

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени А. А. ЖДАНОВА

Т. К. ГОРЫШИНА

ЭКОЛОГИЯ
ТРАВЯНИСТЫХ
РАСТЕНИЙ
ЛЕСОСТЕПНОЙ
ДУБРАВЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
ЛЕНИНГРАД • 1975

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Ленинградского университета

УДК 581.526.425

Горышина Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 127 с.

В книге приведены сведения о жизни летневегетирующих травянистых растений под пологом дубовых лесов южной лесостепи. На основании многолетних эколого-физиологических исследований охарактеризованы водный режим, фотосинтез и дыхание, устойчивость к низким и высоким температурам. Подробно проанализированы сезонные явления в жизни дубравных растений, подчеркнута своеобразие эколого-физиологических адаптаций травянистых лесных видов в южной лесостепи.

Книга рассчитана на ботаников — научных работников, преподавателей вузов, аспирантов и студентов старших курсов.
Ил.—34, табл.—10, библиогр.—234 назв.

Жизнь травянистых растений под пологом леса с давних пор привлекает внимание ботаников разных профилей и в силу особых условий, создающихся в этой своеобразной экологической нише, и в плане общей проблемы взаимоотношений между отдельными компонентами растительного сообщества.

В геоботанике изучение травяного покрова лесов издавна связано с использованием травянистых растений в качестве индикаторов лесорастительных условий. Значительное внимание уделяется им также в работах по лесной типологии. В последние годы возросло внимание к травяному покрову как структурно-функциональному элементу лесного биогеоценоза, играющему весьма существенную роль в биологическом круговороте (Ремезов, 1962; Ремезова, 1964; Бязров, 1968; Нешатаев и др., 1966, 1974а, 1974б; Терешенкова, 1974; Горышина и др., 1975; Höfler, 1962; Medvecka-Kornaš, 1967; Traczyk, 1968; Janković et al., 1970; Kubíček a. Brechtl, 1970; и др.). В этих работах, многие из которых выполнены в рамках Международной биологической программы (МБП), исследовалась биологическая продуктивность лесных травянистых растений, их химический состав, процессы разложения и возврата продуктов распада в почву и т.д.

Что касается экологии и экологической физиологии растений, то здесь лесные травы — сравнительно редкий объект исследования. Отдельные, наиболее яркие, черты их биологии описаны в научно-популярных изданиях (например, в прекрасной книге А. В. Кожевникова «Весна и осень в жизни растений», вышедшей еще в 1950 г.), часть сведений рассеяна в сводках по экологии, ботанической географии и т. д. Но, поскольку с давних пор излюбленными объектами экологической физиологии являются виды, обитающие в крайних условиях существования (в аридных, арктических и высокогорных областях), мезофильные растения умеренных широт, в том числе и обитатели лесного травяного покрова, в целом мало исследуются в эколого-физиологическом плане, как растения, живущие в сравнительно «благополучных» условиях.

Правда, есть одна проблема, при исследовании которой виды нижних ярусов лесов всегда остаются в центре внимания,—

это проблема адаптации растений к затенению. Действительно, среди природных местообитаний немного таких, где недостаток света обусловлен причинами абиогенного характера (щель, расщелины среди скал, водные глубины); в подавляющем большинстве случаев он возникает в результате перехвата солнечной радиации растениями-сообитателями, что особенно выражено в лесных ценозах с мощно развитым верхним ярусом.

В последние годы работы В. Г. Карпова (1969) привлекли внимание к роли корневой конкуренции со стороны древесных пород в жизни травянистых растений; работы И. А. Смирновой (1969, 1970), Ю. А. Давыдовой (1964, 1973), К. Р. Витко (1966, 1972 и др.) показали ряд интересных особенностей водного режима у видов травяного покрова; наблюдения над фотосинтезом лесных травянистых растений (Малкина, 1964, 1966, 1969; Кабен, 1959; Eged, 1970; Schulze, 1972) позволили создать представление о продукционных процессах под пологом леса.

Все эти работы показывают, что сложившийся в экологии «образ» лесных травянистых растений (мезофильных, теневыносливых, хорошо обеспеченных влагой, живущих в защищенных и смягченных условиях и т. д.) слишком схематичен. На самом деле в соответствии с различными комплексами условий, лесные травянистые растения обнаруживают огромное разнообразие экологических и эколого-физиологических особенностей, которые существенно дополняют общую картину системы эколого-физиологических адаптаций растений к условиям жизни на земном шаре, а потому в неменьшей степени заслуживают исследования, чем особенности жизни растений в экстремальных условиях.

Настоящая книга представляет итог многолетних исследований экологии и экологической физиологии некоторых основных видов травяного покрова лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» (Белгородская область, южная подзона лесостепной зоны), начатых еще в 1950-х годах. Объектами работы служили доминирующие и часто встречающиеся виды лесостепных дубрав. На первом этапе работ основное внимание было уделено ранневесенним эфемероидам. В последующие годы продолжались эколого-физиологические исследования видов летней синузии, составившие один из разделов работ по Международной биологической программе, которые велись на стационаре «Лес на Ворскле» в 1966—1972 гг. В связи с задачей характеристики физиологических основ продуктивности лесных растений главное место в этих работах заняли исследования фотосинтеза (Горышина, 1971; Горышина, Митина 1974). В эти же годы проведено подробное изучение микроклимата в травяном покрове, позволившее охарактеризовать экологический фон жизни травянистых растений (Горышина и Нешатаев, 1974). В связи с сезонной неравномерностью режимов основных экологических факторов под пологом лесостепной дубравы показатели жизне-

деятельности растений изучались в сезонной динамике в течение ряда вегетационных периодов. Это обусловило то большое внимание, которое уделено в настоящей работе сезонному развитию растений.

Полевые исследования проводились на стационарных площадках, представляющих наиболее распространенные ассоциации лесостепных дубрав — липо-дубняк снытевый, дубняк снытево-волосистоосоковый и др. Растительность этих участков «Леса на Ворскле» и природные условия района неоднократно описывались в литературе (Сукачев, 1939, 1949; Нешатаев и др., 1967, 1974 б), поэтому здесь мы ограничимся лишь самыми краткими сведениями, дающими представление об условиях жизни объектов исследования.

Небольшая нагорная дубрава «Лес на Ворскле» расположена на правом высоком берегу р. Ворсклы. Климат района умеренно континентальный, с жарким сухим летом, довольно холодной зимой, короткой и интенсивной весной, продолжительной и теплой осенью. Из среднегодовой суммы осадков (537 мм) около половины выпадает в летние месяцы, в основном в виде ливневых дождей. Атмосферные осадки являются основным источником водного питания растений, ввиду глубокого залегания грунтовых вод (на плакорах — десятки метров). Снег лежит в лесу в среднем с начала декабря по апрель, толщина снежного покрова к концу зимы доходит до 50—60 см. В отдельные годы зимой бывают продолжительные оттепели. Характерной чертой климата района являются периодически повторяющиеся засухи во второй половине лета. Почвы — серые и темно-серые лесные, суглинистые, на лёссовидных суглинках.

Растительность лесного массива довольно разнообразна: Ю. Н. Нешатаев и др. (1967) насчитывают здесь около 200 лесных ассоциаций, однако широко распространены немногие, и среди них первое место занимает липо-дубняк снытевый. Древостой состоит из дуба черешчатого¹ (*Quercus robur*) с примесью липы мелколистной (*Tilia cordata*), клена платановидного (*Acer platanoides*), ильма шершавого (*Ulmus scabra*). Подлесок развит слабо и представлен отдельными экземплярами бересклета (*Euonymus verrucosa* и *E. europaea*), боярышника (*Crataegus curvisepala*), шиповника (*Rosa canina*). подрост негустой и неравномерный. В травяном покрове хорошо различаются две сезонные синузии: ранневесенние эфемероиды (*Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna*, *Gagea lutea*, *G. minima*), вегетирующие от снеготаяния до полного развития листвы на деревьях, и летние виды с длительной вегетацией (*Aegopodium podagraria*,

¹ Список латинских названий растений, упоминаемых в тексте, помещен в конце книги (с указанием авторов).

Carex pilosa, Asarum europaeum, Pulmonaria obscura, Asperula odorata, Stellaria holostea, Viola suavis, Stachys silvatica, Scrophularia nodosa и др.). Наибольший интерес представляют уникальные для лесостепных дубрав участки липо-дубняка снытевого с 300-летним древостоем, где и были проведены основные эколого-физиологические исследования.

Эколого-физиологическая характеристика ранневесенних эфемероидов, включающая материалы по сезонной ритмике, водному режиму, фотосинтезу и дыханию, устойчивости к крайним температурам и др., была дана нами в книге «Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав (исследования по экологии, физиологии и фитоценологии)» (Горышина, 1969б). Содержание настоящей работы составляют аналогичные материалы, характеризующие виды летней сезонной синузии.

Постоянными участниками и помощниками в эколого-физиологических работах в «Лесу на Ворскле» были М. Б. Митина, Л. И. Самсонова и студенты кафедры геоботаники (В. Я. Смирнова, Л. Т. Григоренко, Н. В. Александрова, Н. Н. Попова, Т. А. Стекольников, Т. Т. Сказко, Л. М. Мягкова, Фам Суан Тхак), которым автор выражает искреннюю признательность.

Все критические замечания и пожелания в адрес книги будут приняты автором с вниманием и благодарностью.

Сезонные явления в жизни травянистых растений лиственных лесов, связанные как с годичным изменением климатических факторов в районах распространения листопадных лесов, так и с динамикой сезонного развития верхних ярусов, влияние которых на травяной покров весьма неравномерно в течение года, издавна вызывали интерес ботаников. Описание весенней и летней фаз в развитии травяного покрова лиственных лесов можно найти уже в ранних работах, посвященных в основном его флористическому анализу (Сукачев, 1903; Hesselman, 1904; Келлер, 1921). Первые развернутые фенологические исследования дубовых и буковых лесов принадлежат Солсбери (Salisbury, 1916, 1918, 1925) и Дильсу (Diels, 1918).

