

ЭКСПОЗИЦИОННЫЙ КОМПЛЕКС БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Экспозиционный комплекс «Экологическая тропа с фрагментами модельных фитоценозов» в Учебном ботаническом саду Пермского государственного национального исследовательского университета включает ряд тематических коллекций открытого и закрытого грунта, выстроенных в ландшафтном стиле по эколого-географическому и ресурсоведческому принципам. Основное требование, использованное при подборе растений, – типичность для того или иного фитоценоза или природной зоны, а также возможность демонстрации адаптаций к определенному набору экологических факторов и межвидовых взаимоотношений. Кроме того, одним из приоритетных направлений при комплектации экспозиций является возможность использования экспонируемых растений в различных сферах хозяйственной деятельности.

Экспозиции открытого грунта

Экскурсионный кластер открытого грунта в Ботаническом саду Пермского университета включает 10 основных экспозиций экологической тропы: «Эфемероиды», «Лианы», «Плоский рокарий», «Альпинарий», «Водоем и прибрежно-водная растительность», «Болото», «Теневой сад и опушка», «Экспозиция дальневосточной флоры», «Виды растений Красной книги РФ и Пермского края», «Миксбордер мезофитов непрерывного цветения». Экспозиции «Водоем и прибрежно-водная растительность», «Болото» и «Теневой сад» представляют собой искусственно созданные элементы природных фитоценозов. В остальных экспозициях кроме местных видов растений используется широкий круг интродуцентов тех же экологических групп, в том числе культивары отечественной и мировой селекции. Всего в экспозиционном комплексе открытого грунта демонстрируется свыше 4000 таксонов высших растений умеренной и сопредельных климатических зон.

Экскурсионный маршрут «Экологическая тропа с фрагментами модельных фитоценозов умеренной и сопредельных климатических зон» протяженностью 300 м начинается в юго-западной части экспозиционной зоны Учебного ботанического сада с демонстрации приспособительных способностей различных групп растений к важнейшим лимитирующим экологическим факторам: свету и почвенной влаге (воде).

1. Экологические группы растений по отношению к свету

По отношению к важнейшему экологическому фактору – свету – выделяют три экологические группы растений: **световые виды (гелиофилы), теневыносливые виды и теневые (сциофиты)**. Соответственно местообитаниям у растений выработались приспособления к тем или иным условиям светового режима. У светолюбивых растений листья обычно мельче и толще, чем у теневых и теневыносливых видов. Их листья различаются также по анатомо-морфологическому строению, физиологическим функциям (структуре ассимиляционных тканей, строению хлоропластов) и по другим признакам. Процесс фотосинтеза у световых растений идет более энергично при сильном освещении, а теневые листья лучше «работают» при слабом свете. Листья теневых растений, по сравнению со световыми, содержат повышенное количество хлорофилла. Это хорошо заметно уже по внешнему виду листьев, обычно в затемнении имеющих более густую темно-



Экспозиция открытого
грунта

зеленую окраску. Наглядным примером адаптации к световому режиму служит сезонный диморфизм листьев у одной и той же особи, например, у медуницы неясной (*Pulmonaria obscura*), развивающейся еще в необлиственном лесу при сильном освещении и в тени при полном разворачивании листьев у древесных пород. Весенние листья у нее мелкие, сидячие, их можно охарактеризовать как световые, а летние с более широкой пластинкой – как теневые.

Светолюбивые растения встречаются на открытых местообитаниях или хорошо освещаемых местах. Это растения пустынь, тундр, высокогорий, степные и луговые травы, прибрежные и водные растения с плавающими листьями, большинство культурных растений открытого грунта и сорняков и др. В лесной зоне деревьями-гелиофилами являются прежде всего растения первого яруса. Одним из примеров светолюбивых растений являются так называемые эфемероиды – раннецветущие многолетники степей и пустынь, оканчивающие вегетацию до наступления высоких летних температур, а также ранневесенние растения листопадных лесов, заканчивающие цветение и вегетацию до разворачивания листвы на деревьях. Знакомство с экологической тропой начинается с демонстрации именно этой группы растений.

Эфемероиды представлены многолетними травянистыми растениями, вегетирующими и цветущими только весной. Летом их надземные побеги полностью отмирают, а до следующей вегетации в почве сохраняются лишь подземные запасующие органы – луковицы, клубни, корневища. Эфемероиды характерны для сухих областей (степей, полупустынь и пустынь) и широколиственных лесов обоих полушарий. Их краткая вегетация в столь разнородных природных условиях обусловлена разными экологическими факторами.

Эфемероиды степей и пустынь как бы «убегают» от жары и сухости почвы, а живущие под пологом широколиственного леса – от затенения, наступающего вслед за разворачиванием листьев у древесных пород. По своей природе те и другие являются светолюбивыми растениями, а по отношению к фактору увлажнения почвы относятся к экологическому классу мезофитов. Им свойственны широкие листовые пластинки и интенсивная транспирация во время вегетации.

