

**СВЕТ
КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ
ФАКТОР**

План

1. Характеристики принимаемого растением света
2. Свет и функционирование растений
3. Качественные характеристики света, принимаемого растением
4. Свет и фотосинтез
5. Экологические группы растений по отношению к свету
6. Фотопериод и фотопериодические реакции растений

1. Характеристики принимающего растением света

Общее поступление солнечной энергии к земной поверхности.

Мощность излучения Солнца — $3,8 \cdot 10^{20}$ МВт.

Полный поток солнечного излучения, приходящийся на единицу земной поверхности: 1,31 - 1,4 кВт/м² (стандарт = 1,353 кВт/м² (или 1,94 кал на 1 см² в 1 мин, или 4 871 кДж на 1 м² в 1 ч)).

До земной поверхности доходит < 61 % этой энергии

50% прямые солнечные лучи. остальное—рассеянный свет.

Обеспеченность солнечной радиацией зависит от географической широты, высоты над уровнем моря, рельефа, облачности.

Существенно влияет на количество получаемого растениями света запыленность атмосферы (естественная - вулканизм, пыльные бури; антропогенная).

Отраженный свет

АЛЬБЕДО - отношение отраженной радиации к падающей.

зависит от цвета субстрата, его структуры, влажности и выравненности поверхности.

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.

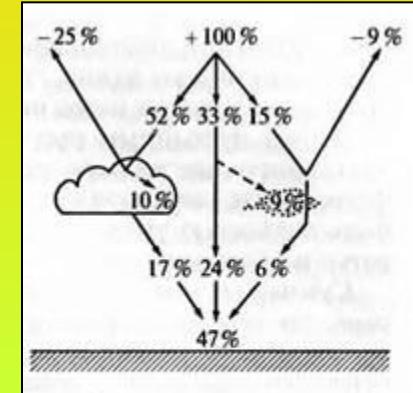


Рис. 6.1. Ослабление солнечной радиации при прохождении через атмосферу (по В.Лархеру, 1978)

2. Свет и функционирование растений

Фоторецепторы — пластиды. У высших растений эффективно организованы расположение и работа световоспринимающих органов — листьев.

Лист как оптическая система отличается сложной структурой.

Ориентация листьев в отношении источника освещения

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.

у подсолнечника (*Helianthus annuus*) вместе с соцветием поворачиваются листочки обертки. В некоторых случаях листовые пластинки расположены строго направленно: латук — *Lactuca* располагает листья в вертикальной плоскости, ориентируя их узкой стороной на юг.

Достаточная освещенность всех листьев — листовая мозаика; ярусность фитоценоза у вяза (*Ulmus*) верхние листья часто располагаются почти вертикально, лежащие глубже — наклонно, а нижние, получающие в основном рассеянный свет, — горизонтально.

Световое довольствие

- характеристика условий освещения. Оно показывает, какую часть полного солнечного света получает растение в данном местообитании, и выражается дробью или процентами от полной освещенности (в люксах)

большинство лесных видов избегает полного освещения и характеризуется разным переносимым максимальным световым довольствием

недостаток света препятствует закладке новых и существованию уже сформированных листьев, поэтому у светолюбивых видов (березы — *Betula*, лиственница — *Larix*, сосны — *Pinus sylvestris*) с минимальным световым довольствием 10—20 % кроны ажурны, а у теневыносливых деревьев (пихты — *Abies*, ели — *Picea*, бук — *Fagus*) с минимальным световым довольствием 1—3 % — плотные.



ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА В ФИТОЦЕНОЗЕ

Растительные сообщества имеют разную вертикальную структуру, их растения по-разному отражают и пропускают свет, поэтому световой режим разных фитоценозов неодинаков.

В многоярусном сообществе поступающая радиация используется почти полностью.

Градиент освещенности зависит от густоты облиствения и расположения листьев.

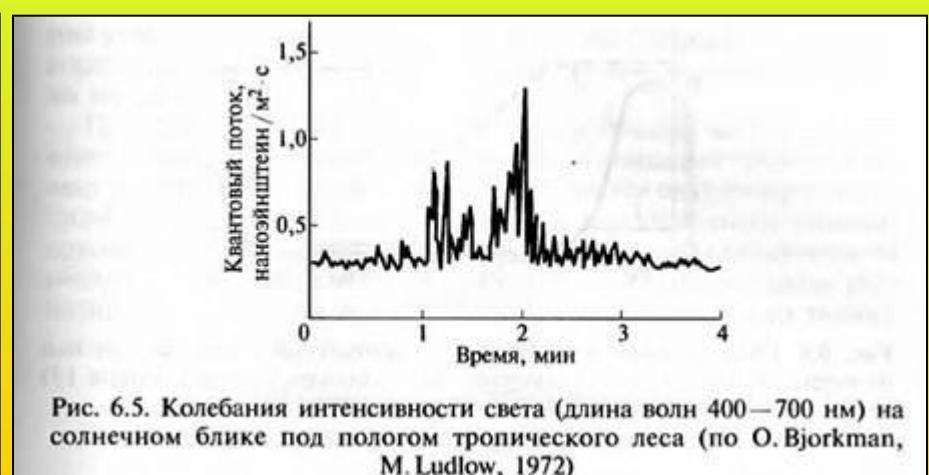
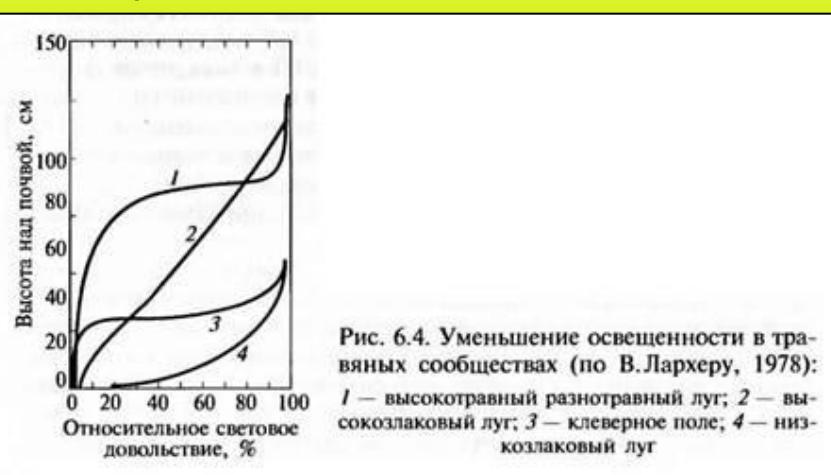
Густоту облиствения количественно выражают с помощью индекса листовой поверхности (ИЛП). Он показывает отношение общей площади листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. ИЛП выражают в квадратных метрах площади листьев на 1 m^2 поверхности почвы.