Во всех названных работах изучение сезонной ритмики травянистых растений не ограничивалось лишь регистрацией фенологических фаз, но сразу же было поставлено в широком эколого-фитоценотическом плане. Так, в работах Хессельмана прослежена (хотя еще и очень несовершенными средствами) динамика светового режима под пологом леса; проведен анализ анатомической структуры листа на разных сезонных фазах; сделана попытка исследования запасных веществ в подземных органах. В работах Солсбери впервые дана периодизация сезонного развития листопадного леса на основе динамики светового режима (разделение на «световую» и «теневую» фазы, широко используемое с тех пор в лесной фенологии), установлены закономерности фенологического развития леса, как единого целого (например, ступенчатое начало весеннего развития «снизу вверх», от нижних ярусов к верхним); дано разделение травянистых растений на основные типы сезонного развития, в основном соответствующее принятому ныне понятию о феноритмотипах. В работах Дильса уделено большое внимание скорости весеннего развития травянистых растений и ее соотношению с развитием верхних ярусов, а также осенне-зимнему состоянию и глубине покоя; на основе экспериментов по прерыванию покоя лесные травянистые растения разделены на несколько групп с различной его глубиной.

Эта линия эколого-фитоценотического анализа сезонной ритмики лесных растений впоследствии получила продолжение в фенологических работах А. В. Кожевникова (1929, 1931, 1937,

1950а, 1950б), а также в ряде работ авторов, изучавших фенологию широколиственных лесов Западной и Восточной Европы.

К настоящему времени фенология травянистых растений исследована в широколиственных лесах Прибалтики (Калда, 1962), Подмосковья (Трофимов, 1939; Серебряков, 1949; Шик, 1953; Карписонова, 1967, и др.), Молдавии (Витко, 1962б и др.), Южного Урала (Горчаковский, 1972), Западной Европы (Ellenberg, 1939; Tansley, 1952, и др.). В недавние годы проведены фенологические исследования весьма своеобразных во флористическом отношении дальневосточных хвойно-широколиственных лесов (Степанов, 1968; Бабурин, 1969). В дубравах лесостепи сезонное развитие растений изучалось в Теллермановском лесничестве (Елагин, 1957) и в Воронежском заповеднике (Камышев, 1964).

В дубраве «Лес на Ворскле» фенологические наблюдения были включены в план комплексных исследований лесного биогеоценоза, начатых в предвоенные годы под руководством акад. В. Н. Сукачева, и осуществлены С. Н. Карандиной (1949). Впоследствии в наших работах была проведена фенологическая и экспериментально-экологическая характеристика сезонной ритмики ранневесенних эфемероидов (Горышина, 1963, 1965б, 1969б), а также проводились разнообразные наблюдения над сезонным развитием летневегетирующих травянистых растений, и в особенности — над их перезимовкой и весенним возобновлением развития; специально исследовался осенне-зимний покой (Горышина, 1965б, 1967). В годы работ по Международной биологической программе регулярные фенологические наблюдения в «Лесу на Ворскле» проведены М. Б. Митиной, а исследования сезонной ритмики цветения — Л. А. Антоновой (Митина и Антонова, 1974; Антонова, 1972).

В настоящую главу, кроме фенологических материалов в узком смысле, включены также данные многолетних наблюдений над различными сезонными явлениями в жизни лесных растений и материалы по сезонной динамике некоторых показателей (листовая поверхность, фитомасса), тесно связанных с фотосинтетической деятельностью и водным режимом растений.

Фенологическая периодизация года

Для подавляющего большинства дубравных травянистых растений активным периодом года является вегетационный сезон, продолжающийся в «Лесу на Ворскле» 5,5—6 месяцев (с начала или середины апреля до конца октября — начала ноября). Он состоит из ряда отрезков — «стадий фенологического разви-

тия» (Шенников, 1964), — весьма различных по условиям для травянистых растений под пологом леса, а также и по характеру жизнедеятельности растений.

1. В е с н а. Началом фенологического развития растений дубравы можно считать дату снеготаяния (хотя прорастание ранневесенних эфемероидов начинается еще раньше, сквозь пласты последнего снега). В первое время после снеготаяния температура почвы близка к нулю, нередко после оттаивания отмечается вторичное неглубокое промерзание почвы. Температура воздуха понижена, часты ночные заморозки, однако нередко отмечаются кратковременные дневные подъемы температуры (до 18—20° в солнечную погоду) и значительное нагревание поверхности подстилки. Освещенность в травяном покрове очень высока: в эту весеннюю «световую» фазу развития леса под необлиственные кроны проникает 70—90% падающей радиации, богатой фотосинтетически активными лучами. В приземном слое воздуха в дневные часы отмечается повышенный дефицит насыщения водяными парами, способствующий усилению транспирации; однако содержание легкодоступной влаги в почве после недавнего снеготаяния весьма велико (Растворова, 1974).

В это время начинают вегетацию виды с наиболее низкими температурными порогами — ранневесенние эфемероиды (*Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides* и др.), фенологическое развитие которых было подробно описано нами ранее (Горышина, 1969б). Их быстрое развитие, массовое цветение, создающее красочные весенние «ковры», составляют характерную черту этой фазы в лесостепной дубраве.

В этот же период ранней весны возобновляется вегетация у некоторых летневегетирующих видов. Появляются из-под снега перезимовавшие прошлогодние листья осоки волосистой (*Carex pilosa*) и копытня (*Asarum europaeum*), хранящие следы нелегкой перезимовки — побурение и отмирание части листовых пластинок. Уже в это время у копытня отмечаются первые ростовые процессы: с помощью маркировки нам удалось показать небольшое удлинение черешка у прошлогодних листьев, помогающее им «выбраться» из-под подстилки. Освобождаются от снега и возобновляют вегетацию немногочисленные дубравные виды, сохраняющие на зиму зеленые листья (подробнее о них см. на с. 28—31).

Во второй половине световой фазы, по мере прогревания почвы, начинается пробуждение видов летней синузнии. Одной из первых появляется сныть (*Aegopodium podagraria*) (идет отрастание весенних листьев), затем медуница (*Pulmonaria obscura*) (весенние побеги), ясенник (*Asperula odorata*), фиалки (*Viola suavis*, *V. hirta*) и др. Начинается рост молодых побегов осоки волосистой и раскрытие почек у копытня. К окончанию световой фазы леса в травостое под покровом пышно развитых эфе-

мероидов хорошо просматривается нижний подъярус, состоящий из отдельных видов летней синузны.

2. Переходный период (конец весны — начало лета). Повышение температуры вызывает быстрое прогревание почвы и дает толчок к разветвлению почек подроста и кустарников, а затем и древесных пород (это время фенологи называют фазой «зеленой дымки»). Освещенность в травяном покрове быстро снижается, но еще довольно высока (относительная освещенность в среднем за период около 50%). В почве еще сохраняется большой запас легкодоступной влаги, который в сочетании с повышенными температурами и влажностью воздуха создает весьма благоприятные условия для жизни лесных травянистых растений — недолгую (2—3 недели) временную зону комфорта. Ее конец связан с обычным в этих широтах майским «возвратом холодов» и дождями.

В этот период заканчивается надземная вегетация эфемероидов и происходит массовое отрастание летневегетирующих видов, быстрое развитие их листовой поверхности и цветение большинства видов с летней вегетацией. В конце периода начинается вегетация наиболее «поздняя» группа видов: колокольчики (*Campanula trachelium*, *C. rapunculoides*), норичник (*Scrophularia nodosa*), чистец (*Stachys silvatica*). В это же время начинается отмирание надземных частей эфемероидов, весенних побегов медуницы и весенних листьев сныти.

3. Первая половина лета. Температурный фон в целом благоприятен для роста и ассимиляционной деятельности лесных трав (за исключением краткого июньского «возврата холодов»), но с полным облиствением древесного полога в травяном покрове устанавливается глубокое затенение (1—5% падающей радиации, а в наиболее густых участках дубравы и еще меньше). Благодаря большому расходу воды сильно транспирирующей молодой древесной листвой идет быстрое иссушение почвы. Как показали многолетние наблюдения О. Г. Растворовой (1974), в конце периода легкодоступная влага в верхних слоях почвы (0—50 см) обычно уже исчерпана. Наступает первая засуха, сменяющаяся затем дождями, но даже сильные ливни существенно не увеличивают запас влаги в почве.

В это время основные ростовые процессы у летневегетирующих растений постепенно затухают или заканчиваются. Продолжаются лишь такие ростовые явления, как удлинение побегов у лугового чая (*Lysimachia nummularia*), образование ползучих побегов у будры (*Glechoma hirsuta*), рост цветоносных стеблей у норичника, чистеца, колокольчиков. Окончательно исчезают из травостоя последние остатки эфемероидов, идет отмирание видов с недолгой вегетацией — зубянки (*Dentaria bulbifera*) и адоксы (*Adoxa moschatellina*). Постепенно отмирают и исчезают прошлогодние листья *Carex pilosa* и *Asarum europaeum*. Цветут немногочисленные виды: у *Aegopodium podagra-*

ria — лишь отдельные особи, продолжают цветение будра, гравилат (*Geum urbanum*), яснотка (*Lamium maculatum*). В конце периода зацветают колокольчики, лесные злаки (*Festuca gigantea*, *Dactylis glomerata*), чистец, норичник.

Окончание ростовых процессов варьирует от середины мая (ранние весны с жарким и сухим началом лета) до середины июня (влажное начало лета после поздних весен), а в случае исключительно дождливого лета 1974 г. — вплоть до первой декады июля.

4. Вторая половина лета. Повторяются сухие промежутки без дождя и с повышенной температурой, от 1—2 недель до месяца. В почве имеется только труднодоступная влага, а временами остается лишь весьма труднодоступная. Проходящие ливни смачивают лишь самый поверхностный слой почвы и подстилку (а поскольку она в дубравах не является корнеобитаемым слоем, то такие ливни не улучшают водоснабжение травянистых растений). Хотя наблюдается частичный летний листопад древесных пород (особенно липы) и сильное повреждение их листогрызущими насекомыми, освещенность травяного покрова существенно не увеличивается.