Особого внимания заслуживают степные и пустынные весенние эфемероиды. К этой группе принадлежат растения, ранней весной покрывающие степи и пустыни разноцветным цветущим ковром. К ним относятся, например, тюльпаны (*Tulipa*), гиацинты (*Hyacinthus*), крокусы (*Crocus*), мускари (*Muscari*), пушкинии (*Puschkinia*), хионодоксы (*Chionodoxa*), гусиные луки (*Gagea*), птицемлечники (*Ornithogalum*), рябчики (*Fritillaria*) и др. Это виды с чрезвычайно краткой вегетацией, продолжающейся иногда не более 4–6 недель, и длительным периодом покоя, который они переносят в виде покоящихся луковиц, клубней, корневищ. На первый взгляд эти растения трудно отнести к мезофитам, поскольку они в основном распространены в областях жаркого и сухого климата. Однако



Pulmonaria obscura



Chionodoxa luciliae



Tulipa greigi



Corydalis bracteata

благодаря очень ранним срокам вегетации им удается избежать засухи. Сезонное развитие у степных видов начинается сразу после снеготаяния, а у пустынных эфемероидов (в случае мягкой зимы) – уже в феврале. Вегетация заканчивается у этих растений в конце весны и в самом начале лета, еще до наступления сильной жары и засухи. Затем следует длительный летний покой. Благодаря такому сдвигу сезонного цикла развития по отношению к обычному ритму умеренных широт степные и пустынные эфемероиды занимают сезонную экологическую нишу, хорошо обеспеченную влагой, и относятся к мезофитам.

К мезофитам принадлежат и ранневесенние эфемероиды широколиственных лесов Северной Америки, Западной Европы, Европейской части России и Дальнего Востока. При этом весенняя экологическая ниша под пологом леса представлена различными светолюбивыми эфемероидами с характерной краткой, всего в несколько недель, вегетацией и последующим длительным покоем. Сдвиг вегетации на раннюю весну у них обусловлен не столько условиями увлажнения, сколько сезонной динамикой освещенности под пологом леса. Вегетируя после снеготаяния в условиях избытка почвенной влаги, лесные эфемероиды имеют не только типичные мезофильные, но отчасти и гигрофильные черты. Примерами таких растений могут служить: пролеска сибирская (*Scilla sibirica*), хохлатки (*Corydalis*), кандык сибирский (*Erythronium sibiricum*), ветреница лютиковая (*Anemone ranunculoides*), галантус снежный (*Galanthus nivalis*), белоцветник весенний (*Leucojum vernalis*), чистяк весенний (*Ficaria verna*) и др., которые прорастают и начинают цвести сразу после таяния снега в лесу, а ко времени полного развития листвы на деревьях и установления тени уже заканчивают вегетацию и теряют надземные части. Период глубокого затенения эти эфемероиды переживают в состоянии летнего покоя в виде подземных органов – луковиц, клубней, корневищ. Данная группа эфемероидов может служить примером адаптации видов к временному затенению, которая заключается в прохождении вегетационного периода в наиболее светлый промежуток времени благоприятного ранневесеннего сезона. Это сопровождается сдвигом всего годового цикла развития эфемероидов, не совпадающего с обычной сезонной ритмикой, характерной для летневегетирующих растений.

Ранневесенняя вегетация дает возможность растениям избежать затенения под пологом леса, но зато требует повышенной холодостойкости, способности к быстрому росту и развитию при низких температурах, заблаговременной подготовки к цветению. «Подснежники» в течение короткой вегетации неоднократно переносят весенние ночные заморозки: цветки и листья промерзают до стекловидно-хрупкого состояния и покрываются инеем, но уже через 2–3 часа после восхода солнца оттаивают и возвращаются в обычное состояние.

Ранневесеннее цветение обусловлено заблаговременной подготовкой к этому важному процессу. Уже в начале зимы у



Crocus sp.



Puschkinia scilloides



Erythronium sibiricum



Scilla sibirica

эфемероидов начинается рост побегов со сформировавшимися внутри бутонами вначале в промерзшей почве, а затем над почвой, внутри снежного покрова. Даже зимой у них не прекращается формирование генеративных органов. По мере приближения сроков снеготаяния скорость «подснежного роста» заметно возрастает. В пору раннего «предвесенья», когда лес кажется еще совсем безжизненным, под снеговым покровом над почвой уже возвышаются тысячи ростков пролески (*Scilla*) и гусиного лука (*Gagea*), достигающих к этому времени 2–7 см высоты и готовых начать цветение, как только сойдет снег. При этом образование хлорофилла у ранневесенних эфемероидов начинается еще под снегом при низких температурах порядка 0°C.