В благоприятной среде ИЛП зависит от интенсивности освещения.

Другой важный показатель, определяющий градиент освещенности — расположение листьев. Интенсивность света, проходящего через разные сообщества, снижается с разной скоростью.

Для полей хлебных злаков и лугов освещенность уменьшается не более чем вдвое по сравнению с открытым местом (злаковый тип светового градиента). В сообществах с горизонтально расположенными широкими листьями уже на половине высоты травостоя поглощается 2/3 падающего света (двудольный тип светового градиента).

В течение суток растения испытывают влияние постоянно меняющейся освещенности.



СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СВЕТООБЕСПЕЧЕННОСТИ

В растительных сообществах сезонная динамика световых условий зависит и от фенологического состояния видов-средообразователей. Облиствение изменяется на протяжении года

В лиственных лесах умеренного пояса зимой до почвы доходит 50—70% света, а при полном облиствении деревьев — менее 10 %. Вегетационный период здесь имеет два световых максимума — весенний и осенний, а все лето в этих лесах травы растут при сильном затенении. Это особенно характерно для лесов с самыми теневыносливыми средообразователями (буком — *Fagus* и липой — *Tilia*).



Растения приспособились к сезонным изменениям светового режима.

- фиалки — *Viola* при затенении листвой деревьев снижает интенсивность дыхания.
- земляника лесная (*Fragaria vesca*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), зверобой продырявленный — газообмен не перестраивается, и летом они голодают, а осенью, после осветления древесного полога, их ассимиляция достигает положительных величин.
- Весенние эфемероиды широколиственных лесов цветут ранней весной до облиствения древесного яруса.

Под кронами вечнозеленых деревьев в течение всего года световое довольствие остается низким.

Постоянно темно и в густых ельниках, что сказывается на обеднении их флористического состава

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Зависимые от света процессы роста и развития растения, определяющие его форму и структуру, называются фотоморфогенезом. В ходе его растения оптимизируют свою структуру для поглощения света в конкретных условиях.

При недостатке света проростки гибнут, израсходовав запас питательных веществ семени.

всходы ели (*Picea*) часто погибают под кроной ее взрослых особей

Проростки некоторых растений появляются глубоко в почве, куда свет не проникает.

У древесных растений на разных стадиях онтогенеза освещенность может оказывать разное воздействие; в более темных условиях проявляется карликовость

Уменьшение освещенности приводит к снижению прироста древесных растений.

Теневыносливые виды страдают меньше. Так, прирост прекращается у осины (*Populus tremula*) при интенсивности света 4,5 %, у клена (*Acer*), дуба (*Quercus robur*) и ясения (*Fraxinus excelsior*) — при 3 %, у липы (*Tilia cordata*) — при 2 %. Аналогично реагируют на недостаток света споровые растения.

Недостаточное освещение подавляет цветение

Большая освещенность ингибирует вытягивание междуузлий, укрупняет размеры листьев

Искусственное экранирование ультрафиолетовой части спектра у ряда растений ведет к ускорению развития на несколько дней, уменьшению роста боковых побегов, увеличению длины стеблей, а также числа и величины листьев.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ТРАНСПИРАЦИЮ РАСТЕНИЙ

Высокая интенсивность света сказывается и на повышении транспирации. Свет стимулирует открывание устьиц, повышает чувствительность мембран.

При хорошем водоснабжении устьица открываются на свету тем шире, чем больше интенсивность освещения (фотоактивное открывание).

Устьица листьев растений затененных местообитаний реагируют на повышение освещенности быстрее, и их реакция меньше ограничена низкой освещенностью, чем у растений открытых мест.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Влияние не однозначное.

*Свет ускоряет прорастание семян моркови (*Daucus carota*), конского щавеля (*Rumex confertus*), ели (*Picea*), сосны (*Pinus*).*

*Световая стимуляция требуется семенам посевного салата (*Lactuca sativa*) и коровяка (*Verbascum*).*

*Много света необходимо для прорастания мятылников (*Poa*).*

*Только на свету прорастают семена осоки песчаной (*Carex arenaria*) и ряда горных осок (*C. albonigra*, *C. ebenea*).*

*Многие лилейные, тыквенные, примулы (*Primula*) лучше прорастают в темноте.*

*Для семян табака (*Nicotiana*) достаточно побывать освещенными в течение 0,01 с.*

У многих растений семена становятся чувствительными к свету при смачивании.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ДВИЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ И ИХ ОРГАНОВ

Ростовые изгибы органов растений под влиянием одностороннего освещения называются **фототропизмом**.

У стеблей он положителен, у корней отрицателен, у многих листьев поперечный.

