

**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 принимаемого 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/м<sup>2</sup> (стандарт = 1,353 кВт/м<sup>2</sup> (или 1,94 кал на 1 см<sup>2</sup> в 1 мин, или 4 871 кДж на 1 м<sup>2</sup> 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 выравнинности 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%. Альbedo орошаемых участков на 5 — 11% ниже, чем альbedo сухих.*

# 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 светлюбивых видов (березы — *Betula*, лиственницы — *Larix*, сосны — *Pinus sylvestris*) с минимальным световым довольствием 10—20% кроны ажурны, а у теневыносливых деревьев (пихты — *Abies*, ели — *Picea*, бука — *Fagus*) с минимальным световым довольствием 1—3% — плотные.*



## 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).

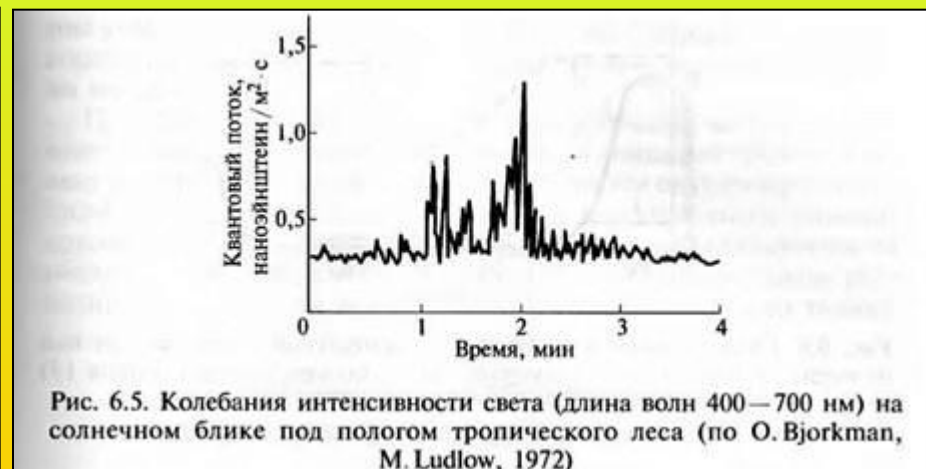
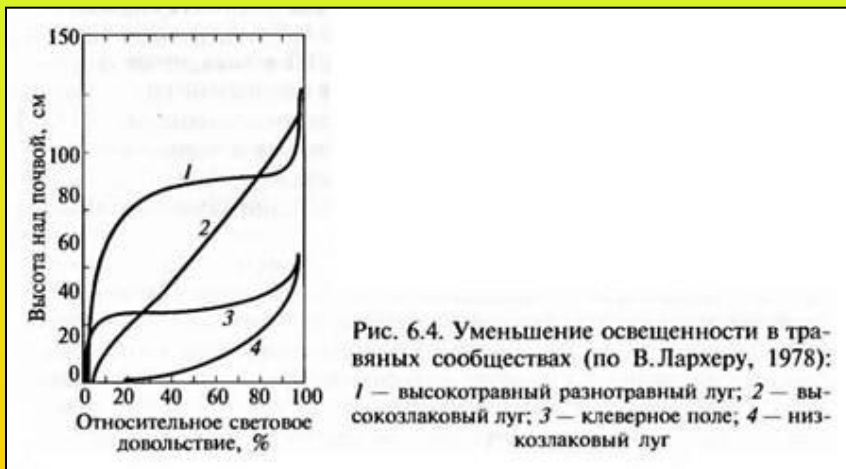
Он показывает отношение общей площади листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. ИЛП выражают в квадратных метрах площади листьев на  $1\text{ м}^2$  поверхности почвы.