Как правило, характерная темная окраска ростков эфемероидов способствует повышению температуры растения. Такая окраска содействует увеличению поглощения солнечной радиации, что, в свою очередь, благоприятствует достаточно интенсивному фотосинтезу в солнечные, но еще холодные весенние дни. Даже под снегом, точнее под его тонким слоем, темноокрашенные части зимующих эфемероидов нагреваются солнечными лучами. Это приводит к образованию полостей и «парничка» вокруг растений и более быстрому протаиванию снежной корки над ними.

Большинство эфемероидов лиственных лесов являются энтомофилами. Они опыляются медоносной пчелой, дикими одиночными пчелами, шмелями, осами, мухами-сирфидами, мелкими жуками. Привлечению насекомых-опылителей способствует яркая окраска их околоцветника, приятный запах и сравнительно обильное выделение нектара. Эфемероиды являются одними из первых нектароносов и пергоносов в ранневесеннее время.

Эфемероиды известны во многих семействах цветковых растений. Наиболее обычны они среди лилейных (*Liliaceae*), амариллисовых (*Amaryllidaceae*), ирисовых (*Iridaceae*), лютиковых (*Ranunculaceae*) и др.

Теневыносливые и тенелюбивые растения довольствуются меньшим количеством света. **Тенелюбивые** виды (**сциофиты**) лучше фотосинтезируют при слабой освещенности и не выносят яркого света. К этой группе принадлежат виды сильнозатененных местообитаний (нижние затененные ярусы сложных растительных сообществ, например, таежных ельников, лесостепных дубрав, тропических лесов, сине-зеленые водоросли, живущие в почве, и др.). На полном свету сциофиты находятся в подавленном состоянии из-за того, что они не могут быстро производить хлорофилл. Свет непрерывно разлагает хлорофилл, в результате чего листья у них бледнеют и в дальнейшем отмирают. Кроме того, на полном свету теневые растения настолько быстро теряют воду посредством транспирации, что вынуждены закрывать устьица, а это прекращает фотосинтез и ведет к «голоданию». При этом некоторые из них, например, заячья кислица (*Oxalis acetosella*), способны к защитным движениям: изменению положения



Gagea lutea



Muscari botryoides



Ficaria verna



Oxalis acetosella

листовых пластинок при попадании на них сильного света. Так, в еловом лесу с разреженным пологом нередко можно видеть, что у заячьей кислицы при попадании яркого солнечного света листья складываются так, что их доли приобретают вертикальное положение. В Ботаническом саду сциофиты представлены в виде фрагмента модельного фитоценоза темнохвойного леса и в экспозиции под названием «Теневой сад».

Теневыносливые растения имеют достаточно широкую экологическую амплитуду по отношению к свету, поэтому их можно называть свето- и теневыносливыми. Они лучше растут и развиваются при полной освещенности (или близкой к ней), но они также хорошо адаптируются и к слабому свету. Это наиболее распространенная и очень пластичная группа.

К теневыносливым растениям относятся такие хорошо известные виды, как ландыш майский (*Convallaria majalis*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), бруннера сибирская (*Brunnera sibirica*), большинство таежных папоротников, виды волжанки (*Aruncus*), большинство колокольчиков (*Campanula*) и мн. др.

Удачным примером формирования адаптаций к недостатку света являются лианы – растения, компенсировавшие свою неустойчивость в вертикальном направлении формированием различных приспособлений для закрепления на опоре: круговое вращение стебля, корнелазание и листолазание, а также развитие усиков листового и стеблевого происхождения. Участок лиан – следующий элемент экологической тропы.

Большинство лиан относятся к теневыносливым растениям, хотя подъем лиан кверху обычно объясняется их стремлением к свету. Тем не менее обычные места произрастания хмеля обыкновенного, типичной лианы умеренной зоны, по кустарникам, лесам, оврагам, по ивнякам едва ли можно назвать светлыми.

Лианы (от испанского «лиар» – обвивать, виться) – лазающие и вьющиеся растения. Это широкое понятие, в него ботаники включают все вьющиеся и лазающие растения, имеющие многообразные способы прикрепления к опоре.

Жизненная форма лианы встречается в самых разных систематических группах. Но всех их объединяет некоторая общность строения, главным образом стебля – гибкого, неспособного самостоятельно держаться вертикально. Для него нужна опора, вокруг которой он обвивается либо цепляется за нее с помощью листьев, усиков, шипов, корней и других приспособлений. Стебли большинства лиан, как правило, быстро растут в длину и незначительно в толщину, имеют сильно вытянутые междоузлия. Интересно и внутреннее строение лиан. Древесина основного побега у них обычно состоит из сосудисто-волокнистых пучков, окруженных более мягкой тканью. Поскольку лианы вынуждены тянуть воду нередко на протяжении десятков метров, их сосуды представляют собой простые перфорации (одиночные сквозные отверстия в клеточных оболочках). В целом проводящие пучки



Asarum europaeum



Brunnera sibirica



Matteuccia struthiopteris



Vitis amurensis

достаточно широки, их отверстия видны даже невооруженным глазом. Ствол лиан не только снаружи, но и внутри напоминает канат, сочетая в себе гибкость с большой прочностью на растяжение.

