеза у них выполняют стебли, имеющие значительно меньшую, чем листья, удельную поверхность и более экономно расходующие воду. В кортексе таких стеблей развиты мощные массивы хлоренхимы из палисадных клеток, перпендикулярных поверхности. Некоторые афилльные склерофиты имеют диморфные побеги: многолетние скелетные более или менее типичного строения и односезонные ассимилирующие со слабым вторичным утолщением, сплошной зоной субэпидермальной хлоренхимы и снабжающей ее особой системой кортикальных пучков. Часть склерофитов имеет хорошо развитые длительно функционирующие листья, но они узкие (снижение удельной поверхности) и содержат много склеренхимы в мезофилле (усиление водоудерживающей способности тканей листа). Листья хорошо развиты у листовых суккулентов.

Многие ксерофиты густо опушены. Опушение из отмерших, часто ветвистых волосков стабилизирует прилегающий к поверхности растения слой воздуха, в котором не возникают турбулентные движения. Поэтому газы, в том числе и водяной пар, диффундируют в нем значительно медленнее, что снижает интенсивность транспирации через устьица. У некоторых видов опушение сложено волоносными пузыревидными трихомами, смыкающимися друг с другом в почти непрерывный покровный слой над основными клетками эпидермы (см. рис. 226, Г, Д). Устьица этих растений открываются в узкие щелевидные пространства между пузыревидными трихомами. Такие пространства создают высокое диффузионное сопротивление для водяного пара, вследствие чего транспирация растения снижена. Многие суккуленты не имеют опушения, но на поверхности кутикулы у них находится толстый слой воска.

Эпидерма ксерофитов покрыта толстой кутикулой (см. рис. 226, Ж, 227, Д, Е). Основные клетки эпидермы имеют толстую или очень толстую кутикулированную наружную стенку. Устьица «погруженные», т. е. их замыкающие клетки находятся ниже уровня основных клеток. Поэтому апертура устьица располагается на дне ямки, в которой воздух стабилизирован и потому создает повышенное сопротивление диффузии водяного пара через апертуру во внешнюю среду. У многих ксерофитов вокруг устьица имеется валик из кутикулы или выростов основных клеток, который увеличивает глубину ямки и тем самым сопротивление диффузии пара во внешнюю среду (см. рис. 226, Ж, 227, Д).

Еще более высокое сопротивление транспирационной потере воды создает воздух в *криптах* — углублениях на поверхности растения. Устьица располагаются в эпидерме, выстилающей крипты (см. рис. 227, Е, Ж). Между криптами устьиц нет. В криптах развито опушение, еще более стабилизирующее воздух в них. Все это настолько эффективно снижает диффузию газов через устьица, что у некоторых видов устьица в криптах располагаются на выступах эпидермы для облегчения газообмена с внешней средой. В этом проявляются противоречивые тенденции эволюции структур растений, реализующиеся в их комплексно адаптивной организации.

Суккулентам свойственны низкий *устьичный индекс*, т. е. отношение числа устьиц к числу основных клеток эпидермы, и малое число устьиц на единицу площади органа. У склерофитов, как правило, устьичный индекс такой же, как у мезофитов, но вследствие мелкоклеточности эпидермы число устьиц на единицу площади значительно выше. Однако из-за мелких размеров устьиц удельная суммарная площадь апертур у ксерофитов лишь ненамного превосходит удельную суммарную площадь апертур у мезофитов. Поэтому для суккулентов характерна постоянно низкая транспирация, а склерофиты при полном обеспечении водой транспирируют так же или даже более интенсивно, чем мезофиты, но в условиях водного дефицита они резко снижают транспирацию благодаря структурным особенностям и расположению устьиц, а также способности волоносной склеренхимы прочно удерживать воду.

По отношению к свету можно выделить следующие группы растений:

- а) гелиофиты (светолюбивые);
- б) факультативные гелиофиты (световыносливые);
- в) теневыносливые;
- г) скиофиты (тенелюбивые).

- **Растущие в тени**

Скиофиты, произрастающие в условиях низкой освещенности, приспособились улавливать *максимальное* количество световой энергии. Они располагают хлоропласты максимально близко к освещаемой поверхности, часто даже в клетках эпидермы, причем по возможности наиболее тонким слоем, чтобы отдельные хлоропласты не затеняли друг друга. Это обуславливает *отсутствие (полное или частичное) палисадного мезофилла* в листьях скиофитов.

Примеры: кислица, копытень

- **Растущие при избыточном освещении**

Гелиофиты обитают в условиях избыточно сильного солнечного освещения (как правило, в тропиках). У них весьма толстые листья с глянцево-отражающей свет адаксиальной поверхностью. Отражая свет, листья сильно подсвечивают снизу выше расположенные листья. Поэтому в листьях гелиофитов избыточный свет поступает с обеих сторон. Для его ослабления у одних видов развита многослойная эпидерма, у других видов эпидерма однослойная, но есть водоносная гиподерма. Хлоренхима дифференцирована на многослойную палисадную и губчатую ткани, причем палисадная хлоренхима располагается как адаксиально, так и абаксиально (см. рис. 228, Г, Д). Растения некоторых видов поворачивают листовые пластинки ребром к наиболее интенсивному свету (см. рис. 228, Б, В)

Сильное освещение вызывает сильный разогрев листьев и как следствие — интенсивную транспирацию и развитие острого суточного водного дефицита. В силу этого гелиофитам, даже обитающим в очень влажных биотопах, свойственны ксероморфные черты: толстые кутикулизованные наружные стенки эпидермальных клеток, толстая кутикула, погруженные устьица. В мезофилле многих гелиофитов находятся слизевые клетки, хорошо удерживающие воду. Переживанию водного дефицита способствует также вода, содержащаяся в многослойной эпидерме или в водоносной гиподерме.