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).*

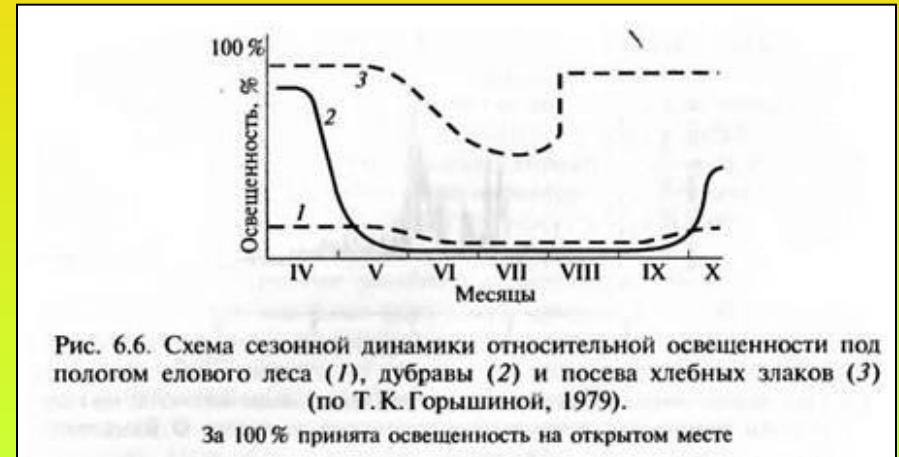
В течение суток растения испытывают влияние постоянно меняющейся освещенности.



## 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*), звербой прорытвенный – 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 ясеня (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 междоузлий, 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 посевого салата (*Lactuca sativa*) и коровяка (*Verbascum*).*

*Много света необходимо для прорастания мятликов (*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 побыть 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 **фототропизм**.

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 планктонных 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.*

**Никтинастические** 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 кверху*

### 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 насквозь** (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.



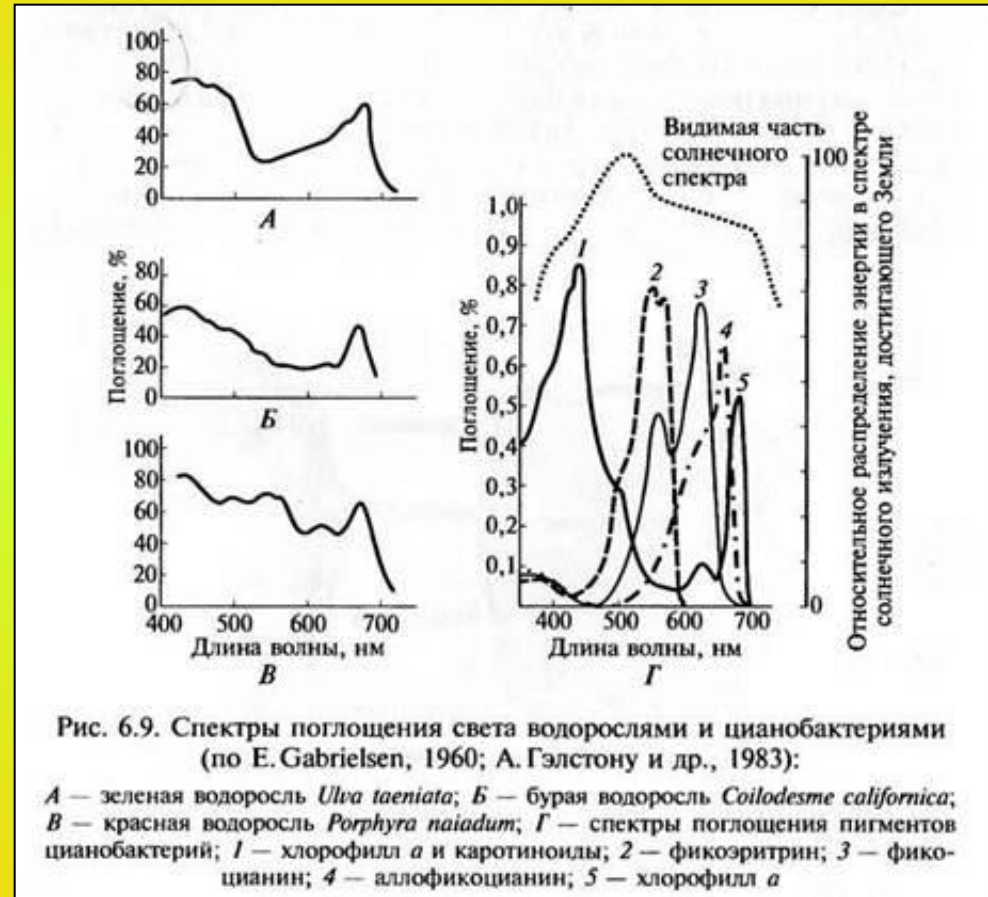
Рис. 6.8. Относительное отражение, пропускание и поглощение радиации листом тополя (*Populus deltoides*) в зависимости от длины волны падающих лучей (по В.Лархеру, 1978)