Направленный рост органов вызывается перераспределением гормонов роста (ауксинов), вырабатываемых апексами стебля и корня.

Фототропизм связан с торможением роста на освещенной стороне органа, что приводит к его повороту или деформации. При равномерном освещении листья обычно располагаются более или менее горизонтально.

Экологическое значение фототропизма: для растения важно сориентировать ассимилирующие органы таким образом, чтобы они получали оптимальное количество света.

СВЕТ И ДВИЖЕНИЕ У РАСТЕНИЙ

Фототаксис - способность подвижных организмов перемещаться к источнику света

Движение планктона водорослей

перемещение хлоропластов под влиянием света

фотокинезис — ненаправленное увеличение или уменьшение подвижности организма в ответ на изменение степени освещенности.

Фотонастии — это движения органа растения в зависимости от изменения интенсивности света. В этом случае направление роста стеблей, листьев, лепестков вызывается неравномерным освещением

направление роста боковых побегов шалфея (*Salvia*) зависит от интенсивности освещения: чем она сильнее, тем горизонтальнее они расположены, но при этом побеги растут во все стороны, т.е. фототропизма нет. Здесь реакция вызвана светом, но не его направлением.

у подорожника среднего (*Plantago media*) при умеренном освещении листья поднимаются вверх, а при сильном освещении изгибаются книзу. Подобное явление отмечено также у фасоли (*Phaseolus*) и др.

Ниттинастические движения.

Многие цветки и соцветия (одуванчик — *Taraxacum*, мать-и-мачеха — *Tussilago farfara*) открываются утром и закрываются к ночи.

Некоторые растения раскрывают цветки в определенное время суток

мак (*Papaver*) — на рассвете, лен (*Linum*) — на несколько часов позднее, дурман (*Datura stramonium*) — вечером.

Аналогичные явления отмечены и у листьев (кроме света оказывает влияние и изменение тургора).

у томата (*Lycopersicon*) листья, горизонтально расположенные днем, ночью занимают более вертикальное положение, листочки клевера (*Trifolium*) на ночь складываются вдоль средней жилки вверху

3. Качественные характеристики света, принимаемого растением

Спектральный состав света и фотосинтетически активная радиация (ФАР).

Для оценки светового довольствия растения важен качественный (спектральный) состав света. Из лучей, достигающих поверхности земли, 10 % составляют ультрафиолетовые (с длиной волн от 290 до 400 нм), около 45 % — видимый свет (400 — 750 нм) и еще 45 % — инфракрасная радиация (750 — 4000 нм). В диапазоне с длинами волн более 4000 происходит тепловое излучение Земли. Спектральный состав света в разных местообитаниях неодинаков. Так, интенсивность ультрафиолетового излучения резко увеличивается в горах на высотах больше 2 000 м.

Падающая на лист радиация в зависимости от длин волн:

отражается (около 70% ИФК, 6—12% ФАР и менее 3% УФЛ, больше отражается зеленый)
войлочное опушение ксерофитов увеличивает отражение в 2 — 3 раза.

проходит насеквоздь (Максимальная проницаемость у тех же волн, что и отражаемость.)
тонкие листья пропускают до 40 % лучей, а
толстые почти не пропускают.

поглощается — пигменты.

95—98 % ультрафиолета задерживает эпидермис,
около 70 % ФАР поглощают пигменты хлоропластов.

Спектр поглощения хлорофилла имеет максимумы в синих и красных лучах, которые наиболее активны в фотосинтезе. В поглощении света участвуют также каротиноиды.

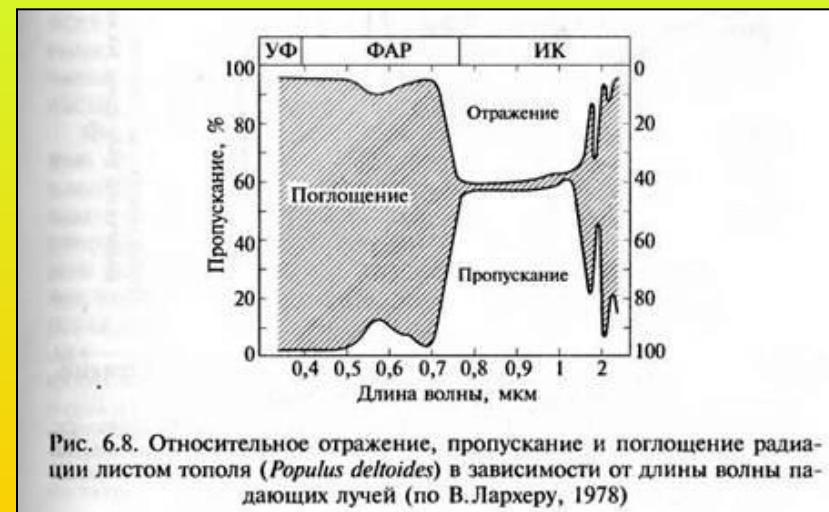


Рис. 6.8. Относительное отражение, пропускание и поглощение радиации листом тополя (*Populus deltoides*) в зависимости от длины волны падающих лучей (по В.Лархеру, 1978)

Красные, бурые водоросли и цианобактерии наряду с хлорофиллом включают много пигментов из группы фикобилинов (фикоэритрин, фикоцианин, аллофикоцианин и др.), а также специфические каротиноиды (фукоксанチン, перидинин и др.).

Фикоэритрин (красный) хорошо поглощает радиацию в сине-зеленой области спектра, а фикоцианин и аллофикоцианин – в желтом и красном диапазонах.

Есть водоросли, у которых соотношение фикобилинов зависит от спектрального состава света. Они меняют окраску при освещении светом разных длин волн.

