

Физиологические основы световыносливости растений

Уже лет 150 как в биологической науке прочно установился принцип разделения растений на светолюбивые и теневыносливые. Начало такому делению было положено работами немецких ученых середины и конца XIX века.

Такое деление кажется само собой разумеющимся, так как при естественной смене пород деревьев на вырубках и после пожаров вначале на открытых свету солнца площадях обычно появляются породы деревьев, которые относят к светолюбивым, после чего под их пологом создаются условия для существования «теневыносливых» растений.



Фото 1. Появление кустов березы на вырубках

После того, как теневыносливые растения выросли, они создают под собой еще более сильную тень. У поверхности земли света становится слишком мало, чтобы могли расти любые светолюбивые растения. Затем светолюбивые растения, которые появились в самом начале, постепенно отмирают, и в лесу остаются только «теневыносливые».



Фото 2. Смена пород в естественных условиях

Естественно, что такой подход ориентирует исследователей на поиски «механизмов приспособляемости» растений к условиям слабой освещенности.

Вначале исследователи искали причину теневыносливости на морфологическом уровне, затем на клеточном и далее – на молекулярном. Однако все эти поиски не увенчались успехом.

В конце концов возобладал так называемый «комплексный подход», когда равнозначным представляется все множество условий, в которых растет то или иное растение.

Более того, в [1] Цельникер пишет:

«...Рассматривая значение этих изменений для прироста органического вещества можно сказать, что увеличение листовой поверхности и уменьшение относительного веса неассимилирующих органов способствует увеличению количества ассимилирующего вещества и уменьшению его расходов на дыхание. Следовательно, эти изменения являются адаптивными[1]»

Очевидно, что подход здесь является телеологическим. Естественные изменения в растении в условиях слабой освещенности исследователь истолковывает как полезные для выживания. Он представляет дело таким образом, что теневыносливые растения, как бы приспосабливаясь к недостатку света, выработали некоторые системы, сигнализирующие о недостатке света или об изменениях его спектрального состава, и включающие некие механизмы для компенсации этих неблагоприятных условий.

Эти компенсационные механизмы до сих пор достоверно не выявлены.

Причина этой неудачи состоит, возможно, в том, что сама постановка вопроса о так называемой «теневыносливости» не учитывает эволюционного аспекта проблемы. Изменение климатических условий на всем протяжении филогенеза растительного мира почему-то не принимается во внимание, хотя хорошо известно, что эти климатические условия на Земле на ранних этапах филогенеза растений были совершенно иными.

Как указывает Тахтаджян [2, стр.86] «...климат и формы жизни во время большей части юрского периода были наиболее однообразными за всю историю Земли.

Но в конце юрского периода произошел процесс горообразования, и возникли области засушливого климата. Условия среды усложнялись медленно, но были достаточно велики, и постепенно привели к существенному изменению органического мира. Из-за не вполне ясных причин (подчеркнуто мною, А.В.) господствующие растения юрского периода (голосеменные) уступили свое место покрытосеменным.



Фото 3. Реликтовый древовидный папоротник

Они или полностью вымерли, или отошли на второй план. Господство перешло к покрытосеменным сначала в горах (!), а затем и на равнинах.»



Фото 4. Рододендрон (одно из реликтовых цветковых растений)

И далее: «Водопроводящая система мезозойских голосеменных растений была малоэффективной. Она обеспечивала водой лишь относительно мелкие листья (наподобие хвои)...



Фото 5. Гигантская реликтовая араукария

Общая площадь фотосинтезирующей поверхности у голосеменных была ограничена уровнем развития их водопроводящих тканей, что сильно понижало их выживаемость.

Способность к значительному увеличению производства органического вещества очевидно находится в тесной связи с совершенством водопроводящей системы.”[2, стр. 88-89]

Как и в работе [1] в этих цитатах в неявной форме утверждается, что решающий параметр для выживаемости растения – эффективность фотосинтеза и максимальная производительность.

Если бы это было так, то выведенные человеком высокопроизводительные культуры сельскохозяйственных растений должны были бы очень быстро заменить дикорастущие виды. Однако на практике наблюдается обратное. Следовательно высокая производительность не является решающим фактором выживания.