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



## 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.

- Свет может вызывать повреждения эпидермы, а также изменять химический состав более глубоких тканей.
- Нарушение обмена веществ и гибель
- 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).
- 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  $30,2 * 10^{20}$  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

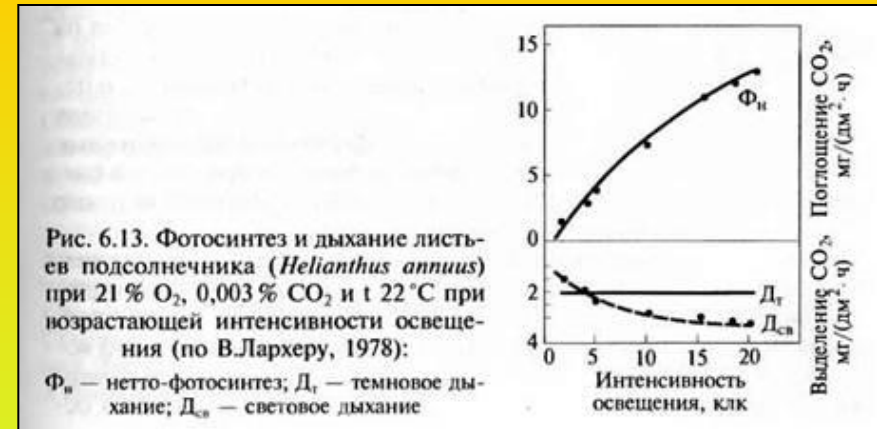
Распространена точка зрения, что C4-путь — это адаптация к режиму с малой влажностью, высокой температурой и интенсивным освещением.

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  $\text{CO}_2$ , 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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$ , 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  $\text{CO}_2$  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  $\text{C}_4$ -видов, за ними идут селекционные сельскохозяйственные  $\text{C}_3$ -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  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой массы в 1 ч. Фитопланктон фиксирует 2—3 мг  $\text{CO}_2$  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 С4-виды. Цикл Кальвина у С3-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.

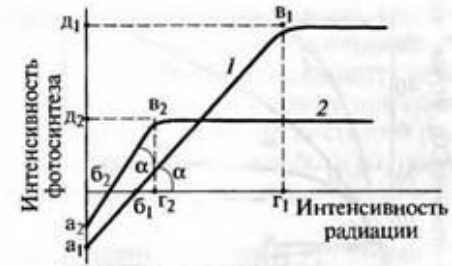


Рис. 6.15. Световые кривые фотосинтеза для светлюбивых (1) и теневыносливых растений (2) (по Т. К. Горышиной, 1979):

$a_1, a_2$  — 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;  $g_1, g_2$  — 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;  $\alpha$  — углы наклона световой кривой к абсциссе, отражающей степень увеличения фотосинтеза при возрастании радиации (в области сравнительно низкой интенсивности света)



Рис. 6.17. Зависимость между интенсивностью света и фотосинтезом (по Р. Риклефу, 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  $\text{CO}_2$  в воздухе при разных температурах

Растущие в тени, раннецветущие и высокогорные растения нагреваются меньше и имеют оптимум фотосинтеза  $10\text{-}20\text{ }^\circ\text{C}$ .

У растений теплых местообитаний наивысшая продуктивность при  $20\text{-}30\text{ }^\circ\text{C}$ . У  $\text{C}_4$ -растений оптимум продуктивности лежит при температурах выше  $30\text{ }^\circ\text{C}$ , а у некоторых даже при  $50\text{ }^\circ\text{C}$ .