Спектр поглощения листьев в целом примерно соответствует сумме спектров поглощения фотосинтетических пигментов, однако значительное количество света в оранжевой области поглощают еще органические соединения, не участвующие в фотосинтезе.

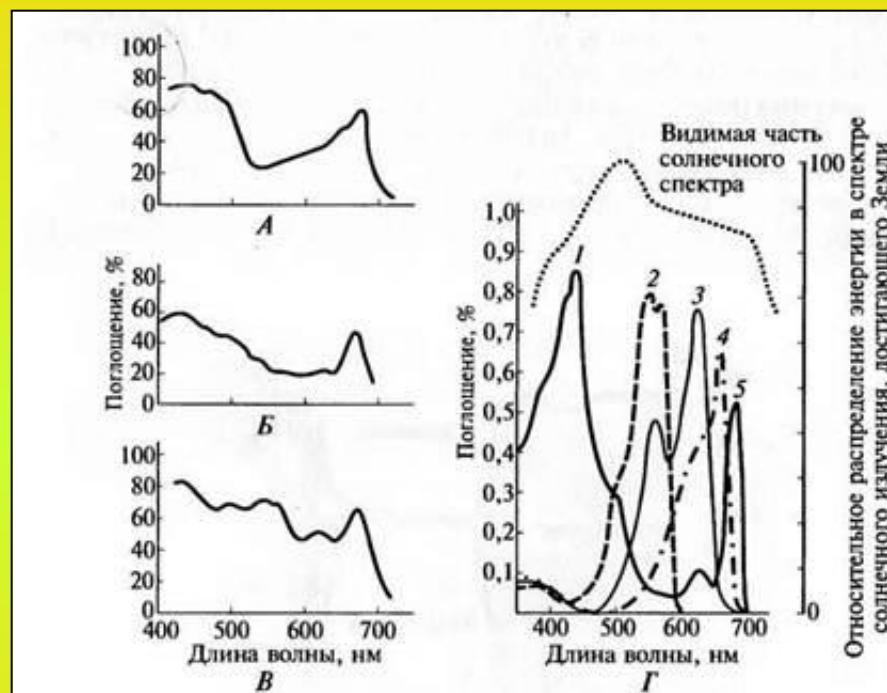


Рис. 6.9. Спектры поглощения света водорослями и цианобактериями (по Е. Габриэльсен, 1960; А. Гэлстону и др., 1983):

А — зеленая водоросль *Ulva taenioria*; Б — бурая водоросль *Coelodesme californica*; В — красная водоросль *Porphyra naiadum*; Г — спектры поглощения пигментов цианобактерий; 1 — хлорофилл *a* и каротиноиды; 2 — фикоэритрин; 3 — фикоцианин; 4 — аллофикоцианин; 5 — хлорофилл *a*.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЧАСТЕЙ СОЛНЕЧНОГО СПЕКТРА НА РАСТЕНИЯ

Физиологические эффекты радиации зависят от поглощения квантов разной энергии (света разных длин волн).

- Хлорофиллы и дополнительные пигменты поглощают радиацию для фотосинтеза.
- Фитохромной системой растения регулируются: прорастание семян, образование цветков, листопад, сезонное чередование активности и покоя.
- Рецепторами синего света типа флавопротеидов или каротиноидов регулируется направленный рост (фототропизм).

Выделяют **4 физиологические зоны** по действию волн на растения

- **Волны длиной 300—520 нм** - поглощаются пигментами, ферментами, клеточными оболочками, разными частями цитоплазмы; большая часть хлорофиллом.
- **Волны длиной 520 — 700 нм** (оранжево-красные лучи) поглощаются исключительно хлорофиллом.
- **Волны длиной 700—1050 нм** (инфракрасные лучи) играют незначительную роль в жизни растений («абиотическая радиация»).
- **Волны длиной выше 1 050 нм (2 000 нм)** — инфракрасные лучи дальнего красного света, поглощающиеся цитоплазмой и водой, важны для теплового режима растений и играют регуляторную роль в обменных процессах.

ПОВРЕЖДАЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ СВЕТА.

- о Свет может вызывать повреждения эпидермы, а также изменять химический состав более глубоких тканей.
- о Нарушение обмена веществ и гибель
- о Поглощение света в присутствии кислорода может нарушать многие структуры и функции клеток растений (фотодинамическое действие) (стимуляция или торможение деления клеток, мутагенные эффекты, бактерицидные проявления, повреждение биомембран).
- о Изменения в хлорофилле, накопление токсичных активных форм кислорода и продуктов перекисного окисления липидов.

В условиях сильной УФ-нагрузки выработался ряд специфических особенностей:

- ❖ Изменение цвета и блеска листьев
- ❖ уменьшение площади и увеличение толщины листьев за счет развития покровной и столбчатой тканей.
- ❖ однолетники превращаются в многолетники, появляется розеточность и т. п.
- ❖ В ряде случаев клеточные структуры надежно экранированы от ультрафиолета опущением, а также накапливающимся в эпидерме антоцианом.

4. Свет и фотосинтез

Фотосинтез – базис и залог жизни на Земле

Каждый год за счет фотосинтеза на Земле образуется более 200 млрд т биомассы, что эквивалентно энергии, равной $30,2 \cdot 10^{20}$ Дж

Зеленый лист поглощает в среднем 75 % падающей на него энергии Солнца, но коэффициент использования ее на фотосинтез довольно мал. Выход фотосинтеза часто лимитируется сильным освещением, пониженным поступлением CO_2 , уменьшением активности ферментов в процессе развития (например, при старении) и т.д.

ТИПЫ ФОТОСИНТЕЗА

C₃- и C₄-пути ассимиляции диоксида углерода.