Этот период для травянистых растений — наиболее трудный в течение лета. Во время засух наблюдается массовая потеря тургора и подвядание, особенно у широколистных видов (подробно об этом см. с. 63—64); в связи с этим идет отмирание части листьев и стеблей. Многие виды подвергаются нападению грибных инфекций; наконец, идут естественные процессы старения и угасания. К началу осени травяной покров дубравы выглядит сильно опустошенным — отмирание травостоя составляет около 70% по проективному покрытию. Поэтому даже в снытевой серии ассоциаций в это время можно выделить аспект вида, сохраняющего листья на зиму, — *Carex pilosa* (Нешатаев и др., 1974б).

5. Начало осени. В результате начавшегося листопада под пологом леса идет осветление, но освещенность далеко не достигает весенней. В солнечные дни бывают значительные повышения температуры. После выпадения дождей запас влаги в почве начинает медленно увеличиваться. Все это создает кратковременные благоприятные условия для осеннего отрастания многих травянистых видов (подробнее этот процесс описан на с. 25—27).

Продолжается отмирание летних листьев сныти, медуницы и др. Полностью (и одними из первых) отмирают надземные части видов, наиболее поздно начинающих вегетацию (колокольчики, норичник, чистец).

Конец вегетационного сезона травянистых растений в дубраве — это наступление ночных заморозков, губящих значительную часть надземной фитомассы летневегетирующих видов, а затем — первые снегопады.

Основные феноритмотипы

При всем разнообразии фенологического развития травянистых растений дубового леса их можно объединить в несколько групп со сходным типом сезонного развития — феноритмотипов. В «Лесу на Ворскле» М. Б. Митиной было выделено не-

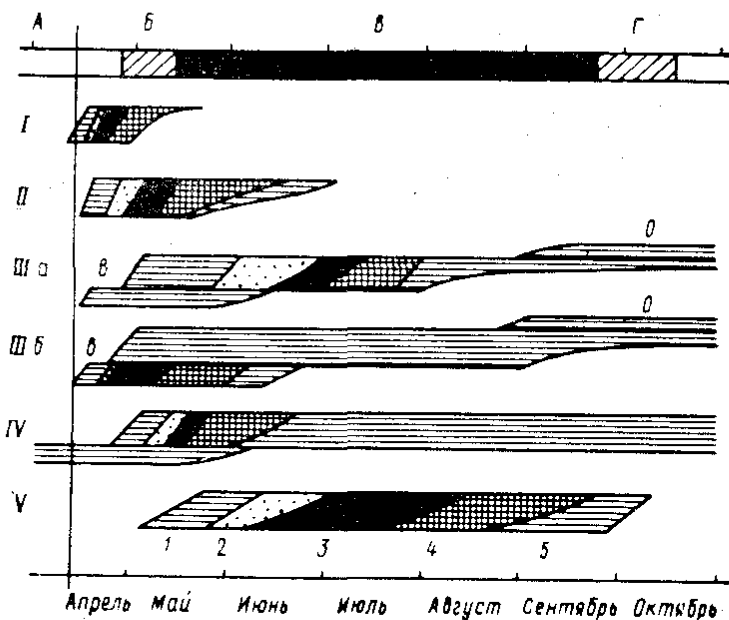


Рис. 1. Основные феноритмотипы травянистых растений в липо-дубняке снытевом (по Митиной и Антоновой, 1974).

I — ранневесенние эфемероиды (на примере *Scilla sibirica*), II — гемизэфемероиды (*Dentaria bulbifera*), III — летневегетирующие виды с ранним началом вегетации (IIIa — *Aegopodium podagraria*, IIIб — *Pulmonaria obscura*), IV — «вечнозеленые» виды (*Asarum europaeum*), V — летневегетирующие виды с поздним началом вегетации (*Scrophularia nodosa*). Фенофазы: 1 — вегетация, 2 — бутонизация, 3 — цветение, 4 — плодоношение, 5 — постфлоральная вегетация; 6 — весенние листья или побеги, 0 — осенние листья. Освещенность в травяном покрове: А — весенняя световая фаза, Б — переходная фаза, В — летнее затенение, Г — осеннее осветление. Вертикальная линия — дата снеготаяния.

сколько феноритмотипов (Митина и Антонова, 1974) на основании ряда признаков: сроков вегетации, продолжительности жизни надземных частей растений, числа генераций листьев в течение вегетационного сезона, продолжительности, сроков и глубины зимнего покоя. Основные феноритмотипы представлены на рис. 1.

I. Ранневесенние эфемероиды (*Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna*, *Gagea lutea* G. *minima*). Характеризуются ранним (сразу после снеготаяния)

началом и весьма коротким периодом вегетации, сдвинутым на ранневесеннее время. Вся надземная вегетация длится 4—6 недель. Фаза цветения короткая: по данным Л. А. Антоновой (1972), в «Лесу на Ворскле» она составляет у разных видов 13—18 дней; распускание цветков дружное, продолжительность жизни одного цветка довольно велика (в среднем 5—7 дней). Суточный ход распускания цветков неустойчив и целиком определяется дневными изменениями температуры. После отмирания надземных частей эфемероиды впадают в состояние покоя. В начале осени процессы развития возобновляются (отрастание корней и зачатков листьев, образование бутонов внутри ростков). Всю зиму идет медленное подснежное развитие. Органический покой сменяется вынужденным в середине зимы. К концу зимы под снегом полностью сформированы генеративные органы, и надземная вегетация начинается сразу же после снеготаяния. Подробно фенология и смена фаз покоя описаны нами ранее (Горышина, 1969б).

II. Геми- («полу») эфемероиды (*Dentaria bulbifera*, *Adoxa moschatellina*). Имеют раннее начало вегетации (но несколько позже, чем у эфемероидов) и раннее цветение, заканчивают вегетацию в середине лета. Общая продолжительность надземной вегетации — 8—10 недель. Цветение в конце весны. Так же, как и эфемероиды, имеют фазу летнего и раннеосеннего органического покоя.

III. Летневегетирующие виды с ранним началом вегетации (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*, *Viola suavis*, *Glechoma hirsuta* и др.). Виды этого феноритмотипа имеют длительный (5—6 месяцев) период вегетации; у многих видов сменяется несколько генераций листьев в течение вегетационного сезона: весенние листья (или побеги), появляющиеся ранней весной и отмирающие к началу лета, летние и осенние. Почти все они цветут весной или в начале лета и имеют непродолжительный период цветения (за исключением сныти, примыкающей по характеру цветения к феноритмотипу V).

IV. «Вечнозеленые» (по терминологии И. Г. Серебрякова, 1964) виды (*Asarum europaeum*, *Carex pilosa*; в других дубравах к этому феноритмотипу близок зеленчук *Galeobdolon luteum*). Новые листья и побеги образуются весной, затем после летней вегетации зимуют и доживают до середины следующего вегетационного сезона. Общая продолжительность жизни листьев — до 14 месяцев. В первую половину вегетационного периода, таким образом, существуют одновременно две генерации листьев — молодые (генерации текущего года) и перезимовавшие (прошлогодней генерации). Характер цветения копытня (сроки, продолжительность жизни цветков, суточный ритм) такой же, как и у эфемероидов. У осоки волосистой, также имеющей поздневесеннее цветение, отмечаются черты, свойственные анемо-

филам — утренний тип цветения (вскрытия пыльников), как у многих злаков (Антонова, 1972).

V. Летневегетирующие виды с поздним началом вегетации (*Scrophularia nodosa*, *Stachys silvatica*, *Campanula trachelium*, *C. rapunculoides*, *Festuca gigantea*). Начинают развитие уже под частично облиственным пологом. Фенофазы более растянуты, чем у предыдущих феноритмотипов. Осеннего отрастания не дают, отмирают раньше других видов. Цветение продолжительное — в «Лесу на Ворскле» 1—2 месяца (Антонова, 1972). Хотя продолжительность жизни одного цветка не более 2—3 дней, фаза цветения растянута благодаря неодновременному образованию бутонов и распусканию цветков. Суточный ход цветения в целом устойчив, но зацветание замедляется при высокой температуре воздуха, в связи с чем некоторые виды имеют полуденную депрессию кривой распускания цветков.

Сравнительная оценка роли отдельных феноритмотипов в сложении травостоя лесостепной дубравы показывает, что их фитоценотическое значение весьма неравноценно. Основную массу травяного покрова (по встречаемости, числу особей и фитомассе) в наиболее распространенных типах леса составляют виды феноритмотипов I (весной) и III—IV (летом). Об этом свидетельствуют данные многочисленных геоботанических описаний и пробных укусов (Максимов, 1939; Карандина, 1949; Нешатаев и Старостина, 1962; Митина, 1970; Нешатаев и др., 1974а, 1974б). Следует отметить, что феноритмотип IV, хотя и представлен всего двумя видами, но по числу особей занимает одно из первых мест, включая один вид доминирующий (*Carex pilosa*), а другой — с достаточно большим обилием (*Asarum europaeum*). В то же время обилие и встречаемость видов, принадлежащих к феноритмотипам II и V, весьма малы, и в образовании фитомассы они играют весьма скромную роль.

Динамика листовой поверхности

Сезонная динамика листовой поверхности — весьма существенная характеристика, необходимая при анализе фотосинтетической деятельности или водного режима растений в разные периоды вегетационного сезона. Кроме того, темпы нарастания и отмирания листовой массы сами по себе служат достаточно выразительным фенологическим параметром. Поэтому в дополнение к обычным фенологическим наблюдениям мы попытались проследить некоторые особенности динамики листового аппарата у дубравных травянистых видов.

Образование весенней генерации листьев у сныти и медуницы, а также первых листьев у других видов этого феноритмотипа (см. рис. 1, III) начинается очень рано — вскоре после снеготаяния, в период апогея развития ранневесенних эфемероидов.