При меньших освещенностях оптимумы смещаются в область более низких температур.

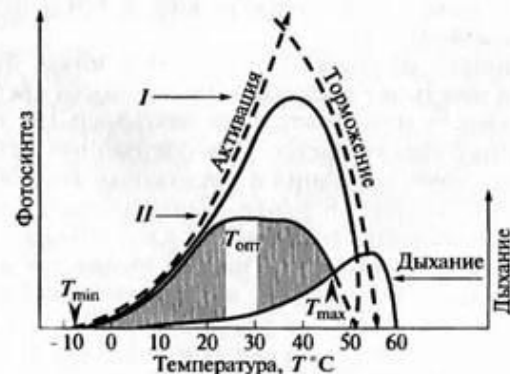
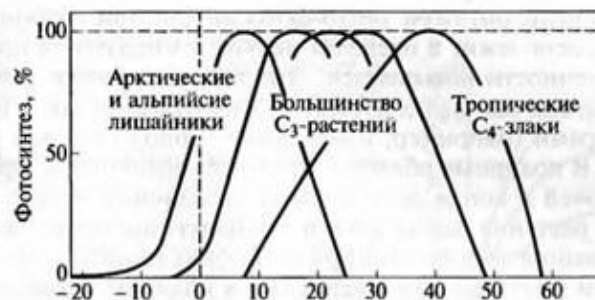


Рис. 6.18. Взаимосвязь между фотосинтезом, дыханием, транспирацией и содержанием  $\text{CO}_2$  (по В.Лархеру, 1978).

I — брутто-фотосинтез при оптимальном содержании  $\text{CO}_2$ ; II — брутто-фотосинтез при естественном содержании  $\text{CO}_2$



# ВЛИЯНИЕ НА ФОТОСИНТЕЗ СОДЕРЖАНИЯ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И КИСЛОРОДА

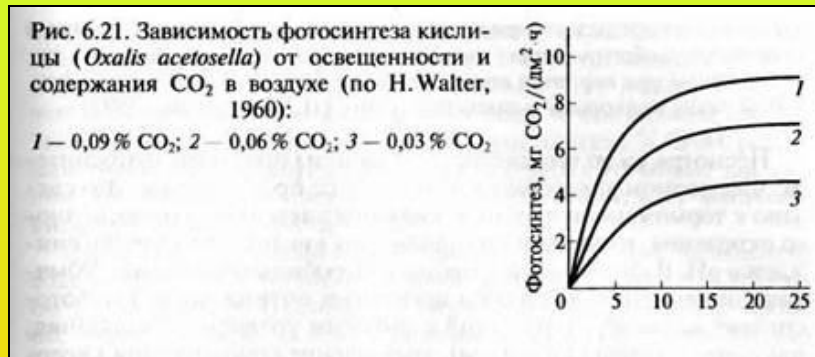
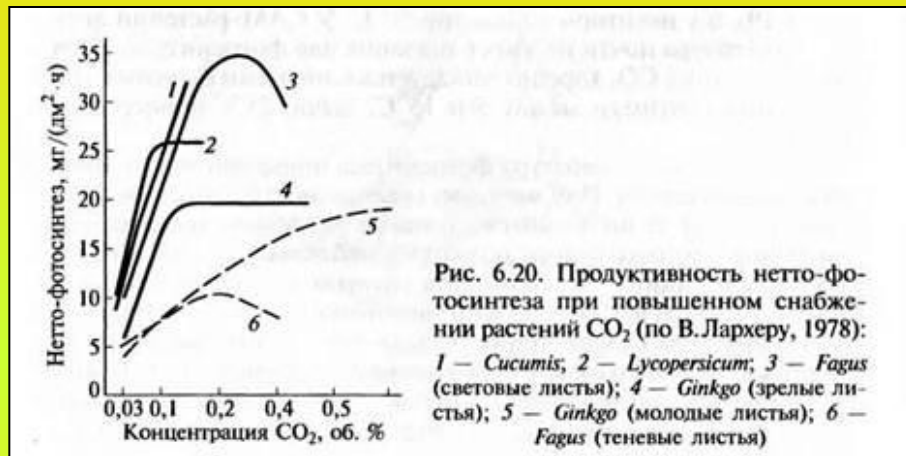
Нормальная концентрация  $\text{CO}_2$  около 0,03 %, снижение вызывает уменьшение интенсивности фотосинтеза, а увеличение (до определенного предела) ведет к усилению фотосинтеза.