Обращает на себя внимание интересное обстоятельство. Тахтаджян три раза на протяжении двух страниц упоминает о тесной связи водопроводящей системы в процессе эволюции с видами растений, но нигде не делает напрашивающихся выводов о ее решающей роли.

*

Почему же эти географические перемены способствовали быстрому распространению именно покрытосеменных, а не каких-либо других групп растений?

Прежде всего следует объяснить существенную разницу между голосеменными и покрытосеменными растениями (двумя принципиально разными типами растений), которая далеко не каждому известна.

Наиболее известными растениями класса голосеменных являются сосна и ель. Они размножаются семенами, созревающими под чешуйками шишек. Каждое семечко несет в себе минимальный запас питательных веществ, необходимый для его прорастания. После созревания семян шишки растрескиваются, и семена разлетаются по ветру. В обычных условиях это происходит в относительной близости от растения.

У растений класса покрытосеменных семечко (или группа семян) окружены ПЛОДОМ, который возникает после цветения на месте цветка. «Конструкция» плода может быть самой разнообразной, но в любом случае его наличие привлекает животных, которые эти плоды поедают. В пищеварительном тракте животного семечко не уничтожается, а выходит через некоторое время наружу, чаще всего на значительном расстоянии от базового растения.

Если плод не съедается, то он падает на землю и остается вблизи растения, впоследствии прорастая. Так что хотя яблоко от яблони недалеко падает, но любая свинья способна перенести семечко яблони довольно далеко.

Это ИЗОБРЕТЕНИЕ позволило цветковым (плодоносящим) растениям значительно увеличить свой мгновенный и средний ареал распространения.

Для нас же важно то, что основным условием возникновения плода у цветкового растения является наличие хорошего снабжения цветка (и завязи) водой и питательными веществами, приносимыми из корней. Без такой системы плод, каким бы он ни был, не может образоваться. Вторым по важности параметром, видимо, является некоторая минимальная освещенность, энергия, поступающая от Солнца.

Общеизвестно, что на ранних этапах филогенеза растений земная атмосфера содержала гораздо большее количество углекислого газа, чем теперь. В результате сопутствующего «парникового эффекта» облачный покров был гораздо более плотным, а климат был гораздо более теплым и влажным. Поэтому уровень освещенности был почти в 10 раз меньше, чем в настоящее время.



Фото 6. Примерно так мог выглядеть пейзаж в конце юрского периода

Спектральный состав инсоляции по той же причине был «более красным». В этих условиях многоклеточные растения могли иметь большие размеры даже без специализированных систем водоснабжения. Некоторые из них сохранились до наших дней. Обычно это самые влаголюбивые и «тенелюбивые» растений леса – мхи, хвощи, папоротники.