В достаточно ранние весны с постепенным прогреванием почвы между началом развития ранневесенней и летней синузид существует хорошо заметный разрыв (8—15 дней), обусловленный, очевидно, более высокими температурными порогами начала роста у летневегетирующих видов по сравнению с эфемероидами (Горышина, 1965б). В очень поздние, но быстрые весны (например, в 1963 и 1964 гг., когда снеготаяние задержалось до 20-х чисел апреля) сныть и другие летние виды начинают развиваться вслед за эфемероидами, почти без всякого пере-

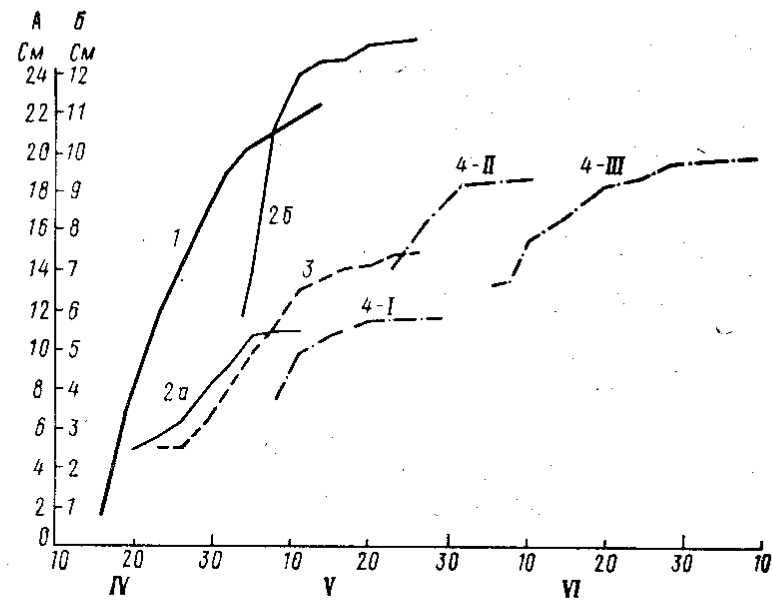


Рис. 2. Рост листьев травянистых растений весной в липо-дубняке снытевом (длина листовой пластинки).

1—*Scilla sibirica*, 2—*Aegopodium podagraria* (a — весенние листья, б — летние листья), 3—*Asarum europaeum*, 4—*Scrophularia nodosa* (листья: 1— первый, II— третий, III— пятый). Оси ординат: А — для *Scilla sibirica*, Б — для остальных видов.

рыва, хотя почва и не успевает прогреться. Возможно, у сныти в условиях поздней весны имеет место такое же снижение температурных порогов роста, обеспечивающее быстрое развитие при задержке весны, которое было нами экспериментально показано для эфемероида *Scilla sibirica* (Горышина, 1972а).

Весеннее нарастание листовой массы идет у летневегетирующих видов весьма быстрыми темпами, вполне сравнимыми с темпами роста эфемероидов, как видно на рис. 2. Скорость роста листьев особенно велика в поздние, но бурные весны, когда в течение нескольких теплых дней в конце апреля — на-

чале мая травостой дубравы быстро «затягивается» почти сплошным ковром горизонтальных листовых пластинок сныти, скрывающим отцветшие эфемероиды. Динамика нарастания листовой массы сныти также хорошо иллюстрируется на рис. 3. Стремительный рост характерен и для весенних побегов медуницы: так, в теплые весны от появления побегов из-под подстилки до полного формирования листьев и цветоносов проходит не более 5—8 дней. Столь же быстро идет и рост молодых листьев копытня (рис. 2), а также осоки волосистой.

После окончания роста у некоторых видов (копытень, медуница) наблюдается небольшое сокращение размеров листовой пластинки. Так, у *Asarum europaeum* ширина листьев, на кото-

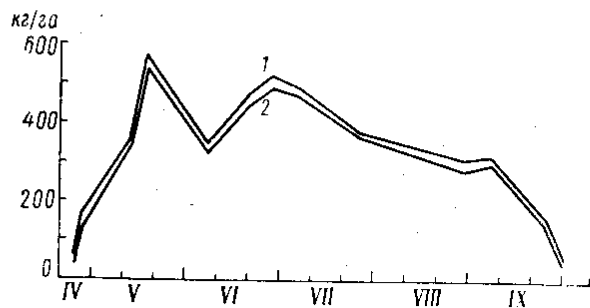


Рис. 3. Динамика нарастания фитомассы *Aegopodium podagraria* в травяном покрове липо-дубняка снытевого (Митина, 1969).
1—общая надземная фитомасса, 2—листья.

рых проводились регулярные измерения, в июле 1974 г. уменьшилась по сравнению с концом мая на 2—5 мм. Очевидно, некоторое «стягивание» листовых пластинок объясняется тем, что после окончания роста поверхность листа приобретает неровный, слегка рельефный характер, в то время как у еще растущих листьев пластинка листа гладкая, блестящая, как бы сильно натянутая.

Скорость весеннего формирования листьев сильно подвержена влиянию неустойчивой весенней погоды и при длительных похолоданиях может резко замедляться. Интересно, что в более северных (подмосковных) дубравах отмечено более плавное нарастание листовой поверхности у дубравных трав (на примере *Asarum europaeum* и *Carex pilosa*) и более позднее начало отмирания листьев, так что сезонная кривая листовой поверхности имеет пик в июне (Смирнова, 1966).

Что касается «позднелетнего» феноритмотипа (см. рис. 1, V), то, несмотря на более высокий температурный фон, образование и рост листьев происходят у него гораздо более медленно, а период нарастания листовой поверхности растянут почти до

конца вегетации. Но из-за незначительного участия этого феноритмотипа в общей массе травостоя, его «характер» не сказывается сколько-нибудь заметно на общей динамике нарастания ассимиляционной поверхности в дубравном травостое — в основном она определяется феноритмотипами III и IV.

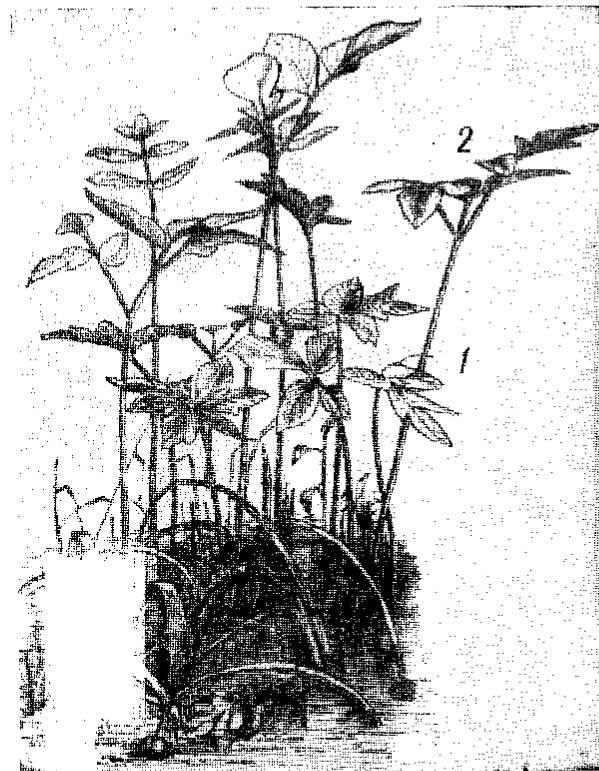


Рис. 4. Листья двух сезонных генераций у *Aegopodium podagraria* в мае 1966 г.
1—весеннее, 2—летнее. На почве — отмирающая *Scilla sibirica*.

Таким образом, в конце световой фазы и в переходной фазе развития леса основная масса дубравных растений обеспечена уже хорошо развитой и еще достаточно хорошо освещенной ассимиляционной поверхностью, что является одной из важных предпосылок для интенсивной фотосинтетической деятельности в это время.

На переломе от весны к лету, когда под пологом дубравы резко меняется освещенность, наблюдается весьма характерное явление в жизни многих дубравных растений — сезонная смена

ассимиляционного аппарата (по-видимому, лишь немногие виды имеют листья, способные к одинаково эффективной жизнедеятельности и весной, при освещенности 30—40 клх, и летом, при 500—700 лх). Эта смена наиболее ярко выражена у медуницы, имеющей, как известно, сезонный диморфизм побегов — развивающиеся весной цветоносные побеги с мелкими сидячими листьями летом сменяются вегетативными побегами с крупными темными длинночерешковыми листьями. Но она хорошо выражена и при отсутствии явного диморфизма. Так, у сныти весной формируется генерация более мелких, слегка ксероморфных

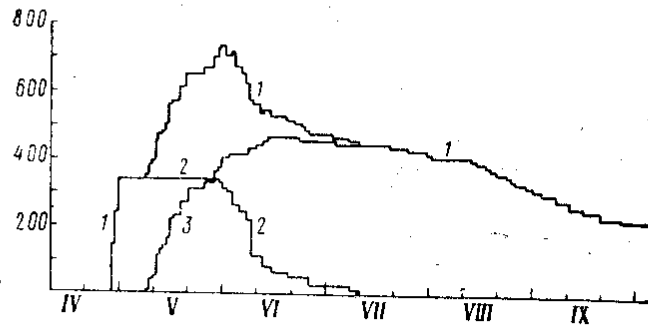


Рис. 5. Динамика количества листьев *Aegopodium podagraria* на 1 м² в липодубняке снытевом.
По оси ординат — число листьев на 1 м². Количество листьев: 1 — общее, 2 — весенних, 3 — летних.

листьев, срок жизни которых приблизительно совпадает со временем вегетации ранневесенних эфемероидов: уже в середине мая они желтеют и отмирают. Несколько позже весенних начинают развиваться более высокие и крупные листья летней генерации. В период «встречи» листьев двух генераций травостой сныти имеет двухъярусный характер, как видно на рис. 4. Количественные соотношения листьев двух сезонных генераций у сныти и сроки их существования были прослежены М. Б. Митиной на пробных площадках в снытевых синузях липодубняка снытевого путем ежедневного маркирования всех вновь появляющихся и увядающих листьев (рис. 5). Смена листьев у сныти отражается и на динамике листовой массы этого вида (рис. 3, два пика на кривой 2).