У C4-видов фотосинтез может происходить при содержании  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$ , 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 рН.

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



## 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 тургор устричных клеток ослабевает, поэтому прекращается приток  $CO_2$ .*

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 фотоллиза, K связан с переносом энергии через мембраны тилакоидов, 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 сказывается на газообмене, влияя на реакции устьиц, анатомическое строение, размеры и продолжительность жизни листьев.

# 5. Экологические группы растений по отношению к свету

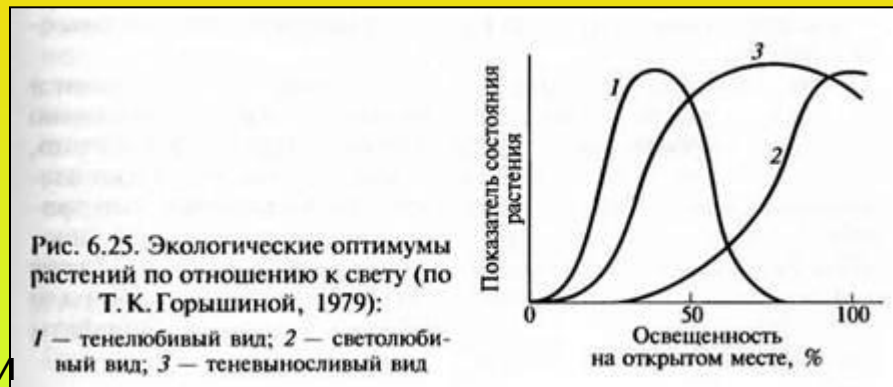
**Группы растений по отношению к свету:**  
**гелиофиты** (от греч. *helios* — солнце), или световые (светолюбивые),  
**сциофиты** (от греч. *skia* — тень), или теньевые (тенелюбивые),  
**теневыносливые**

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, рудералы 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 листопадных 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 осветленные.

*сныть (Aegorodium 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.*

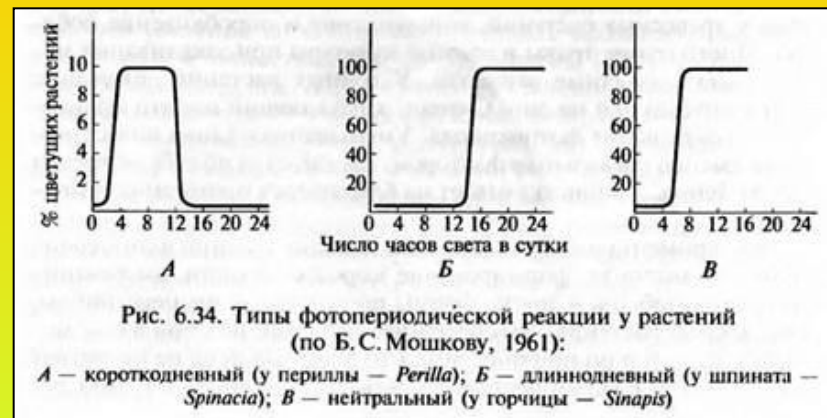
Важен также характер изменения дня (укорачивающийся или удлиняющийся).

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.

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



**Культурные короткодневные растения:** соя, рис (*Oryza sativa*), просо (*Panicum*), бобы (*Vicia faba*), лук (*Allium cepa*), 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 междоузлия.

**многие дикорастущие виды приполярных и умеренных широт:** (белена — *Hyoscyamus niger*), культурные растения (рожь, 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*).