У некоторых пустынных трав толстые листья частично погружены в почву. Центральную часть их мезофилла занимает водоносная паренхима, а хлоренхима и проводящие пучки располагаются по периферии. В участке листа, выступающем над почвой, хлоренхимы нет, и водоносная паренхима граничит с эпидермой или гиподермой. Таким образом в листе возникает «окно», через которое свет проникает внутрь листа (см. рис. 228, Е). Хлоренхиму листьев этих растений изнутри освещает свет, ослабленный при прохождении через сильно обводненные клетки паренхимы.

- **Растущие на песке**

Псаммофиты — специализированные обитатели подвижных или слабо закрепленных незадернованных песков (см. рис. 229, А, Б). Вода легко просачивается в глубь песчаного субстрата, унося с собой растворимые минеральные соединения и оставляя бесплодный кварцит. Поэтому псаммофитам присуща мощная корневая система, глубоко проникающая в субстрат или занимающая большую площадь, и ксероморфная, а иногда суккулентная организация побегов. Кроме того, растения на подвижных песках испытывают периодическое засыпание песком или оголение корневой системы из-за выдувания песка. Псаммофиты легко переносят погребение песком благодаря быстро растущим сквозь наметенный песок побегам, развивающим систему придаточных корней на оптимальной глубине. При этом часть тела, оказавшаяся слишком глубоко, отмирает, и растение как бы всплывает в песчаном бугре.

- **Растущие на соленой почве**

Галофиты представлены обитателями субстратов с повышенным содержанием хлоридов и/или сульфатов щелочных и щелочноземельных металлов (рис. 231). Их общая черта — высокая сосущая сила. У одних видов она возникает благодаря высокой концентрации солей и/или низкомолекулярных органических веществ в клеточном соке, а у других — вследствие упругой деформации стенок склерифицированных тканей. Другие признаки адаптации гало-

фитов к засолению разнообразны, на основании чего эту группу подразделяют на три подгруппы.

Криптогалофиты, или **солевыделяющие галофиты**, рекретируют поглощаемые соли. Для этого у них есть специализированные солевые железки или трихомы с крупной сильно вакуолизированной терминальной клеткой (см. рис. 231, В, Г). Железки активно выделяют на поверхность концентрированный рассол, который быстро высыхает, после чего кристаллы соли постепенно опадают с растения. Трихомы накапливают соли в вакуоле терминальной клетки, после чего отмирают и опадают с растения. В обоих случаях растение освобождается от избытка солей и потому иных признаков галоморфной организации не проявляет. По общей организации криптогалофиты сходны со склерофитами или мезофитами.

Эвгалофиты, или **соленакпливающие галофиты**, выделяют избыточные соли в вакуоли клеток специализированной паренхимы, состоящей из крупных сильно вакуолизированных клеток. Большой объем этой ткани придает мясистость органам эвгалофитов и сходство с суккулентами (рис. 231, А, Б). Однако накопление большого количества воды в специализированной паренхиме эвгалофитов связано с отложением в ней солей, а не с запасанием воды, так как эти растения часто живут на влажном или даже затопленном грунте. Поэтому некорректно называть эту паренхиму водозапасающей, как это нередко делают. Она представляет собой не запасающую, а рекреторную ткань.

В отличие от настоящих суккулентов эвгалофиты не экономят воду и имеют тонкую кутикулу и довольно тонкие наружные стенки основных клеток эпидермы. Кроме

того, в связи с очень высоким осмотическим давлением (до нескольких сотен атмосфер) клеточного сока ксилема эвгалофитов сильно склерифицирована, что типичным суккулентам не свойственно. Таким образом, эвгалофиты следует относить к *галосуккулентам*, структурно напоминающим суккуленты, но принципиально отличающимся от них физиологией.

Гликогалофиты, или **солеисключающие галофиты**, благодаря особым свойствам плазмалеммы клеток ризодермы поглощают почти пресную воду из глубоких слабозасоленных горизонтов почвы. Соответственно в организации остальных тканей и органов гликогалофитов адаптации к засолению не выражены.

- **Растущие на других**

Эпифиты приспособлены к существованию на поверхности тела других растений. Сосудистые высшие растения обитают на стволе и ветвях деревьев (рис. 232). Разные виды мохообразных заселяют стволы, ветви и листья. Для поверхности растения как субстрата характерно быстрое стекание воды и крайняя скудость элементов минерального питания. Поэтому сосудистые эпифиты обладают суккулентной организацией, а корни многих видов (орхидей) покрыты веламеном, обеспечивающим быстрое впитывание дождевой воды и конденсата. Некоторые эпифиты впитывают влагу с помощью особых трихом, густо покрывающих стебли и листья. Эпифитные мохообразные *пойкилогидричны* и в промежутках между дождями впадают в анабиоз, высыхая до воздушно-сухого состояния. Многие эпифиты задерживают воду в розетке листьев, в асцидиатных листьях (см. рис. 77, Б) или в «кармане» между веткой растения-опоры и прижатыми к ней специализированными неассимилирующими листьями (рис. 232, Б). В таких вместилищах со временем накапливается некоторое количество опада и образуется подобие почвы или, точнее, ила. В него могут прорасти придаточные корни, что улучшает питание эпифита.