Явления, в известной мере аналогичные смене сезонных генераций листьев, можно обнаружить и у других летневегетирующих видов. Так, у ясенника и звездчатки в световую фазу функционируют листья, появившиеся весной (у первого вида — первая и вторая мутовки, у второго — две нижние пары супротивно расположенных листьев). В начале лета они отмирают, после того как развились выше расположенные и гораздо более

крупные летние листья. У одного из лесных колокольчиков (*Campanula trachelium*) весной сначала развиваются прикорневые розеточные листья, но уже в середине июня они полностью отмирают, оставляя лишь обнаженные листовые следы на стебле (иногда листья сохраняются все лето, но лишь у ювенильных особей). У чистеца лесного также довольно быстро отмирают первые 2—3 пары листьев, образовавшиеся весной.

Наконец, своеобразной формой сезонной смены ассимиляционного аппарата является и отмирание в середине лета прошлогодних листьев, «отработавших» весной, у осоки и копытня; с середины лета у этих видов функционируют только листья генерации текущего года.

Сезонная смена листьев или побегов у дубравных растений не происходит в строго определенные календарные сроки, но в большой степени зависит от погодных условий и режима влажности почвы. Так, во влажное лето 1969 г. и в чрезвычайно дождливое лето 1974 г. отмирание весенних листьев сныти закончилось только в середине июня; почти до конца июня происходило образование летних листьев. Напротив, в засушливое и жаркое лето 1972 г. отмирание было очень ранним (в начале мая). Прошлогодние листья копытня обычно сохраняются до середины июля, а в засушливые годы отмирают уже в июне.

После продолжительного стабильного периода, уже в середине лета листовая масса травянистых дубравных видов начинает уменьшаться — отчасти в результате повреждений насекомыми, грибных инфекций, поедания грызунами и др., отчасти в результате ухудшения в это время условий водоснабжения.

Сезонная динамика надземной фитомассы

Распределение во времени процессов нарастания и убыли общего запаса фитомассы в травяном покрове дубравы хорошо отражает динамику таких жизненно важных процессов, как фотосинтез и рост, а также позволяет определить наиболее «активный» период вегетационного сезона.

В «Лесу на Ворскле» в течение многих лет в рамках Международной биологической программы (МБП) геоботаниками проводились исследования продуктивности травяного покрова в основных ассоциациях (липо-дубняк снытевый и дубняк волосистоосоковый). Взятие пробных укосов в течение ряда вегетационных сезонов с достаточно большой частотой (весной через 3—5 дней, летом и осенью через 10—15 дней) позволило выявить закономерности сезонной динамики и разногодичной изменчивости фитомассы. Результаты этих работ изложены в ряде публикаций (Нешатаев и Растворова, 1970; Нешатаев, Добрецова и др., 1974; Горышина, Нешатаев и Терешенкова, 1975; Горышина, Нешатаев и Растворова, 1975, и др.). Здесь мы упоминаем их только вкратце.

Характерными чертами динамики фитомассы под пологом дубового леса лесостепи являются, во-первых, ее весьма быстрое увеличение весной и в начале лета, когда наблюдается максимум запаса, и, во-вторых, раннее затухание прироста фитомассы и раннее начало процессов ее отмирания. Снижение запаса фитомассы начинается уже в мае, но особенно оно ускоряется во второй половине лета и поздней осенью. В целом сезон-

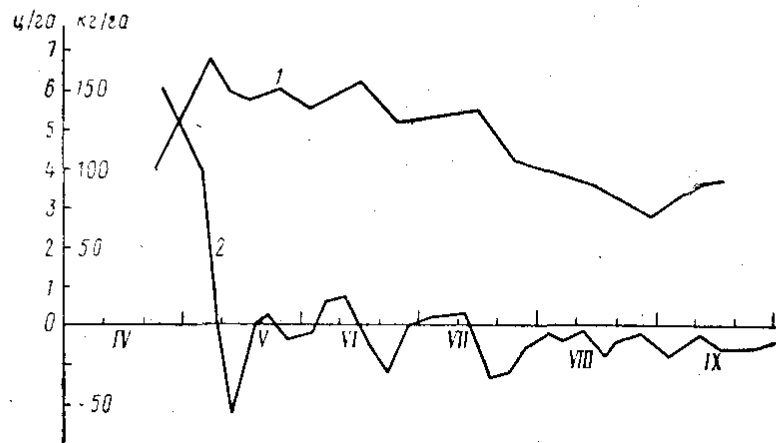


Рис. 6. Динамика фитомассы травостоя в липо-дубняке снытевом (1970 г., по Ю. Н. Нешатаеву).

1—общий запас фитомассы (ц/га, сухой вес), 2—прирост фитомассы по пятнадцаткам (кг/га, сухой вес).

ная кривая запаса фитомассы травостоя имеет поэтому асимметричный характер, с пиком в мае, а кривая прироста демонстрирует его резкий скачок в начале вегетационного сезона и близкие к нулю (или отрицательные) величины в остальное время (рис. 6).

Такая сезонная динамика обусловлена рядом причин, анализ которых дан в цитированных выше работах. Основные среди них — своеобразная динамика экологических факторов под пологом лесостепной дубравы (в том числе — быстрое падение легкодоступной влаги в почве и краткость весенне-раннелетней «зоны комфорта»); преобладание феноритмотипов с быстрым весенним ростом и ранним цветением; высокая интенсивность фотосинтеза лесных трав и большая фотосинтетическая продуктивность в начале вегетационного сезона (см. гл. III).

Раннее снижение запасов фитомассы связано также с такими особенностями фенологии травостоя, как отмирание в начале лета ранневесенних эфемероидов и весенних побегов (листьев) у некоторых летневегетирующих видов, отмирание прошлогодних листьев осоки и копытня. Часть фитомассы теряется при рассеивании семян и плодов у преобладающих в травостое

раноцветущих видов. К этим внутренним причинам присоединяются внешние факторы: отмирание части фитомассы во второй половине лета при прогрессирующем иссушении почвы (Нешатаев, Растворова, 1970), поедание насекомыми и грызунами (Петров, 1974), гибель от грибных поражений.

Специфика сезонного хода изменений запаса фитомассы в травостое лесостепной дубравы особенно ярко видна при сопоставлении с соответствующими материалами из районов с более мягким и влажным летом (Центральная и Западная Европа), где обычно отмечается постепенный плавный ход нарастания фитомассы лесного травостоя, сравнительно поздний максимум (июнь — июль) и медленные процессы отмирания, особенно во влажные годы (Medvečka-Kornaš, 1967; Kazmierczakowa, 1967; Janković e. a., 1970; Kubiček a. Brechtel, 1970; Brezeanu e. a., 1972; и др.).

Размеры запаса травянистой фитомассы и сроки его нарастания и убыли изменяются в годы с разными погодными условиями. Особенно заметно сказываются сильные засухи: так, в необычайно засушливое лето 1972 г. отмечалось снижение максимального запаса фитомассы и очень раннее и быстрое ее отмирание (Горышина, Караушева и др., 1975). Напротив, во влажные годы, как уже подчеркивалось выше, обычно наблюдается более продолжительный рост дубравных трав и их пышное развитие в первой половине лета, а в связи с этим — увеличение общей фитомассы. Вместе с тем общий характер сезонной динамики сохраняется и в очень разные по погодным условиям годы (Горышина, Нешатаев, Растворова, 1975). Особенно интересно, что в чрезвычайно дождливое и достаточно теплое лето 1974 г. (420 мм осадков за лето), с постоянным обилием легкодоступной почвенной влаги и пышным развитием растений, процессы отмирания травянистой фитомассы в «Лесу на Ворскле» шли в обычные сроки (хотя и не столь интенсивно, как при летних засухах). Эти наблюдения наводят на мысль об участии эндогенных механизмов в сезонных ритмах ростовых процессов дубравного травостоя, приложенных к «средней» динамике условий.

Отдельные авторы (Карпов, 1969; Солнцева, 1970) видят возможный «ограничитель» длительности вегетации лесных трав в корневой конкуренции со стороны древесных пород и указывают, что при снятии этой конкуренции травостой способен продолжить вегетацию до глубокой осени.

Относительная стабильность сезонной динамики фитомассы дубравного травостоя особенно хорошо видна при сопоставлении с изменениями фитомассы в разные годы в степях лесостепной зоны (рис. 7). В последнем случае значительно шире и размах колебаний максимальной фитомассы в разные годы (рис. 7, аб) и особенно — сдвиг сезонного пика фитомассы в зависимости от погодных условий (рис 7, вг).

Сезонная динамика цветения

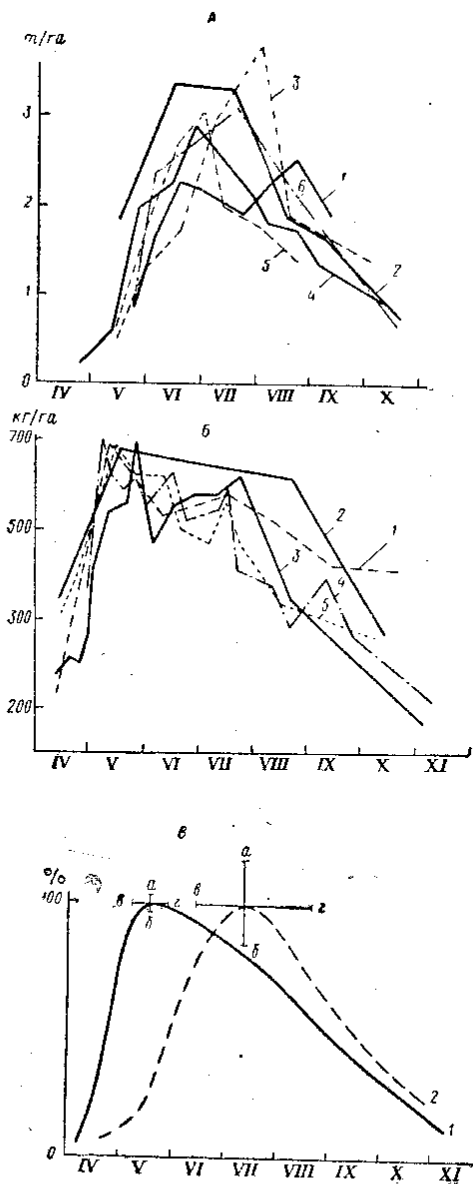


Рис. 7. Сезонная динамика надземной фитомассы травяного покрова. А — в степном травостое (Центрально-Черноземный заповедник, по Семенов-Тянь-Шанской, 1966): 1—1956 г., 2—1957 г., 3—1958 г., 4—1959 г., 5—1960 г., 6—1962 г.; Б — в липо-дубняке снытевом. «Лес на Ворскле» (по данным Ю. Н. Нешатаева): 1—1967 г., 2—1968 г., 3—1969 г., 4—1970 г., 5—1971 г.; В — сравнительная схема сезонной динамики фитомассы (% от максимального запаса): 1—травяной покров липо-дубняка снытевого, «Лес на Ворскле», 2—степной травостой (по Семенов-Тянь-Шанской, 1966). Амплитуда разногодичной изменчивости: аб — максимальной величины фитомассы, вг — времени сезонного пика фитомассы.