Подъем лиан вверх объясняется лишь их стремлением к свету. Но как объяснить в таком случае, что усики, стебли и придаточные корни как бы «отворачиваются» от солнца и направляют свой рост в сторону затенения? Почему, если установить около лианы опору в условиях достаточного освещения, она все равно энергично взбирается вверх? Некоторые исследователи не без основания считают второй причиной возникновения приспособительных органов у лиан поиск опоры.

Если деревья с лиановидным стволом, использующие соседние растения как опору, распространены исключительно во влажных тропиках, то вьющиеся кустарники, полукустарники, полукустарнички, травы встречаются повсеместно, кроме полярной и альпийской зон, пустынь и степей.

Многообразие лиан, их экологические особенности наиболее полно отражает следующая классификация данной жизненной формы по способу лазания.

Опирающиеся лианы – специальных органов для крепления на опоре не имеют. Побеги у них закрепляются на опорах часто с помощью колючек, шипов. В эту группу входят, например, плетистые розы (*Rosa*), ежевика (*Rubus caesius*), дереза (*Lycium chinense*) и др.

Корнелазящие – закрепляются на опоре с помощью придаточных корней, которые обычно развиваются во влажной среде и при затенении со стороны, обращенной к опоре. Большинство видов этой группы лиан происходит от растений с ползучими укореняющимися побегами. Как правило, их развитие связано с наличием скал или толстых стволов деревьев. Примером могут служить некоторые плющи (*Hedera*) и гортензии (*Hydrangea*), фикусы (*Ficus*), камписис (*Campsis*), кактус селеницереус (*Selenicereus grandiflorus*) и др.

К вьющимся относится наибольшее количество лиан. Они характеризуются круговым вращением стеблей и действием отрицательного геотропизма, который заставляет побег подниматься вверх, но не позволяет ему обвивать горизонтальные или сильно наклоненные подпорки. Геотропизм – способность органов растений принимать определенное положение под влиянием земного притяжения. Геотропизм определяет вертикальное направление осевых органов растения: главного корня – прямо вниз (положительный геотропизм), главного стебля – прямо вверх (отрицательный геотропизм).

Вьющимся лианам свойственны большая длина растущей зоны стебля и междоузлий, медленное развитие листьев, заложенных в верхней части, интенсивный и продолжительный рост, бичевидная форма побегов. Часто наблюдается их диморфизм: удлиненные, как правило, вегетативные вьющиеся стебли часто имеют недоразвитые чешуевидные листья, а укороченные невьющиеся генеративные покрыты зеленой



Clematis serratifolia



Parthenocissus inserta



Clematis x hybrida
cv. *Ville de Lyon*



Clematis x hybrida
cv. *Восток*

фотосинтезирующей листвой. Примерами вьющихся лиан могут служить актинидия (*Actinidia*), лимонник китайский (*Schizandra chinensis*), жимолость каприфоль (*Lonicera caprifolium*) и др.

Усконосные лианы характеризуются наличием усиков, которые при длительном соприкосновении с твердой опорой обхватывают ее. По морфологическому строению усики бывают листового и стеблевого происхождения. Иногда на концах разветвленных усиков имеются каллюсообразные вздутия, с помощью которых они прирастают к опоре. Характерный пример – растения семейства виноградовые (*Vitaceae*): ампелопсисы (*Ampelopsis*) и партеноциссусы (*Parthenocissus*). У них вздутия на концах усиков при достижении твердой поверхности выпускают клейкое вещество. Оно настолько высокого качества, что отделить побег даже от полированного дерева, железа, стекла невозможно, не разорвав усики. Подобные выделения имеют и придаточные корни лазящих лиан. Однако с физиологической стороны образование липких дисков, подушечек и т.п. не изучено до сих пор.

Часто из этой группы выделяют лианы - *листолазы*. Они имеют нормально развитые листовые пластинки, но их черешки способны захватывать опору, обвиваться и закрепляться на ней. Через 2-3 дня такой черешок сильно вздувается, утолщаясь почти вдвое, и приобретает исключительную упругость и твердость. Зимой листовые пластинки у листопадных видов этой группы лиан отваливаются, а черешки остаются на опоре в течение двух и более лет. Они обнаруживают любопытное сходство с настоящими усиками, так как чувствительны к прикосновению, самопроизвольно движутся и в конце концов сокращаются в спираль. Среди листолазов можно назвать клематисы (*Clematis*), княжики (*Atragene*), настурции (*Tropaeolum*).