Фото 7. Гигантский реликтовый папоротник



Фото 8. Гигантский реликтовый древовидный папоротник



Фото 9. Реликтовая араукария

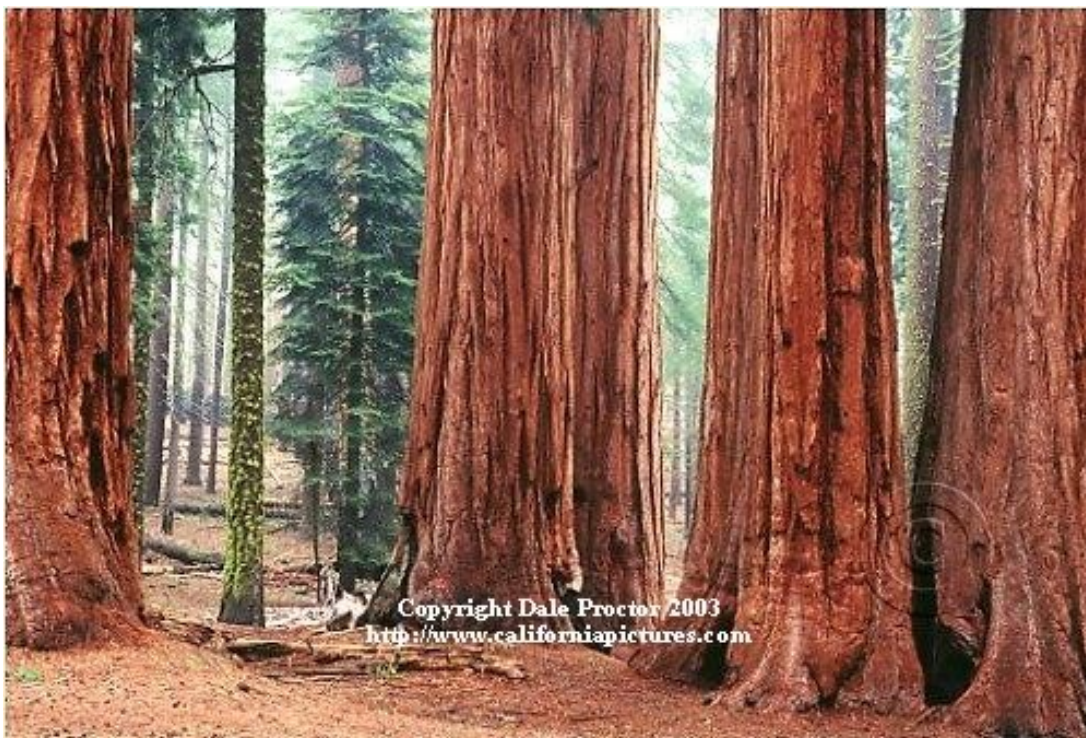


Фото 10. Секвойя

Эти растения не имели развитой системы водопроводящих путей, так как в этом не было никакой необходимости - растения не перегревались светом Солнца.

С течением времени атмосферные условия медленно изменялись. Концентрация кислорода увеличивалась, концентрация углекислого газа уменьшалась. Поэтому уменьшалась плотность облаков, излучение поверхности Земли в космос увеличивалось. Резкому изменению ситуации способствовал произошел процесс горообразования в конце юрского периода, и возникли области засушливого климата.



Фото 11. Появление гор и увеличение освещенности

Средняя температура воздуха у поверхности понижалась, увеличивалась средняя и максимальная освещенность (инсоляция).



Фото 12. Дальнейшее увеличение освещенности в горах

В этих условиях папоротники уже были не в состоянии выживать на открытых пространствах и в верхнем ярусе растительности. Но вовсе не потому, что производительность фотосинтеза была недостаточной, а потому, что листья перегревались прямым солнечным светом.

Дело в том, что фотосинтез может происходить только в довольно узких пределах температур. Хорошо известно явление прекращения фотосинтеза у хвойных растений в жаркие летние дни, которое получило название “полуденная депрессия фотосинтеза”.

Поэтому экологические ниши для тех, кто не мог функционировать в изменившихся условиях, уменьшались. Эти изменения начались в первую очередь в горных районах. В долинах плотность облаков снижалась гораздо более медленными темпами.



Фото 13. Облачность в долинах

Растения, которые могли обеспечить хорошее охлаждение листьев для поддержания их температуры в пределах эффективного фотосинтеза, были более устойчивы к потоку света..

По мере увеличения средней освещенности в долинах, туда спускались с гор растения, все более устойчивые к свету. Их место на горах занимали еще более устойчивые.

Эти растения уже имели средства для эффективного охлаждения листьев. Температура листьев в течение длительного времени могла поддерживаться в пределах, которые необходимы для фотосинтеза.



Фото 14. Горные луга.

Таким образом обширные высокогорные территории оказались очищенными от мощного покрова голосеменных, и их место стали занимать покрытосеменные, более устойчивые к солнечному свету.



Фото 15. Яркое солнце в горах

С этого времени дальнейшая эволюция растительного мира проходит под флагом борьбы растений со все более увеличивающимся потоком света. В растениях происходят кардинальные изменения, среди которых можно выделить несколько основных направлений.

Могла изменяться толщина листа; фотосинтез в верхних слоях многослойной структуры листа прекращался при перегреве, но сами верхние слои защищали от избыточного света более глубоко расположенные слои.

Изменяться могла форма кроны; верхние или боковые ветви прекращали фотосинтез при перегреве, но создавали тень для нижних и внутренних, которые продолжали фотосинтез.



Туя восточная - *Thuja orientalis* Туя западная - *Thuja occidentalis*

Фото 16. Самозащита от света собственной кроной.