У большинства растений темновая фаза фотосинтеза осуществляется в цикле реакций, получившем по имени его открывателя название «**цикла Кальвина**». Такой способ ассимиляции CO_2 называют пентозофосфатным или «**C₃-путем**».

Ряд видов используют свет наибольшей интенсивности и более интенсивно - «**цикл Хэтча — Слэка**» или **C₄-путь**.

Это преимущественно покрытосеменные растения примерно из 200 родов, часто обитающих в аридных областях. Чаще всего – тропические растения

Распространена точка зрения, что C₄-путь – это адаптация к режиму с малой влажностью, высокой температурой и интенсивным освещением.

Другие авторы считают C₄-синдром адаптацией только к высокой температуре, указывая, что C₄-фотосинтез эффективен и при высокой влажности.

ФОТОСИНТЕЗ И ПРОДУКТИВНОСТЬ

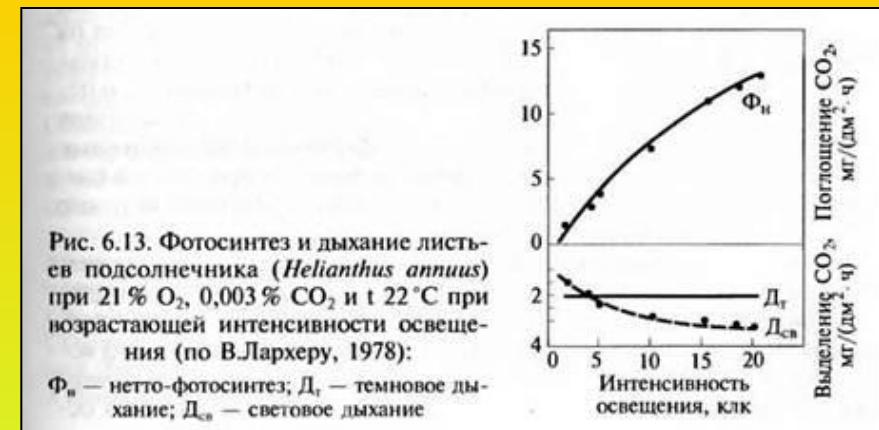
Фотодыхание (световое дыхание) — процесс поглощения кислорода и выделения CO_2 , происходящий в фотосинтезирующих клетках при участии света.

Фотодыхание увеличивается на свету и прекращается в темноте.

В естественных условиях продуктивность фотосинтеза понижена примерно на 20—50 % из-за потерь CO_2 на фотодыхание.

Значение фотодыхания:

- Процесс фотодыхания связан с потерей углерода и метаболической активностью, сопряженной со значительными затратами энергии.
- Фотодыхание выполняет роль поставщика более широкого ассортимента продуктов фотосинтеза.
- Фотодыхание поставляет энергетически ценные продукты (например, восстановленный НАДФ).
- Сброс избыточной энергии позволяет предотвратить разрушение фотосистем, избежать прекращения фотохимических процессов при высокой освещенности и температуре, закрытых при водном дефиците устьицах.



ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕЗУЛЬТАТОВ ФОТОСИНТЕЗА

Часть ассимилятов, выработанных в процессе фотосинтеза, постоянно расходуется на дыхание. Обычно днем при фотосинтезе CO_2 потребляется больше, чем выделяется при дыхании.

Истинный, или брутто-фотосинтез - количество ассимилятов, в целом выработанное растением (в том числе для покрытия расходов на дыхание),

Наблюдаемый, или нетто-фотосинтез, — это разность между количеством диоксида углерода, ассимилированного листом, и выделенного в процессе дыхания.

Продукция - масса органических веществ, производимых организмом (или сообществом) за определенный отрезок времени.

Интенсивность фотосинтеза (продуктивность) — это количество CO_2 , поглощенное за единицу времени единицей поверхности листьев или единицей массы (сухой или сырой).

Фотосинтетическая способность — это интенсивность нетто-фотосинтеза при данном состоянии растения, естественном содержании CO_2 и оптимальных величинах прочих внешних факторов.

Эта величина, определяемая в стандартных условиях, показывает потенциальную интенсивность фотосинтеза. Ее используют для характеристики видов, сортов, экотипов и жизненных форм растений.

Наивысшие показатели фотосинтетической способности характерны для C4-видов, за ними идут селекционные сельскохозяйственные C3-культуры, среди которых наиболее продуктивны рис, пшеница, картофель, подсолнечник. Минимальная фотосинтетическая способность характерна для галофитов.

У видов с коротким вегетационным периодом нетто-фотосинтез обычно выше, чем у длительно вегетирующих.

У большинства трав интенсивность наблюдаемого фотосинтеза выше, чем у деревьев.

Из древесных форм максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается у листопадных деревьев и кустарников умеренной зоны.

У папоротников, мхов и лишайников интенсивность фотосинтеза не превышает 4 мг CO_2 на 1 г сухой массы в 1 ч. Фитопланктон фиксирует 2—3 мг CO_2 на 1 г сухой массы в 1 ч

ЭКОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Световая кривая фотосинтеза графически выражает зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности.

Она характеризует весь газообмен диоксида углерода на свету (показывает нетто-фотосинтез). Интенсивно дышащие растения нуждаются в большем количестве света; у теневыносливых видов интенсивность дыхания ниже, что позволяет им расти при меньшей освещенности.

При сравнении световых кривых особо выделяются C4-виды. Цикл Кальвина у C3-растений работает не так эффективно, поэтому их световая кривая делает изгиб раньше. Световая кривая планктонных водорослей имеет колоколовидную форму.

Параметры световых кривых специфичны для разных по отношению к свету экологических групп растений, они значительно меняются в зависимости от действия других экологических факторов, стадии развития растения, площади и расположения листьев. Таким образом, световые кривые несут много важной экологической информации.