Усики чаще всего бывают листового происхождения. У тыквы (*Cucurbita pepo*), например, это средняя жилка листа, у гороха (*Pisum*) и вики (*Vicia angustifolia*) – три верхние дольки. В поисках опоры усик совершает круговые движения. После надежного прикрепления свободная нижняя часть усика винтообразно извивается, подтягивает побег, а затем следует ее анатомическое изменение (образование механической ткани, одревеснение, утолщение) и она превращается как бы в прочную эластичную пружинку. Приспособления, подвижно соединяющие лиану с опорой, приносят ей огромную пользу, особенно при сильных порывах ветра. Усики же, не нашедшие опоры, обычно также завиваются, но гораздо медленнее. Иногда они остаются травянистыми, отчлениются и опадают.



Clematis × *hybrida*
cv. *Сизая птица*



Clematis × *hybrida*
cv. *Надежда*



Atragene macropetala
cv. *Maidwell Hall*

2. Экологические группы растений по отношению к воде

Другим важнейшим экологическим фактором в жизни растений является вода.

По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения и выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основных экологических типа: **ксерофиты, гигрофиты и мезофиты**. В соответствии с этим в экологическую тропу включены экспозиции альпинария, водоема и торфяного болотца.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги – почвенную и атмосферную засуху. Они распространены, обильны и разнообразны в областях с жарким и сухим климатом – в сухих степях, пустынях, высокогорьях и др. Типичными представителями экологической группы ксерофитов являются растения высокогорий и пустынь, представленные экспозициями «Плоский рокарий» и «Альпинарий». Растения-альпийцы – гелиофилы, поскольку они требовательны к свету. По отношению к фактору влаги большинство из них являются ксерофитами. Об этом свидетельствуют обильное опушение на вегетативных органах, подушечная форма роста, мелкие, узкие, сильно редуцированные с мощными покровными тканями листовые пластинки, препятствующие повышенному испарению. По отношению к почвенному фактору многие из них относятся к литофитам. Часто в их жизни преобладающее значение имеют физические свойства субстрата.

Большую роль в жизни ксерофитов играют разнообразные приспособления к условиям недостатка влаги. Обычно у них сильно развита корневая система, что помогает растениям увеличивать поглощение почвенной влаги. Кроме того, от больших потерь влаги на транспирацию листья у ксерофитов, как правило, защищены мощными покровными тканями – толстостенной, иногда многослойной эпидермой, часто имеющей войлочное опушение как у большинства растений-альпийцев, а также у многих шалфеев (*Salvia*), полыней (*Artemisia*), у вероники седой (*Veronica incana*), коровьяка «медвежье ушко» (*Verbascum thapsus*) и др. У ксерофитов устьица защищены от чрезмерной потери влаги и расположены в специальных углублениях в ткани листа («погруженные устьица»), иногда снабженных волосками и другими дополнительными защитными устройствами. При достаточном водоснабжении большинство ксерофитов имеют довольно высокую транспирацию, однако при наступлении засушливых условий (в жаркие и сухие полуденные часы, в периоды длительных летних засух) они сильно сокращают ее. Выживанию ксерофитов в районах с малым количеством осадков способствует также выработка сезонных ритмов, позволяющих растениям использовать для вегетации наиболее благоприятные периоды года и резко замедлять жизнедеятельность во время засухи.

К группе ксерофитов относят также суккуленты. Это растения с сочными мясистыми листьями или стеблями,



Экспозиция «Водоем»



Draba lasiocarpa



Sedum album



Sedum ishidae

содержащими сильноразвитую водоносную ткань. Суккуленты распространены главным образом в сухих областях: пустынях Центральной и Южной Америки, Южной Африки, по берегам Средиземного моря. Во флоре умеренных широт суккулентов очень мало – чаще всего это мелкие растения из родов очиток (*Sedum*) и молодило (*Sempervivum*). С представителями этой экологической группы можно познакомиться на примере растений альпинария.

Различают листовые суккуленты (виды семейства толстянковые *Crassulaceae* и др.) и стеблевые (кактусы, молочаи и др.). Корневая система у суккулентов развита слабо. Основной способ преодоления засушливых условий у них – это накопление больших запасов воды в «сочных» тканях. Обводненность тканей суккулентов очень высока и достигает 95-98 %.

Внешний облик суккулентов обусловлен защитными приспособлениями, направленными на сокращение транспирации. Утолщение листьев и стеблей и приближение их к шарообразной, а для удлиненных – к цилиндрической форме – это способ сокращения площади испаряющей поверхности при сохранении необходимой массы. В дополнение к этому у многих суккулентов поверхность защищена восковым налетом, часто опушена.

Суккуленты чрезвычайно экономно расходуют воду – транспирация у них чрезвычайно мала. Из-за ограниченной транспирации и других причин интенсивность фотосинтеза у этих растений невелика, вследствие чего их рост и развитие происходят очень медленно.