Растения использовали и другие способы защиты листьев от прямого солнечного света. Отчаянную попытку защититься хотя бы от вновь появившейся наиболее активной части спектра (синей) демонстрирует голубая ель Chichuahua



Фото 17. Самозащита от синей части спектра

Но развитие водопроводящей системы явилось все же самым надежным, эффективным и поэтому самым распространенным способом защиты листьев от перегрева.

На последнем этапе увеличения освещенности широко распространились травы, у которых вода доставлялась к верхним частям растения не за счет многократного перехода от клетки к клетке из-за разности осмотических давлений, а с помощью капиллярного подъема в очень тонких сосудах. Эта система не позволяла поднять воду на очень большую высоту, как это делали деревья, но зато обеспечивала мощный поток воды и питательных веществ.



Фото 18. Травы.

(Подъем воды до верхней части растения осуществляется за счет капиллярного эффекта в тонких водопроводящих сосудах).



Фото 19. Травы высокогорья

Это позволило им выживать в особо резких климатических условиях при малом периоде вегетации. Травы защищаются от перегрева не только таким способом, но это мы здесь не будем обсуждать.

Если учесть вышеописанные особенности эволюции растений, то их разделение на теневыносливые (ТЛ) и светолюбивые (СЛ) представляется некорректным. Так, например, «тенелюбивая» ель прекрасно растет в южных широтах в высокогорье, где света очень много, но достаточно холодно и ветрено. Одно это уже должно наводить на мысль о понятии световыносливости.



Фото 20. Тянь-шанские ели.

Важность правильной постановки вопроса о светолюбии и световыносливости можно показать при сравнении сосны и березы. И та и другая считаются «светолюбивыми» растениями. Но «светолюбивая» береза не может расти в южных широтах, и на очень бедных питанием и водой почвах. Почему?

Потому что сосна хотя фотосинтез сосны менее продуктивен, чем у березы, но перегрев хвои в жаркое время дня для сосны не очень опасен. В то же время для листа березы даже при хорошо развитом «водопроводе», но при недостатке воды в почве, перегрев может быть смертельным.

Поэтому современные представления о «светолюбии» растений не могут считаться корректными и определенными.

Принятая в настоящее время классификация была бы возможна в случае, если бы изменение уровня солнечной радиации (инсоляции) в филогенезе было бы обратным. То есть в начале эволюции возникли бы «светолюбивые растения», физиологические процессы в которых могли бы происходить только на сильном свете, а уж затем под их пологом или по мере снижения освещенности в филогенезе возникли бы «тенелюбивые».

Тогда можно было бы говорить о «приспособляемости» растений к пониженной освещенности, и о появлении растений, способных выносить недостаток света. Но данные эволюционной науки этого не подтверждают.

Напротив, предложенная нами концепция позволяет связать фотосинтетические свойства растений и строение их водопроводящей и охлаждающей (транспирационной) системы и системы питания. Именно эти вопросы обычно игнорируются при попытках объяснить теневыносливость на физиологическом уровне.

Поэтому мы предлагаем отказаться от классификации растений по теневыносливости и светолюбивости, а пользоваться понятием СВЕТОВЫНОСЛИВОСТИ или СВЕТОУСТОЙЧИВОСТИ (что по-сууществу одно и то же).

Этот термин предложен проф.О.А.Семихатовой (Ленинград) при обсуждении этой статьи с автором. Под СВЕТОВЫНОСЛИВОСТЬЮ можно понимать степень устойчивости вида к интенсивности инсоляции. Безусловно (как отмечала Ю.Л.Цельникер) оно не может быть универсальным параметром, так как устойчивость растения к свету зависит еще и от степени обеспеченности его влагой, питанием и от условий охлаждения листьев (температура воздуха, наличие ветра и пр.). Однако при прочих равных условиях устойчивость к повышению облучения солнечным светом будет разной для разных видов растений.

Все вышеперечисленные выводы и факты полностью «укладываются» в рамки понятия о «световыносливости» растений, которая изменялась в процессе их эволюции вместе с изменением климатических условий на Земле.

О путях повышения световыносливости растений в ходе эволюции.