Общеизвестно, что процессы цветения под пологом тенистых дубовых лесов подавлены; большинство видов обеспечивает размножение вегетативным путем. К их числу принадлежат и доминанты травяного покрова. Так, *Aegorodium podagraria* обильно цветет лишь на опушках и прогалинах, а под пологом сомкнутых древостоев почти совсем не образует цветков (за исключением редких лет, например в 1961 и 1974 гг., отличавшихся большим количеством осадков в начале лета, когда массовое цветение сныти в «Лесу на Ворскле» отмечалось повсеместно, даже в самых затененных местах).

Однако, при всей многочисленности цветущих особей, можно заметить определенные закономерности цветения в дубравном травостое.

Для характеристики цветения, как показателя сезонной ритмики травяного покрова, удобно воспользоваться «кривыми цветения», изображаю-

щими изменение в течение вегетационного сезона количества цветущих видов, А. В. Кожевников (1929, 1937), одним из первых применивший кривые цветения как способ анализа ритмики ценозов, наблюдал в подмосковных липовых лесах двухвершинную кривую с ранневесенним и летним пиками, которые рассматривались им как отражение смены двух сезонных аспектов в листопадных лесах. Однако впоследствии, при расширении фенологических исследований, оказалось, что случай, описанный Кожевниковым, составляет как раз исключение, а наиболее типичной для широколиственных лесов является одновершинная кривая цветения,

с резко выраженным пиком в конце весны — начале лета (Куренцова, 1936; Шик, 1953; Витко, 1962б; Калда, 1962; Андреева, 1963; Камышев, 1964; Шамардина, 1964; Карписонова, 1967; Солнцева, 1970, и др.). Правда, В. Н. Голубев (1965) указывает на более или менее равномерное распределение во времени цветущих видов в дубравах Центрально-Черноземного заповедника; но, очевидно, такой характер кривой цветения связан с парковым характером этих насаждений и с обилием нелесных (полянных и опушечных) видов, цветущих летом.

В «Лесу на Ворскле» кривые цветения были составлены М. Б. Митиной по 4-летним наблюдениям. В лесостепной дубрава кривая цветения имеет хорошо выраженный пик в переходную фазу, когда цветет большинство видов дубравного травостоя (рис. 8). Хотя А. В. Кожевников связывал весенний пик кривой с цветением светолюбивых эфемероидов, оказывается, что в нашей дубрава доля эфемероидов в этом пике весьма умеренна. В основном же подъем кривой обусловлен ранним цветением большинства летневегетирующих видов, зацветающих несколько позже эфемероидов, в период «зеленой дымки». Действительно, из 56 обычных видов летнего дубравного травостоя 38 (или около 70%) цветут в начале вегетационного сезона, и только совсем немногие — во второй половине лета. Это — *Campanula trachelium*, *C. rapunculoides*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys silvatica*, отнесенные С. Н. Карандиной (1949) к позднелетнему аспекту. Если еще при этом иметь в виду, что кривая цветения составляется по количеству цветущих видов (иногда представ-

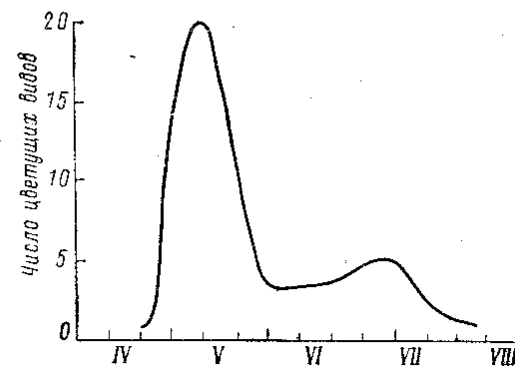


Рис. 8. Обобщенная схема динамики числа цветущих видов в травяном покрове липо-дубняка снытевого (по многолетним данным М. Б. Митиной).

ленных в очень небольшом обилии) и учесть количество цветущих особей, то резкое преобладание ранцветущих растений в дубраве станет еще более очевидным. Эта весьма характерная черта сезонной ритмики дубравного травостоя, очевидно, в большой мере связана с динамикой образования и накопления ассимилятов (поскольку образование генеративных органов требует большого их расхода), т. е. с сезонным ритмом фотосинтетической деятельности лесных растений, обусловленным изменением световых условий и водного режима под пологом леса (более подробно см. об этом в гл. III на с. 85—87). Несомненную роль играет также и большое количество опылителей в дубраве в начале вегетационного сезона по сравнению со второй половиной лета.

Стоит отметить, что и в более мезофильных, но весьма теневых лиственных лесах Северной Америки, сходных в эколого-фитоценоотическом отношении с нашими дубравами, также отмечается явное преобладание весеннецветущих видов в травяном покрове (Knight a. Louks, 1969; Auclair, 1972), причем эта черта наиболее ярко выражена в местообитаниях с глубоким затенением.

В том, что характер кривых цветения под пологом леса отражает сезонную динамику светового режима, убеждает сравнение динамики цветения в «Лесу на Ворскле» и в ксерофильных дубравах-гырнецах Молдавии (Витко, 1962). В последнем случае максимум цветения приходится на сравнительно поздний период, когда лесной полог уже сформирован. По мнению К. Р. Витко, это связано с разреженностью и осветленностью полога в летнее время (иными словами — с менее резко выраженной сезонной динамикой освещенности).

Новообразование подземных органов

Хотя фенологические наблюдения обычно проводятся только за надземными частями растений, для полной характеристики сезонных ритмов жизненных процессов весьма существенно также иметь представление и о ростовых процессах, происходящих в подземной сфере. К сожалению, такого рода исследования из-за их трудоемкости и необходимости повреждать большие участки травостоя, проводятся крайне редко. В литературе есть лишь беглые упоминания о периодах роста подземных органов. Так, А. П. Петров (1947), например, указывает, что в Кайбицких дубравах (Татарская АССР) корневища сныти растут главным образом в июне.

Большой интерес для понимания ритмов жизнедеятельности дубравных растений представляют исследования О. В. Смирновой (1966), проведенные в подмосковных дубравах, а также

более ранние работы И. Г. Серебрякова (1947) и Б. А. Юрцева (1951). Наблюдения О. В. Смирновой над *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura* и *Ranunculus cassubicus* показали, что в годы с обычным увлажнением энергичное корнеобразование идет в первой половине июня; второй его период приходится на конец июля — начало августа. Во влажные годы корнеобразование, хотя и замедленное, идет почти все лето. Поэтому автор предполагала, что в областях влажного и мягкого климата корнеобразование у лесных трав идет непрерывно в течение всего вегетационного периода. Действительно, такой характер роста подземных органов был позднее описан у *Aegopodium podagraria*, *Asperula odorata*, *Glechoma hederacea* и других видов в липово-грабовых лесах Центральной Европы (Tumidajovicz, 1971).

Рост молодых корней у изученных растений, по данным О. В. Смирновой, также оказался неравномерным: ростовые процессы начинаются с конца мая — начала июня и продолжаются до глубокой осени. Интересно, что кривая нарастания корней является до известной степени зеркальной по отношению к нарастанию листовой поверхности — наиболее интенсивно подземные процессы роста идут тогда, когда в надземной сфере рост прекращается или сильно замедляется. Ранее это же явление было показано для *Mercurialis perennis* в дубовых лесах Англии (Mukerji, 1936), а в последнее время — для корневищных травянистых видов дубово-грабовых и буковых лесов Чехии (Plašilova, 1970).

Таким образом, в целом период ростовых процессов у дубравных травянистых растений длится гораздо дольше, чем удается отметить путем обычных фенологических наблюдений. О. В. Смирнова справедливо отмечает, что для изученных видов, учитывая рост побегов, корнеобразование и рост корней, а также заложение и развитие цветков, можно говорить о практически непрерывном формообразовании (росте).

В «Лесу на Ворскле» многолетние работы по исследованию новообразования и роста корневищ и корней у двух доминирующих видов (*Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*) были проведены В. А. Чижиковой. Они в целом подтвердили закономерности, найденные О. В. Смирновой для подмосковных дубрав.

Осеннее отрастание

В последних числах августа — начале сентября, после обычных в это время дождей, многие дубравные виды возобновляют развитие и дают новые генерации листьев. Это осеннее отрастание наблюдается прежде всего у растений, принадлежащих

к наиболее массовому феноритмотипу (летневегетирующих видов с ранним началом вегетации). У сныти появляются молодые листья, имеющие более мелкие размеры, чем летние, и напоминающие листья весенней генерации жесткой листовой пластинкой и светлой окраской. У медуницы отрастают осенние листья, промежуточные по форме между листьями весенних и летних побегов, — на коротком черешке с оторочкой, но крупные и удлиненной формы. Также идет интенсивное осеннее отрастание у *Viola suavis*, *V. hirta*, *Lysimachia nummularia*, *Glechoma hirsuta*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum*, *Dactylis glomerata*, часто отмечается появление новых листьев у *Asperula odorata* и *Stellaria holostea* (у последних двух видов — в виде «надставки» участка нового побега с молодыми светлыми листьями над старым побегом).