Экспозиция ксерофитов в ботаническом саду представлена плоским рокарием, выполненным в виде каменистой стенки-клумбы для демонстрации особенностей суккулентов, почвопокровных и подушковидных растений высокогорий, а также в виде фрагмента модельного фитоценоза «Рокарий с элементами предгорий» («Альпинарий»), который наилучшим образом показывает структуру горных сообществ, зональность и ярусность расположения растительности, морфологические особенности отдельных групп растений.

Гигрофиты – растения избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы. При большом разнообразии местообитаний, особенностей водного режима и анатомо-морфологических черт всех гигрофитов объединяет отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность выносить даже незначительную ее потерю. Гигрофитам свойственны тонкие нежные листовые пластинки с небольшим количеством почти всегда широко открытых устьиц, обильная транспирация при слаборазвитой водопроводящей системе, тонкие слаборазветвленные корни. Черты гигрофитов имеют травянистые растения темнохвойных лесов, такие как заячья кислица (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), цирцея альпийская (*Circaea alpina*) и др. К гигрофитам можно отнести и виды, растущие на открытых и хорошо освещенных местообитаниях,



Saxifraga decipiens



Caltha palustris



Lythrum salicaria



Butomus umbellatus

но в условиях избытка почвенной влаги – близ водоемов, в долинах рек, в местах выхода грунтовых вод и т.д. В отличие от лесных теневых гигрофитов их называют световыми гигрофитами. Это калужница болотная (*Caltha palustris*), плакун-трава (*Lythrum salicaria*) и др.

Экологическая группа гигрофитов представлена во фрагментах модельных фитоценозов водоема и торфяного болотца. Для растений, обитающих в водоемах, вода не только необходимый экологический фактор, но и непосредственная среда обитания. Поэтому водные растения выделяют в группу гидрофитов. По образу жизни и строению среди них различают погруженные растения и растения с плавающими листьями. Погруженные растения подразделяются на укореняющиеся в донном грунте, например, телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum*) и др. и взвешенные в толще воды, например, роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*), пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*), а также многочисленные виды планктонных водорослей. Растения с плавающими листьями используют частично водную, частично воздушную среду. Из них укореняются в грунте кувшинки (*Nymphaea*), кубышки (*Nuphar*), рдесты (*Potamogeton*). Многие виды наряду с плавающими на поверхности воды листьями имеют и подводные, например, папоротник сальвиния плавающая (*Salvinia natans*). Плавают на поверхности, не укореняясь, ряски (*Lemna*), водокрас (*Hydrocharis*) и др.

К настоящим водным растениям примыкает группа гелофилов, или амфибий, – «земноводных» растений. Это виды береговых и прибрежных местообитаний с избыточным увлажнением. Они могут расти как в воздушной среде, так и частично погруженными в воду, а также выносить полное временное заливание водой. Примерами гелофилов могут служить растения прибрежной полосы пресноводных водоемов: стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), частуха (*Alisma plantago-aquatica*), сусак (*Butomus umbellatus*), поручейник (*Sium latifolium*), ежеголовка (*Sparganium ramosus*) и др. У растений, лишь частично погруженных в воду, хорошо выражена гетерофилия – различающееся строение надводных и подводных листьев на одной и той же особи. Первые имеют черты, обычные для листьев наземных растений, вторые – рассеченные или очень тонкие листовые пластинки. Гетерофилия отмечается у кувшинок, кубышек, стрелолиста и других видов.

У водных растений в процессе эволюции выработался ряд специфических анатомо-морфологических и физиологических приспособлений к столь своеобразной среде обитания. Так, интенсивность света в воде сильно ослаблена, поскольку часть падающей радиации отражается от поверхности воды, а остальная поглощается ее толщей. Недостаток света более всего чувствителен для погруженных и тем более глубоководных растений. В связи с ослаблением света фотосинтез у погруженных растений резко снижается с увеличением глубины.

В воде, кроме недостатка света, растения могут



Sparganium sp.



Nuphar luteum



Nymphaea candida



Iris pseudacorus

испытывать и другое затруднение, существенное для фотосинтеза, – недостаток доступной углекислоты. При интенсивном фотосинтезе растений идет усиленное потребление углекислоты, в связи с чем возникает ее дефицит.

Важный фактор в жизни водных растений – содержание в воде требуемого для дыхания кислорода. Он поступает в воду из воздуха и выделяется растениями при фотосинтезе. При застойном режиме в небольших водоемах вода сильно обеднена кислородом. Для поглощения водными растениями растворенных газов (CO_2 и O_2), а также минеральных веществ необходима большая поверхность контакта с водной средой. По этой причине листья водных растений, погруженные в воду, как правило, сильно рассечены на узкие нитевидные доли (роголистник, уруть, пузырчатка) или имеют очень тонкую просвечивающую пластинку (подводные листья кубышек и кувшинок, погруженные листья рдестов). Все это дает возможность гидрофитам увеличивать отношение площади тела к объему, т.е. развить большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы.