Данные, приведенные у Ю.Л.Цельникер [1], говорят о том, что у растений существовали по крайней мере три возможности сопротивляться подавлению фотосинтеза при повышении освещенности в процессе эволюции, а именно:

изменение формы кроны

- изменение структуры и формы листьев

- улучшение условия охлаждения листа за счет повышения испарения воды или эфирных масел.

- Эти возможности могли быть использованы в любой комбинации.

Изменение формы кроны.

Если учесть, что рост листьев (хвои) следующего года зависит от количества накопленных веществ в прошлом году, то становится понятной механика формирования различного вида крон даже у голосеменных растений.

Вначале рост верхних побегов не затеняет нижних, и они растут примерно с одной скоростью. Затем увеличение массы листьев в верхней части кроны уменьшает освещенность нижних листьев. Они накапливают все меньше веществ за период вегетации и постепенно отмирают. Ветви среднего яруса постепенно разрастаются до предела их прочности, и пока водопроводящей системе удастся транспортировать воду к листьям и результаты фотосинтеза и отходы жизнедеятельности – от листьев.

Большинство северных пород на открытом месте растут более или менее равномерно в ширину и в высоту. Преимущественный рост в высоту наблюдается только в лесу, где имеет место боковое затенение кроны. В этом случае фотосинтез осуществляется в основном верхним ярусом, и его продукты в этом же верхнем ярусе и остаются. Это приводит к преимущественному росту верхней части ствола. На открытом же месте рост ствола происходит более равномерно и интенсивно по всей высоте ствола.

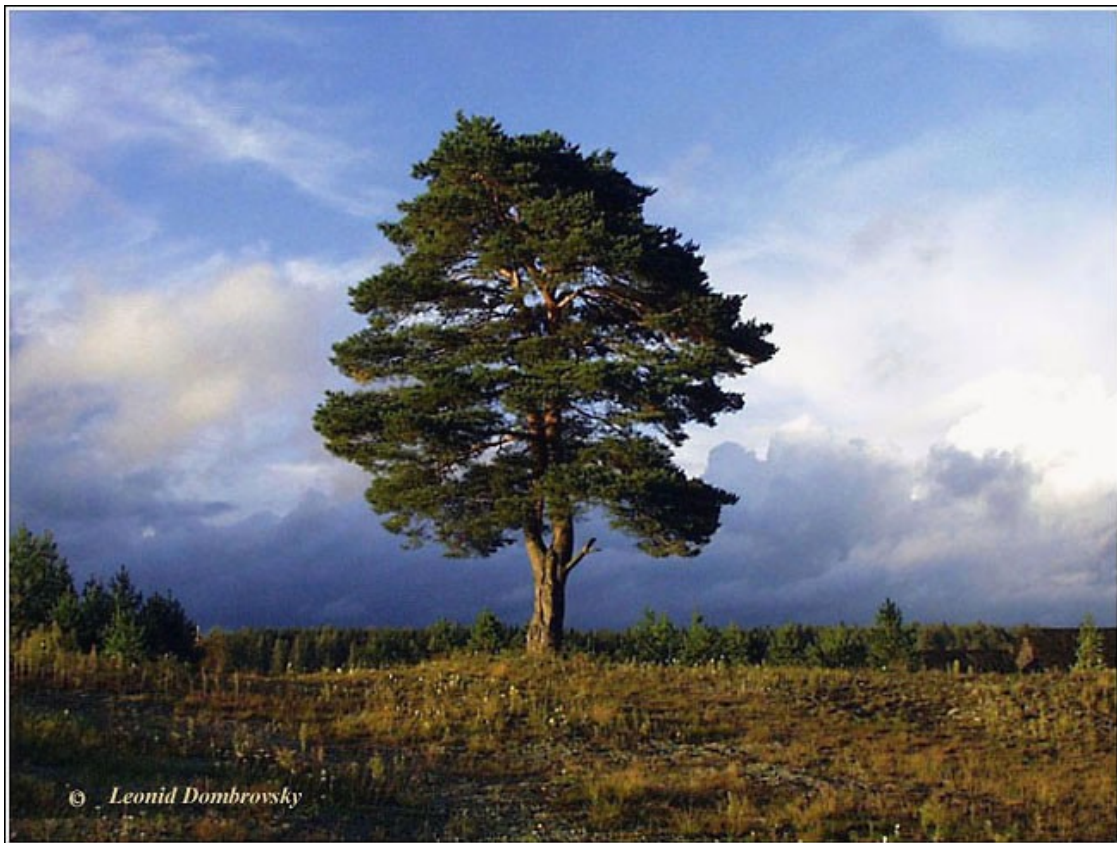


Фото 21. Дерево на открытом месте.