Никогда не наблюдались процессы осеннего отрастания у *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Polygonatum multiflorum*, а также «позднелетних» видов — *Scrophularia nodosa*, *Campanula trachelium*, *C. rapunculoides*, *Stachys silvatica*. Правда, у последних крупные почки возобновления на корневищах трогаются в рост уже ранней осенью, но молодые побеги обычно не показываются над поверхностью почвы и зимуют под подстилкой или в почве.

Интенсивность и массовость осеннего отрастания зависят от погодных условий осени и особенно от условий увлажнения в предшествующее лето. Так, после сравнительно влажного лета 1965 г. у сныти отмечалось массовое появление листьев осенней генерации. В течение всего сентября сохранялся травяной покров со свежими, мало поврежденными, тургесцентными листьями, напоминающий по облику сныть в мае — июне. Напротив, в 1966 г. после сильной жары и засухи в августе, когда дневные температуры в лесу доходили до 37°, в травяном покрове шло массовое отмирание летних листьев сныти и почти не было осеннего отрастания. В 1969 г. при необычно поздней и сильной засухе в начале сентября уже начавшееся осеннее отрастание было резко заторможено, и развитие не пошло дальше образования малочисленных, очень мелких и ксероморфных по внешнему облику листьев. Но особенно ярко зависимость осеннего развития от погодных условий проявилась в необычно засушливом 1972 г., когда осенью лесной травяной покров практически отсутствовал — летние генерации листьев отмерли очень рано, а осеннего отрастания почти совсем не было.

Интересно также отметить, что процессы появления новых листьев осенью тесно связаны с судьбой листьев предыдущей генерации (опять-таки, это особенно заметно на сныти). В конце октября хорошо видно, что в тех участках травостоя, где сохранилось много листьев летней генерации, осеннее отрастание очень скудно или его совсем нет. Напротив, там, где летние листья быстро гибнут, осеннее отрастание идет обильно и интен-

сивно. Создается впечатление, что при удалении взрослых летних листьев снимается тормоз, препятствующий пуску развития следующей генерации листьев сныти (любопытно, что такое же явление наблюдается и летом в местах частого повреждения листьев сныти — близ дорожек).

Новые листья осенью отрастают далеко не у всей популяции того или иного дубравного вида (по глазомерной оценке, примерно у половины особей сныти, у одной трети особей ясменника и звездчатки). Однако, поскольку осеннее отрастание идет у наиболее массовых в травяном покрове видов, в целом оно дает довольно значительную фитомассу, как свидетельствуют данные пробных укосов (Нешатаев и др., 1974а).

Окончанием вегетационного сезона для летневегетирующих дубравных трав можно считать выпадение снега и установление стойкого снегового покрова. «Уход под снег» происходит не сразу — обычно в лесостепи на переломе осени и зимы чередуются отдельные снегопады и краткие потепления. Интересно проследить поведение лесных трав при этих «волнах» осенней и зимней погоды, сменяющих друг друга. Снегопады плотно прижимают листья и побеги к подстилке. У сныти листовые пластинки опрокидываются и лишь согнутые черешки видны над снегом. В такие дни кажется, что вегетация полностью окончена. Но как только снег тает, листья сныти, копытня, медуницы и другие травы выходят из-под снега свежими, зелеными, тургесцентными; выпрямляются и восстанавливают нормальное положение. Отдельные листья осоки, сныти и других высокорослых трав, не покрывавшиеся снегом, при таких волнах холода подвергаются полному промерзанию и тем не менее при потеплениях вновь оказываются живыми и неповрежденными. Все это наводит на мысль, что отмирание и гибель зеленых частей зимующих лесных многолетников происходит не сразу при наступлении зимы, а постепенно, в процессе зимовки.

В дни поздней осени удается наблюдать явление, помогающее понять, каким образом у лесных трав, погребенных осенью мощным листовым опадом древесных пород, весной перезимовавшие части вновь оказываются на поверхности подстилки. При сильных осенних дождях и неоднократных снегопадах происходит постепенная спрессовка рыхлого листового опада, а травянистые растения, сохраняющие тургор, после каждого снегопада вновь распрямляются и в конце концов оказываются над подстилкой. Так, в 1971 г. мы наблюдали, как листья сныти поднимаются и их черешки вновь принимают стойкое вертикальное положение после нескольких дней, проведенных под снежным покровом толщиной в 4—7 см.

Все эти наблюдения показывают, как трудно при фенологических наблюдениях учесть и датировать окончание вегетационного сезона для лесных травянистых видов. Казалось бы, естест-

Дубравные травянистые виды, зимующие с зелеными листьями в „Лесу на Ворскле“

Группа по частоте зимовки с зелеными листьями*	Вид	Перезимовавшие листья отмирают		
		сразу после снеготаяния	после начала развития новой генерации листьев	в середине лета
1	<i>Asarum europaeum</i>			+
	<i>Carex pilosa</i>			+
2	<i>C. digitata</i>	+		
	<i>C. spicata</i>		+	
	<i>Cardamine impatiens</i>	+		
	<i>Dactylis glomerata</i>		+	
	<i>Fragaria vesca</i>		+	
	<i>Geum urbanum</i>		+	
	<i>Glechoma hirsuta</i>		+	
	<i>Hepatica nobilis</i>		+	
	<i>Lamium maculatum</i>		+	
	<i>L. purpureum</i>		+	
	<i>Lysimachia nummularia</i>		+	
3	<i>Stellaria holostea</i>		+	
	<i>S. nemorum</i>	+		
	<i>Aegopodium podagraria</i>	+		
	<i>Anthriscus silvestris</i>	+		
	<i>Asperula odorata</i>	+		
	<i>Dryopteris filix-mas</i>	+		
	<i>D. spinulosa</i>	+		
	<i>Geranium robertianum</i>	+		
	<i>Hypericum hirsutum</i>	+		
	<i>Lathyrus vernus</i>	+		
<i>Pulmonaria obscura</i>	+			
<i>Viola sepium</i>	+			
	<i>Viola suavis</i>		+	

* Характеристику групп 1—3 см. в тексте.

венный конец их вегетации — листопад у деревьев и погребение травяного покрова под опадом, означающее наступление темноты и окончание фотосинтеза. Но, как видно из сказанного выше, и после листопада, и даже после нескольких первых снегопадов в травяном покрове еще остается много зеленой фитомассы. Окончательное ее отмирание, по-видимому, происходит уже зимой, под снежным покровом.

Перезимовка

Как уже указывалось выше, большое число дубравных трав уходит под снег с зелеными листьями. Как идет у них перезимовка, какова судьба осеннего отрастания, какие процессы происходят у зимующих травянистых многолетников под снежным покровом? Прямые наблюдения над перезимовкой травяного покрова весьма затруднительны как из-за погодных условий, так и в связи с необходимостью раскопок снега и почвы, т. е. с нарушением природных условий зимовки. Представления о результатах перезимовки могут быть получены на основании ранневесенних наблюдений над растениями, вышедшими из-под снега. Такие наблюдения проводились нами в «Лесу на Ворскле» в течение многих весен. Регистрировалось состояние растений после снеготаяния (наличие перезимовавших зеленых листьев, их состояние, окраска, частота встречаемости у данного вида). Обилие перезимовавших листьев в разные годы сопоставлялось с погодными условиями зимы и толщиной снежного покрова (Горышина, 1967).

В табл. 1 представлен список видов, зимующих с зелеными листьями в дубравах «Леса на Ворскле». В него не включены ранневесенние эфемероиды, зимующие с ростками, поскольку зимнее подснежное развитие эфемероидов — явление совсем иного порядка, чем перезимовка летневегетирующих растений. В список не вошли также и виды, сохраняющие зеленые листья только в начале зимы, но теряющие их к весне.

По частоте зимовки с зелеными листьями все травянистые виды лесостепной дубравы можно разделить на следующие три группы (табл. 1):

1. Растения «вечнозеленые». Все особи вида всегда зимуют с зелеными листьями, которые сохраняются затем до середины следующего вегетационного сезона. Это представители описанного выше феноритмотипа «вечнозеленых» — осока волосистая и копытень европейский. Сюда же относится зеленчук (*Galeobdolon luteum*), отсутствующий в «Лесу на Ворскле», но весьма обычный в других лесостепных дубравах.

2. Зимовка с зелеными листьями обычна и отмечается у большого числа особей. К этой группе относятся часто встречающиеся дубравные виды (*Glechoma hirsuta*, *Stellaria holostea* и др.), а также редкая в «Лесу на Ворскле», но обычная во флоре более северных листопадных лесов печеночница благородная (*Hepatica nobilis*).

3. Отдельные особи зимуют с зелеными листьями только в благоприятные годы (у *Pulmonaria obscura*, *Asperula odorata* и др.). В эту группу входит и доминирующий вид основных ассоциаций — сныть. Как правило, листья осенней генерации у нее не перезимовывают и гибнут под снегом; далеко не каж-

дую весну удается найти отдельные перезимовавшие экземпляры. Интересно, что, по указаниям Е. И. Лапшиной (1928), в районе Ленинграда сныть нередко зимует с розеткой зеленых листьев.

Анализ данных табл. 1 показывает, что, по-видимому, сроки сохранения перезимовавших листьев весной находятся в связи с тем, насколько случайным или закономерным является такой способ зимовки для данного вида. Так, у видов, зимующих с зелеными листьями редко и случайно, листья отмирают сразу же после снеготаяния (например, у сныти, лесных папоротников, медуницы, некоторых осок и др.). Напротив, у растений, которые регулярно сохраняют зеленые листья на зиму, они обычно доживают до развития новой генерации листьев (у ежи, звездчатки, земляники и др.), а иногда и продолжают некоторое время сосуществовать с новыми листьями (у печеночницы, гравилата, будры и др.).