Вода отличается от воздуха большей плотностью, что отражается на строении тела гидрофитов. У наземных растений хорошо развиты механические ткани, обеспечивающие прочность стволов и стеблей. У гидрофитов, напротив, механические ткани сильно редуцированы, поскольку растения поддерживаются самой водой.

Обитание растений в водной среде накладывает отпечаток и на другие стороны их жизнедеятельности. Особый интерес представляет водный режим гидрофитов.

У погруженных растений транспирации нет, а значит, нет и «верхнего двигателя», поддерживающего в растении ток воды (снизу вверх). Однако этот ток, доставляющий к тканям питательные вещества, тем не менее, существует. Выяснилось, что активная роль в его поддержании принадлежит корневому давлению.

Плавающим листьям гидрофитов обычно свойственна сильная транспирация. При этом устьица у них широко открыты и никогда не закрываются полностью, как например, у наземных растений.

У некоторых погруженных растений, не прикрепленных к грунту, корни полностью редуцированы (роголистник, пузырчатка). Корни укореняющихся гидрофитов слабоветвистые, без корневых волосков. Вместе с тем ряд видов имеет толстые и прочные корневища (кубышки, кувшинки), которые играют роль «якоря», хранилища запасных веществ и органа вегетативного размножения.

Коллекция гидрофитов Учебного ботанического сада ПГНИУ представлена в экспозиции «Водоем и прибрежно-водная растительность».

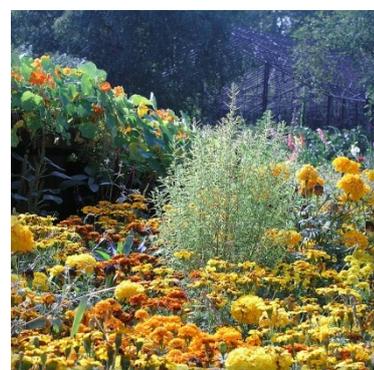
Мезофиты. Эта группа включает растения, произрастающие в средних (т.е. достаточных, но не избыточных) условиях увлажнения. В нее входят растения лугов, травяного покрова лесов, листовенные древесные и



Trollius altissimus



Aquilegia glandulosa



Растения мезофиты



Aruncus dioicus

кустарниковые породы, а также большинство культурных растений (хлебные злаки, овощные культуры, плодово-ягодные, цветочные, декоративные и т.д.). К мезофитам относится также большинство теневыносливых растений, в том числе и лианы.

Мезофитная группа представлена в экспозиционном комплексе Ботанического сада цветочно-декоративными видами, высаженными в опушечной зоне посадок древесных и кустарниковых растений, в подножии альпинариев, а также в отдельной экспозиции «Миксбордер мезофитов непрерывного цветения».

Основные морфолого-анатомические и физиологические черты мезофитов – средние между чертами гигрофитов и ксерофитов, так называемые мезофильные. Обычно имеются хорошо развитые листья, часто с крупными пластинками, слабоопушенными или не опушенными совсем.

Мезофиты открытых, освещенных местообитаний обладают чертами светолюбивых растений, а мезофиты теневых мест – чертами теневыносливых. Так, например, у эфемероидов «светолюбие» сочетается с требованием повышенного увлажнения почв. Поэтому их вегетация и цветение проходят в условиях не только хорошего освещения, но и достаточного почвенного увлажнения в ранневесенний период. Таким образом, эфемероиды являются одновременно гелиофитами по отношению к фактору света и мезофитами по отношению к воде.

Экспозиция «Болото» представляет собой фрагмент растительного сообщества сфагнового болота с типичной структурой и характерным для Пермского края видовым составом растений.

Применительно к экологическому фактору воде растения сфагновых болот относятся к **психрофитам** – растениям влажных и холодных почв. Водный режим растений сфагновых болот крайне своеобразен и резко отличается от особенностей ранее рассмотренных групп. Сфагновые болота представляют такие местообитания, где преимущественно много влаги, но она не вполне доступна растениям. Поэтому у растений сфагновых болот наблюдается несоответствие между приходом и расходом воды. Такие местообитания называют физиологически сухими.

Обилие влаги на сфагновых болотах связано в первую очередь со свойствами сфагнового мха, сфагнума (*Sphagnum*). Наряду с живыми клетками сфагнум имеет систему мертвых гиалиновых клеток, обладающих большой капиллярностью и потому огромной влагоемкостью. Особенно влагоемки головки (верхушки сфагнума со скрученными листочками), которые могут впитывать влаги в 50 раз больше своей сухой массы. Водоудерживающая способность очень велика как у живых сфагновых мхов, так и у отмерших. На болотах в летнее время пересыхает лишь самый поверхностный слой сфагнума. Подстилающий сфагновый покров также хорошо удерживает воду. Таким образом, появляются условия постоянного избыточного увлажнения, при которых отмечается недостаток кислорода, угнетающий дыхание и всасывающую деятельность



Centaurea montana



Calla palustris



Empetrum nigrum



Ledum palustre

корней болотных растений и подавляющий активность микроорганизмов.