Фото 22. Березовая роща

Чем гуще древостой (до некоторого предела), тем при прочих равных условиях выше деревья. Это явление обычно более выражено в северных широтах, так как там боковое затенение относительно более продолжительно.

С этой точки зрения можно объяснить форму кроны каштана и липы. Нижние ветви этих «теневыносливых» деревьев достаточно хорошо развиты, так как света для них хватает, даже во втором ярусе в лесу. Поэтому в лесу липа может достигать очень больших размеров в высоту. Но на открытом месте рост дерева в высоту замедляется из-за того, что верхняя часть кроны находится в худших условиях по инсоляции – полуденная депрессия наступает раньше, чем у нижних листьев, которые находятся в условиях, близких к оптимальным.

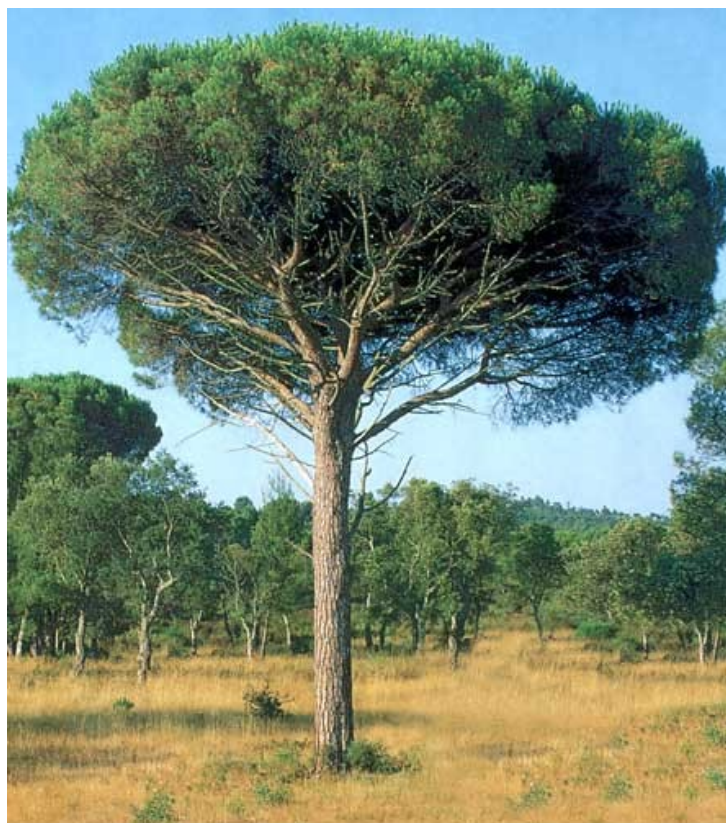


Фото 23. Верхний слой листьев кроны защищает нижние листья от перегрева.

Из вышесказанного следует, в частности, что для растений типа сосны, которые не создали в процессе эволюции достаточно эффективного «водопровода», форма кроны может зависеть не только от генетической предопределенности, но и от условий произрастания. Так, для пицундских сосен перегрев и депрессия фотосинтеза наступают почти одновременно для всех частей кроны.



Фото 24. Японская и пицундская сосны.



Сосна итальянская (Пиния) - *Pinus pinia*

Фото 25. Пиния.

Это происходит не только из-за высокой освещенности, но также из-за сопутствующего увеличения влажности морского воздуха, что ухудшает условия охлаждения хвои. Поэтому экранировка нижних частей кроны верхними частями практически не имеет значения, и эти сосны имеют характерную для них плоскую форму кроны.

В то же время хвоя будет тем шире и длиннее, чем лучше условия охлаждения и выше инсоляция. Так, П.А.Хуршудян вырастил на озере Севан сосны, обладающие исключительно длинной и мощной хвоей.