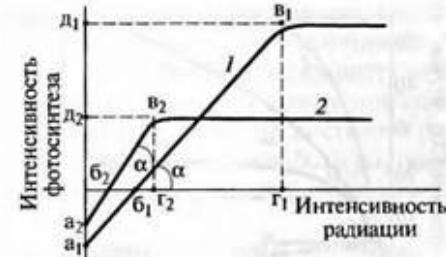


Рис. 6.15. Световые кривые фотосинтеза для светолюбивых (1) и теневыносливых растений (2) (по Т. К. Горышиной, 1979):

a_1, a_2 — ниже оси абсцисс: растения в темноте, фотосинтез отсутствует, идет только дыхание; b_1, b_2 — «компенсационные точки» (фотосинтез уравновешивает дыхание); v_1, v_2 — перегиб световой кривой фотосинтеза, она выходит на плато насыщения; τ_1, τ_2 — проекция точек v_1, v_2 на ось абсцисс, характеризует «насыщающую» интенсивность света, выше которой свет не повышает интенсивность фотосинтеза; d_1, d_2 — проекция точек v_1, v_2 на ось ординат — наибольшая интенсивность фотосинтеза для данного вида в данном местообитании; α — углы наклона световой кривой к оси абсцисс, отражающей степень увеличения фотосинтеза при возрастании радиации (в области сравнительно низкой интенсивности света)



Рис. 6.17. Зависимость между интенсивностью света и фотосинтезом (по Р. Риклефсу, 1979):

1 — зеленые водоросли; 2 — диатомовые водоросли; 3 — белый дуб; 4 — ладанная сосна; 5 — кизил

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Форма кривой иногда полностью объясняется соотношением между фотосинтезом и дыханием, но правильнее учитывать транспирацию и содержание CO_2 в воздухе при разных температурах

Растущие в тени, раннецветущие и высокогорные растения нагреваются меньше и имеют оптимум фотосинтеза 10-20 °C.

У растений теплых местообитаний наивысшая продуктивность при 20-30 °C. У C4-растений оптимум продуктивности лежит при температурах выше 30 °C, а у некоторых даже при 50 °C.

При меньших освещенностях оптимумы смещаются в область более низких температур.

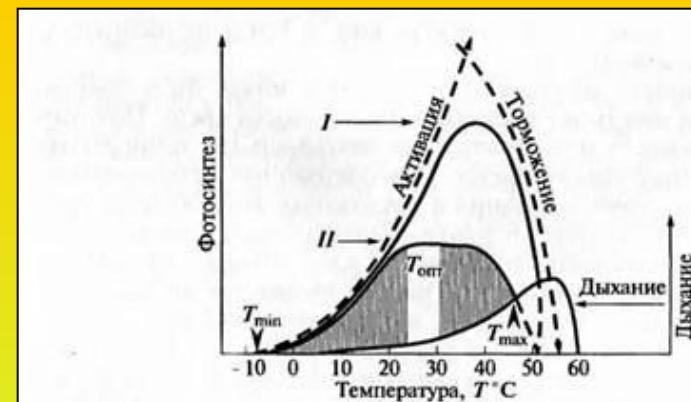


Рис. 6.18. Взаимосвязь между фотосинтезом, дыханием, транспирацией и содержанием CO_2 (по В.Лархеру, 1978).

I — брутто-фотосинтез при оптимальном содержании CO_2 ; II — брутто-фотосинтез при естественном содержании CO_2



ВЛИЯНИЕ НА ФОТОСИНТЕЗ СОДЕРЖАНИЯ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И КИСЛОРОДА

Нормальная концентрация CO_2 около 0,03 %, снижение вызывает уменьшение интенсивности фотосинтеза, а увеличение (до определенного предела) ведет к усилению фотосинтеза.

У C4-видов фотосинтез может происходить при содержании CO_2 от 0,0005 %, в то время как для C3-растений необходимая концентрация 10 раз больше. Повышение содержания диоксида углерода до 1,5% прямо пропорционально возрастанию интенсивности фотосинтеза у зерновых.

Концентрация CO_2 , после достижения которой интенсивность фотосинтеза начинает снижаться, имеет примерно десятикратное превышение нормы

Кислород – продукт и обязательный участник фотосинтеза, т.к. без него тормозится дыхание, накапливаются продукты неполного окисления,

из-за чего резко снижается pH.

Уменьшение концентрации кислорода с 21 до 3 % фотосинтез усиливает; повышенная концентрация кислорода (25 — 30%) тормозит фотосинтез (эффект Варбурга).

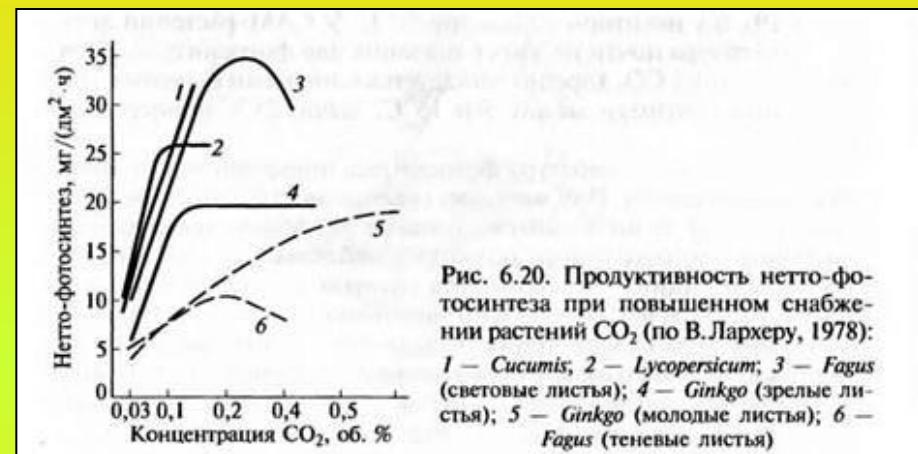


Рис. 6.20. Продуктивность нетто-фотосинтеза при повышенном снабжении растений CO_2 (по В.Лархеру, 1978):
1 — *Cucumis*; 2 — *Lycopersicum*; 3 — *Fagus* (световые листья); 4 — *Ginkgo* (зрелые листья); 5 — *Ginkgo* (молодые листья); 6 — *Fagus* (теневые листья)