Эти особенности болот сильно замедляют разложение органических остатков, которое идет не до конца и приводит к накоплению продуктов неполного разложения (торф). Среди них большую роль играют гуминовые кислоты, окрашивающие торф в темный цвет и придающие болотной воде характерные коричневые и ржавые оттенки. Они обуславливают высокую кислотность торфяных субстратов (pH 4,0–4,5). Слабое разложение растительных остатков приводит к тому, что значительная доля питательных элементов находится в торфе в малодоступной для растений форме. Поэтому растения на сфагновых болотах постоянно испытывают острый недостаток минеральных веществ. Кроме того, в торфе присутствуют некоторые токсические для растений и микроорганизмов продукты разложения, такие как сероводород, метан, издавна называемый болотным газом, и др.

Большое влияние на жизнь растений оказывает тепловой режим торфяников. Малая теплопроводность торфа и теплоизолирующее свойство сфагнового ковра приводят к понижению температуры в корнеобитаемом слое (в среднем на 2–4°C по сравнению с обычной почвой). Вместе с тем поверхность торфа в дневные часы нагревается довольно сильно (до +30–40°C).

Особый фактор для жизни растений на торфе – постоянное нарастание торфяного субстрата. Ежегодный прирост сфагновых мхов может достигать нескольких миллиметров и даже сантиметров, но затем отмершие остатки сильно спрессовываются, так что прирост собственно торфа оказывается в несколько раз меньше. Для растений постоянное нарастание торфа означает, во-первых, опасность погребения надземных частей и, во-вторых, углубление корневых систем и тем самым отдаление их от поверхностного слоя торфа с хорошим водоснабжением.

Совокупность всех этих факторов способствовала строгому отбору растений, которые могут обитать на болотах. Флора болот небогата и весьма постоянна в разных географических областях. Наиболее часто встречающиеся на сфагновых торфяниках растения – это сфагновые мхи, вечнозеленые кустарнички из семейства вересковые (*Ericaceae*): багульник болотный (*Ledum palustre*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), подбел (*Andromeda polifolia*) и др., а также ксерофильные травы, главным образом осоковые.

Внешний облик, анатомическое и физиологическое строение растений сфагновых болот несут яркий отпечаток экологических особенностей торфа как субстрата. В связи с избытком увлажнения и кислородным голоданием в толще торфа корневые системы болотных растений распространены лишь в самых поверхностных горизонтах, иногда в живом сфагновом ковре. Постоянный прирост торфа вызвал у ряда растений способность «перемещать» корни вверх по мере погребения: у кустарничков придаточные корни образуются на



Vaccinium vitis-idaea



Andromeda polifolia



Chamaedaphne calyculata



Oxycoccus palustris

стеблях, у корневищных злаков новые корневища формируются выше старых, у росянки (*Drosera*) перемещается зимующая почка и новая розетка листьев. Сосна не способна к подобному образованию новых корней, чем объясняется ее частое погребение.

Бедность минерального питания на сфагновых болотах связана с появлением именно в этих условиях насекомоядных растений. На европейском континенте – это виды росянок (*Drosera*), на болотах Северной Америки – венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*), саррацения (*Sarracenia*), которые с помощью ловчих аппаратов обеспечивают себе внепочвенный источник азота и других элементов.

Многие болотные кустарнички, такие как карликовая береза (*Betula nana*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), клюква (*Oxycoccus palustris*), багульник (*Ledum palustre*) и другие, микотрофны, т. е. благодаря сожительству с почвенными грибами-микоризообразователями они имеют дополнительный источник получения минеральных веществ. Трудности в водоснабжении у растений сфагновых болот при обилии влаги приводят к появлению у них ярко выраженных ксерофильных черт. Особенно они заметны у болотных кустарничков: опушение у багульника, восковой налет у голубики, подбела, утолщение эпидермиса у брусники и клюквы, узкие листовые пластинки у вереска, водяники (*Empetrum*) и многолетних трав – у пушиц (*Eriophorum*), осок (*Carex*). Подобные черты объясняются физиологической сухостью торфяников. При физическом обилии влаги такие особенности почвенной среды, как низкая температура, недостаток кислорода в ней, обилие токсичных веществ, приводят к тому, что практически влага недоступна для растений. Наряду с физиологической сухостью в жизни растений на сфагновом торфянике большую роль играют и периоды физической сухости, когда сильно пересыхают самые верхние слои сфагнума, где расположены корневые системы. Совокупность этих условий и определила ксероморфный облик растений сфагновых болот.



Eriophorum vaginatum