На болоте же, где условия охлаждения плохие, а перегрев может быть высоким, хвоя в принципе не может быть длинной и широкой.

Изменение структуры и формы листьев

Можно предполагать, что лист растет в длину и в ширину ровно настолько, чтобы на процесс роста начали влиять те или иные лимитирующие факторы.

Нижний слой листа при увеличении толщины листа в определенный момент оказывается в компенсационной точке (или близко к ней). В результате нижний слой листа не может быть родоначальником следующего слоя из-за нехватки питания для эффективного деления клеток.

В процессе роста листа в ширину могут возникнуть ограничения по охлаждению; дефицит воды, поступающей из ствола по длинным капиллярам листа, может приводить к снижению фотосинтеза. В результате самые крайние клетки уже не могут делиться, а именно от них зависит процесс роста листа.



Фото 26. Листья остролистного клена.

Кроме того, состав веществ, транспортируемых по длинным капиллярам, тоже может изменяться.

Поскольку при одних и тех же освещенностях у «светолюбивых» растений большее количество клеток находится в худших условиях, то в пересчете на площадь листа (а не на объем!) интенсивность дыхания у «светолюбивых» теоретически должна быть больше, чем у «теневыносливых». Это подтверждается на практике.

Если лист маленький, но многослойный, то снабжение его водой относительно лучше при одной и той же величине потока от ствола. Но в то же время нижние слои листьев работают в лучших температурных условиях, так как они защищены верхними слоями листа от сильного света. В любом случае лист может быть настолько многослойным, насколько освещенность нижнего слоя в среднем достаточна для поддержания фотосинтеза этого слоя несколько выше компенсационной точки.

Развитие водопроводящей системы

Развитие водопровода (ксилемы) очень хорошо прослежено в эволюционной морфологии. Показано, что усовершенствование водопроводящей системы ствола коррелируется с усовершенствованием этой системы также и у листьев, что вполне естественно. Однако странно, что Тахтаджян [2] связывает появление «водопровода» с аридностью климата, но почему-то умалчивает о

сопутствующем этому явлению увеличению инсоляции, начиная с конца юрского периода. Из вышеизложенного следует, что развитие водопровода было следствием именно этой причины, если принять во внимание, что в течение всего юрского периода при постоянной сравнительно малой освещенности и высокой влажности «водопровод» практически не развивался. Развитая водопроводящая система отсутствовала даже у первичных покрытосеменных.

Эфиروносы обходятся без развитой водопроводящей системы потому, что охлаждают свои листья путем испарения с них эфирных масел. Они могут выживать в тех местах, где влага трудно доступна, и где растения с водяным охлаждением выживают с трудом. Так, для растений на болотах средней полосы влага не слишком доступна, несмотря на наличие воды – корням растений нужна не только вода, но и кислород, которого очень мало или совсем нет на заболоченных почвах. И именно там мы можем встретить эфиринонос, называемый в народе «неопалимая купина», испарения эфирных масел с которых могут даже самовоспламеняться при высокой температуре листа. Этот же тип растений встречается и в пустынных местах, и по всей видимости и был тем «горящим кустом», который однажды встретил на своем пути Моисей в Синайской пустыне.



Фото 27. Горящий куст купины неопалимой в высокогорье.

В Израиле, например, эфирнонос с хорошим водопроводом (эвкалипт) при доступности почвенной влаги может достигать больших размеров, как это можно видеть на заболоченных почвах. В то же время эвкалипт, имея возможность охлаждения листьев за счет испарения эфирных масел, способен выживать и в пустынной зоне Израиля.