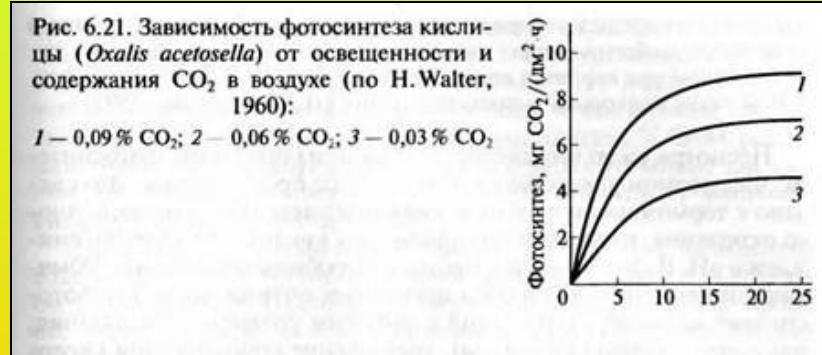


Рис. 6.21. Зависимость фотосинтеза кислицы (*Oxalis acetosella*) от освещенности и содержания CO_2 в воздухе (по Н. Walter, 1960):
1 — 0,09 % CO_2 ; 2 — 0,06 % CO_2 ; 3 — 0,03 % CO_2

ФОТОСИНТЕЗ И ВОДООБЕСПЕЧЕННОСТЬ

Вода — необходимый субстрат для фотосинтеза, но лимитирует его лишь та вода, которая нужна для поддержания необходимого набухания цитоплазмы.

Уменьшение степени набухания тормозит фотосинтез, так как ослабляет и фотохимические, и темновые реакции, снижает активность ферментов.

У слоевищных растений набухание цитоплазмы изменяется вместе с влажностью воздуха

Для фотосинтеза они используют там раннее утро, поглощая росу и влагу воздуха до восхода солнца. Пока цитоплазма набухает, они несколько часов фотосинтезируют, а потом высыхают и фотосинтез прекращается.

У высших растений при сильном обезвоживании цитоплазмы фотосинтез тоже снижается.

При обезвоживании тurgор устричных клеток ослабевает, поэтому прекращается приток CO₂.

Обычно для фотосинтеза оптимально не полное насыщение водой тканей, а небольшой водный дефицит (около 5 — 20% от полного насыщения) Большой дефицит воды ингибирует фотосинтез, а при 50%-м содержании воды от полного насыщения он прекращается.

ФОТОСИНТЕЗ И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Минеральное питание влияет на интенсивность углеродного обмена и прямо, и косвенно.

Прямое действие связано с тем, что они входят в состав ферментов, пигментов или непосредственно участвуют в фотосинтезе как активаторы.

Mn служит активатором фотолиза, K связан с переносом энергии через мембранны тилако-идов, N и Mg входят в состав хлорофилла, Fe, Co и Cu содержатся в различных ферментах, а фосфат — в нуклеотидах.

Недостаток минеральных веществ или нарушение соотношения между ними может повлиять на количество, размеры, ультраструктуру хлоропластов и содержание хлорофилла. Из-за низкого содержания хлорофилла световые растения уже не могут использовать сильный свет и ведут себя как теневые.

Минеральное питание оказывается на газообмене, влияя на реакции устьиц, анатомическое строение, размеры и продолжительность жизни листьев.

5. Экологические группы растений по отношению к свету

Группы растений по отношению к свету:

гелиофиты (от греч. *helios* — солнце), или световые (светолюбивые),

сциофиты (от греч. *skia* — тень), или теневые (тенелюбивые),

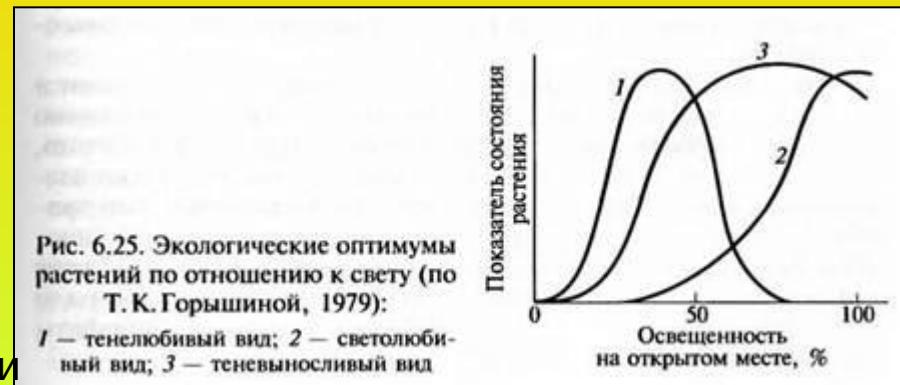
теневыносливые

У гелиофитов оптимум находится в области почти полного освещения, и сильное затенение их угнетает.

Это растения открытых мест — жарких пустынь, тундр, высокогорий, скал и каменистых осыпей,rudералы пустырей и обочин дорог, большинство культурных растений открытого грунта и сорняков, многие прибрежные и водные растения с надводными листьями, деревья первого яруса и ранневесенние травы лиственных лесов. Гелиофитами являются, в частности, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), береза повислая (*Betula pendula*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), очиток едкий (*Sedum acre*) и др.