Фото 28. Эвкалипты

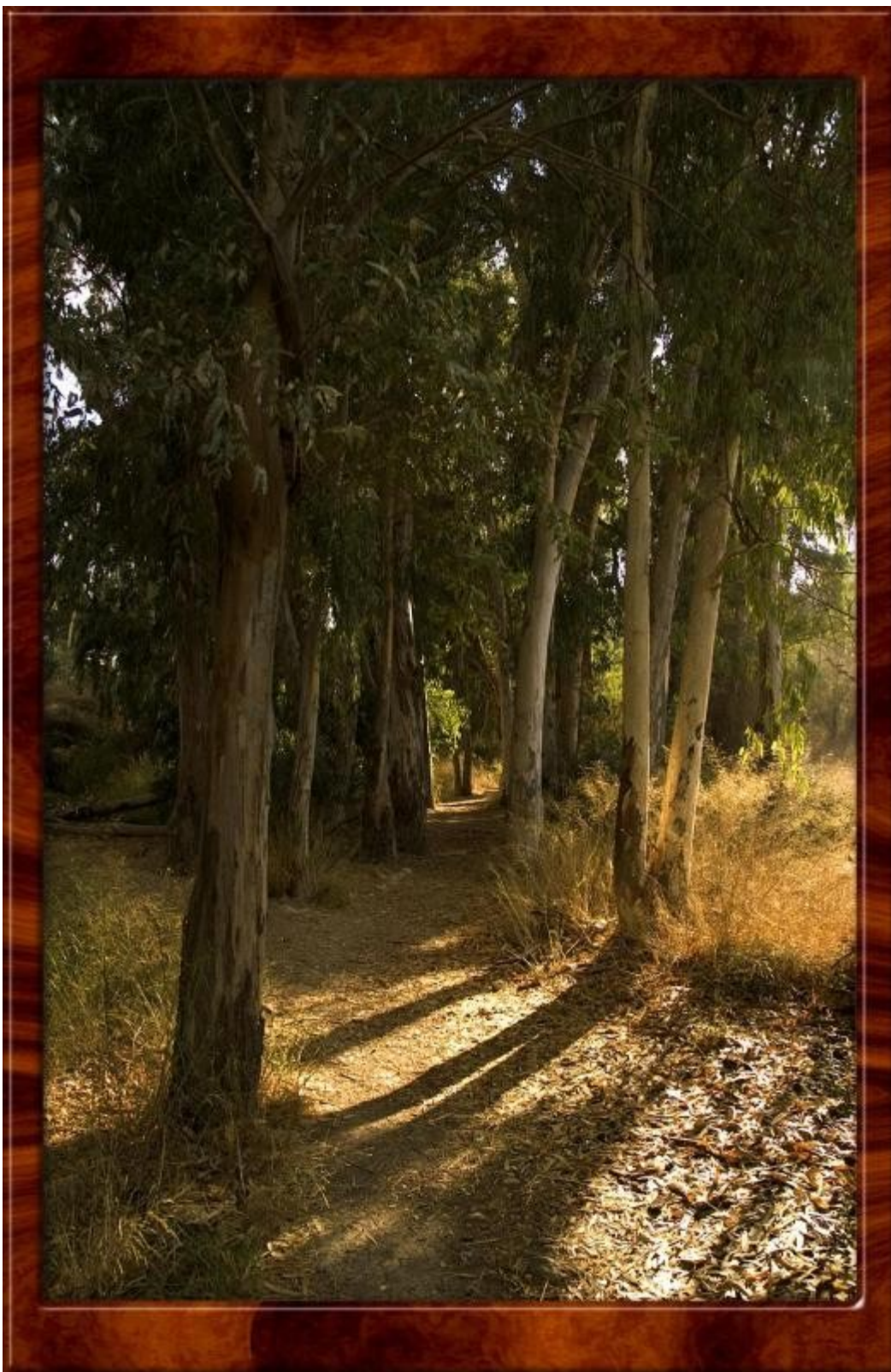


Фото 29. Израильский эвкалипт

Конечно, в популярной статье невозможно охватить все многообразие явлений и случаев, которые могут быть объяснены с помощью предложенного здесь подхода. Многие явления и процессы не столь просты и однозначны, как может показаться при поверхностном чтении материала, и очень многие вопросы требуют своего еще более детального изучения и постановки специальных экспериментов.

Специальную часть, посвященную проблемам фотосинтеза с точки зрения “светоустойчивости”, и некоторым другим вопросам, связанным с новым подходом к проблеме, интересующийся читатель может найти в сборнике статей “Светоустойчивость растений”

<http://www.geotar.com/position/kapitan/svet2/index.htm>

Автор будет благодарен каждому, кто выскажет свои замечания по этому материалу.

Литература:

1.Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.Наука,1978.

2. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Монография. Л.Наука, 1970

10.09.2004 г.