Границы между дискретными экологическими группами условны: различают облигатные гелиофиты, не выносящие затенения, и факультативные, хорошо растущие и при небольшом затенении.

Теневыносливые растения имеют широкую экологическую амплитуду по отношению к свету, и их точнее называть свето- и теневыносливыми. К ним относятся многие лесные травы.



В оптимальных природных условиях теневыносливость вида обычно выше.

в северных частях ареала виды средней полосы более светолюбивы, чем в южных.

Возрастание светолюбия при понижении температуры по мере продвижения растений к полюсу — одна из причин смены местообитаний некоторых видов на более освещенные.

*сныть (*Aegopodium podagraria*), один из наиболее теневыносливых видов дубрав, на севере России обитает на опушках и лугах.*

Аналогично отношение растений к свету и при подъеме в горы.

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ РАСТЕНИЙ ПОД ДЕЙСТВИЕМ СВЕТА.

Растения и их части, развивающиеся на полном свету, анатомо-морфологически отличаются от теневых.

Выделяют черты **гелиоморфоза** (или **фотоморфоза**) — формообразования под действием света.

ГЕЛИОФИТЫ – побеги более толстые, с хорошо развитой ксилемой и механической тканью. Корни их более длинные и разветвленные. Большинство светолюбивых древесных пород — анемохоры с мелкими семенами, и всходы их лучше выживают на оголенной почве или под изреженным покровом низких трав. Прямой яркий свет тормозит рост в длину. Междоузлия трав-светолюбов нередко укорочены, что ведет к образованию розеточности, в сочетании с сильным ветвлением приводит к подушковидности.

СЦИОФИТЫ – более крупные листья. При недостатке света стебли аномально вытягиваются, приобретают бледную окраску и мелкие листья. Утолщение и одревеснение их в затенении отстает от нарастания в длину. Побеги этиолированными

6. Фотопериод и фотопериодические реакции растений

ФОТОПЕРИОД — продолжительность светлого времени суток, обусловленная вращением Земли вокруг своей оси.

В высоких широтах растения растут в условиях длинного дня, а в низких — короткого дня.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ - способность организмов реагировать на суточный ритм освещения (соотношение светлого и темного периодов)

Выражается в изменении процессов роста и развития при изменении длины дня и обеспечивает адаптацию онтогенеза растений к сезонным особенностям климата.

Длина дня - как часы, показывающие лучшее время для перехода к цветению или для подготовки к неблагоприятному сезону.

Основной критерий - стимулирование некоторой продолжительностью дня перехода к генеративной фазе развития.

*для хризантемы (*Chrysanthemum*) критическая длина дня, обеспечивающая цветение, составляет 14 ч 40 мин, но уже при 13 ч 50 мин бутоны не образуются.*

Важен также характер изменения дня (укорачивающийся или удлиняющийся).

у ряда многолетних злаков переход к цветению стимулируется удлинением дня весной.

ТИПЫ РАСТЕНИЙ ПО ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Растения короткого дня - для перехода к цветению нужно менее 12 ч света в сутки.

большей частью растения низких широт. Перенесенные в высокие широты, они имеют ненормальное развитие: сильно вытягиваются, развивают мощную вегетативную массу, но позднее зацветают или не цветут.

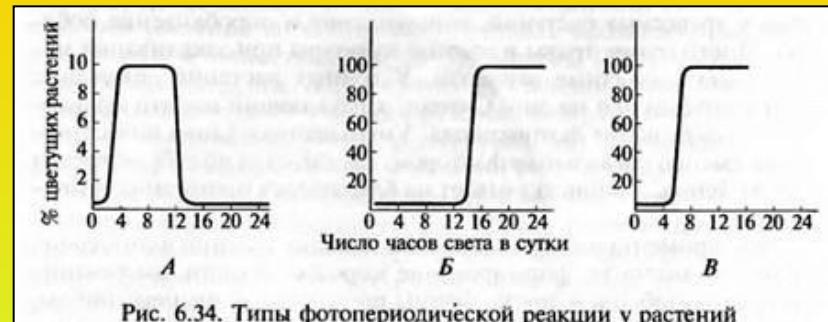


Рис. 6.34. Типы фотопериодической реакции у растений (по Б. С. Мошкову, 1961):
А — короткодневный (у периллы — *Perilla*); Б — длиннодневный (у шпината — *Spinacia*); В — нейтральный (у горчицы — *Sinapis*)

Культурные короткодневные растения: соя, рис (*Oryza sativa*), просо (*Panicum*), бобы (*Vicia faba*), лук (*Allium sera*), свекла (*Beta vulgaris*), хлопчатник (*Gossypium*), конопля (*Cannabis sativa*), табак (*Nicotiana*).

Растения длинного дня зацветают, когда продолжительность дня более 12 ч.

В условиях короткого дня эти растения дают большую вегетативную массу, но не цветут. У них часто укорачиваются междуузлия.

многие дикорастущие виды приполярных и умеренных широт: (белена — *Hyoscyamus niger*), **культурные растения** (ржь, пшеница, ячмень, овес, редис, картофель, хризантема).

Нейтральные растения - безразличны к длине фотопериода

Их цветение не зависит от длины дня и наступает при любой продолжительности освещения, кроме очень короткой, ведущей к голоданию.

одуванчик (*Taraxacum officinale*), ряд культурных растений (гречиха — *Fagopyrum esculentum*, горох — *Pisum sativum*, томаты — *Lycopersicon*, некоторые сорта хлопчатника — *Gossypium*).