Общее число видов с зимующими зелеными листьями, отмеченных нами в травяном покрове дубрав «Леса на Ворскле», составляет 26 (а с ранневесенними эфемероидами — 34, т. е., около 20% из общего числа лесных травянистых видов — 168, по Самсоновой, 1970). Эта цифра на первый взгляд невелика, по сравнению с данными для других растительных формаций: так, в Курских степях в зеленом состоянии зимуют 62% видов (Прозоровский, 1940), в Иркутско-Балаганской лесостепи — две трети видов (Горшкова, 1960); в ельниках Московской области с зеленой листвой перезимовывают около 50% видов (включая вечнозеленые) (Серебряков, 1964). Но следует учесть, что в нашем случае в общее число лесных видов включены и редко встречающиеся. Если же иметь в виду только виды, составляющие основную массу травостоя, то среди них зимующих с зелеными листьями оказывается более половины. К тому же это, как правило, виды с наибольшим обилием, так что в целом в дубраве большое количество особей сохраняет зеленые листья зимой под снегом.

Этому способствуют в лесостепной дубраве условия зимовки для травяного покрова (мощная листовая подстилка, неглубокое и непродолжительное промерзание почвы, стабильный снеговой покров). В большой степени зимовка травянистых растений зависит от характера зимы, в частности, от толщины и постоянства снежного покрова. Так, в 1958 и 1962 гг., когда зимы в «Лесу на Ворскле» были сравнительно малоснежными, сохранение зеленых листьев отмечалось соответственно у 12 и 13 видов, а в 1963 и 1964 гг. с очень снежными зимами и затяжными веснами число таких видов увеличивалось до 23 и 25. Влияние условий зимовки на сохранение зимующих листьев является и при географических сопоставлениях: некоторые виды, никогда не зимующие с зелеными листьями под Ленинградом (по данным Лапшиной, 1928), в дубраве «Лес на Ворскле»

принадлежат к числу частично сохраняющих листья на зиму (*Stellaria holostea*, *S. nemorum*, *Lathyrus vernus* и др.). И, напротив, многие виды, лишь эпизодически зимующие в восточноевропейских дубравах с зелеными листьями (например, *Pulmonaria obscura*, *Asperula odorata*), в более мягком климате Западной Европы являются настоящими вечнозелеными видами. Солсбери (Salisbury, 1916) для дубово-грабовых лесов Англии указывал 18 таких видов. Отметим также для сравнения, что в ксерофильных молдавских дубравах-гырнецах, по данным К. Р. Витко (1962), в условиях короткой, сравнительно теплой и малоснежной зимы зимующие листья имеют 19—23% всех травянистых видов, в том числе *Campanula persicifolia*, *Veronica chamaedrys* и др., в лесостепных дубравах теряющие листья на зиму.

Однако, как бы ни были благоприятны условия зимовки в дубраве, многомесячное пребывание под снегом и охлаждение не проходит для зеленых листьев бесследно. Обычно после снеготаяния у них отмечаются различные повреждения и признаки угнетения: потемнение и отмирание части листовых пластинок (правда, далеко не у всех листьев), некротические пятна, изменение окраски вследствие частичного разрушения зеленых пигментов (побледнение, побурение), и т. д. Весьма обычны различные оттенки красного цвета, от розоватого до густо-пурпурного, вследствие окрашивания листьев антоцианом (особенно хорошо это явление выражено у гравилата, лугового чая, будры, звездчатки, зверобоя волосистого). Интенсивность антоциановой окраски резко усиливается в очень холодные и бесснежные зимы: у отдельных видов (сныть, медуница), листья сохраняются под снегом и выходят из-под снега ярко-зелеными, но бурют сразу после таяния снега и прогревания; очевидно, в этих случаях на хлорофилл разрушающе действует не столько зимняя низкая температура, сколько резкая смена температур после снеготаяния.

Что касается биологического смысла перезимовки листьев и их физиологической роли, то лишь для одного феноритмипа — «вечнозеленых» видов — сохранение листьев кажется оправданным, поскольку сразу же после снеготаяния перезимовавшие листья включают в ассимиляционную деятельность и принимают значительное участие в создании новой фитомассы (об этом подробнее см. в гл. III). У остальных видов (в том числе и таких массовых, как сныть) осеннее отрастание листьев, либо обреченных на гибель во время зимовки, либо сразу же отмирающих весной и не принимающих участия в фотосинтезе, выглядит, как напрасная трата органического вещества, не оправданная условиями существования вида в настоящее время. Возможно, в этих чертах сезонной ритмики проявляются отголоски прежних условий существования, иными словами — признаки формирования видов в условиях с более мягкой зимой.

Состояние покоя

Период осенне-зимнего перерыва вегетации в умеренных широтах, одинаково неблагоприятный для всех многолетних растений, далеко еще не означает, что все растения переживают его в одинаковом физиологическом состоянии. Как известно из многочисленных работ по экспериментальному прерыванию покоя у древесных пород, кустарников, кустарничков и травянистых растений, одни виды осенью и в начале зимы впадают в состояние глубокого, или органического, покоя, который невозможно прервать даже сильно действующими агентами, у других эта фаза покоя отсутствует, и растения готовы к возобновлению развития в любое время осени и зимы при перенесении в достаточно теплую среду. Это различие в глубине осенне-зимнего покоя отразилось в отнесении Дильсом (Diels, 1918) лесных травянистых растений к трем группам, названным по именам характерных их представителей: *Leucojum*-тип (глубокий осенний покой с поздним переходом в вынужденный), *Asperula*-тип (отсутствие осеннего покоя) и *Polygonatum*-тип (переходный).

Осенне-зимнее физиологическое состояние травянистых растений лесостепной дубравы исследовалось нами в серии экспериментов (1961—1965 гг.) с 22 видами основных описанных выше феноритмотипов. Глубина покоя определялась обычным методом — установлением срока начала развития почек у зимующих побегов, помещенных в тепло. Начиная с конца сентября — начала октября образцы растений каждого вида (по 10—15 экземпляров) переносили через каждые 15—30 дней из естественной обстановки в лабораторию, где они содержались при температуре 18—20° и искусственном освещении, имитирующем весеннюю длину дня. Начало развития регистрировали по дате разворачивания зимующих почек и появления листьев у половины растений опытного образца. Для видов, зимующих с зелеными ростками или развернутыми почками внутри почвы, отмечали дату начала увеличения побега или появления его над поверхностью почвы. В дальнейшем растения выращивали до взрослого состояния.

Исследованные виды дубравных трав (представляющие весь основной видовой состав дубравного травостоя) весьма неодинаково реагируют на повышение температуры в осенне-зимний период. По скорости пробуждения зимующих почек — обратному показателю глубины органического покоя — ясно выделяются три группы (рис. 9).

1. Ранневесенние эфемероиды отличаются наиболее глубоким покоем (рис. 9, 1). У растений, внесенных в тепло в сентябре, не удалось наблюдать пробуждения ни сразу, ни после длительного содержания в тепле (в нашем опыте оно длилось около года). В варианте, взятом из природных условий в октябре, развитие эфемероидов в тепле началось только через 52—

53 дня, а при переносе в тепло в ноябре — через 26—27 дней. В этих случаях, несмотря на начало ростовых процессов, полного снятия покоя так и не произошло: растения увеличивались в росте очень медленно и погибли через 3 месяца, так и не вступив в фазу бутонизации. И только в декабре эфемероиды можно было считать полностью вышедшими из органического покоя, поскольку растения сразу же начали развитие после переноса в тепло и зацвели через 2—3 дня. В последующих (по календарю) вариантах эти сроки уже не менялись. По терминологии Дильса, это *Leucojum*-тип (кстати, *Leucojum vernum* — также ранневесенний эфемероид).

2. Другую, наиболее многочисленную группу составляют летневегетирующие виды (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys silvatica*, *Campanula trachelium* и др.). У этих видов зимующие почки способны сразу же трогаться в рост в тепле, в любой срок, уже начиная с сентября (рис. 9, 3). Другими словами, эти виды, по существу, не имеют осеннего органического покоя и находятся в это время в лесостепной дубраве в состоянии вы-

нужденного покоя — временной остановки низкими температурами процессов развития, начавшихся осенью.¹ Это — *Asperula*-тип, по Дильсу. Из других лесных видов к нему же принадлежит *Mercurialis perennis* (Mukerji, 1936). Большинство из исследованных В. Н. Голубевым (1965) 250 видов лесостепной флоры также не имели органического покоя. То же отмечено и другими авторами как в экспериментальных работах с травянистыми лесными растениями (Зозулин, 1949), так и при

¹ Однако следует отметить, что в наших работах мы имели дело с клонами, практически потерявшими способность к цветению, поэтому вывод об окончании покоя мы делали только на основании начала развития листьев, в то время как решающий критерий — переход к цветению. В литературе есть указания (Abrami, 1971), что и *Aegopodium podagraria*, и *Campanula rapunculoides*, подобно эфемероидам, требуют позднелетнего охлаждения (правда, кратковременного) для индукции цветения в следующем году; то же показано для *Stachys silvatica* (Pfirsch, 1962).

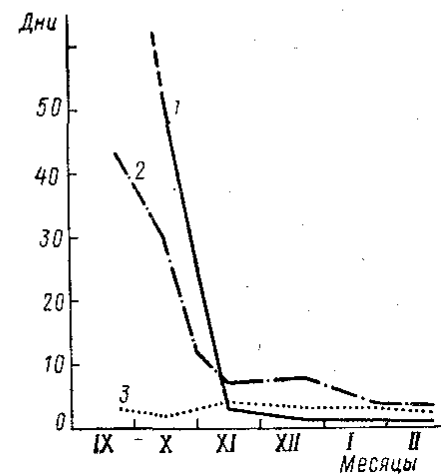


Рис. 9. Динамика глубины осенне-зимнего покоя у дубравных растений.

1— *Scilla sibirica*, 2— *Asarum europaeum*, 3— *Aegopodium podagraria*; по оси ординат — число дней от перенесения из природных условий в тепло до начала развития.

наблюдениях зимних потеплений в природных условиях (Витко, 19626).

3. Некоторые виды из числа «вечнозеленых» и гемиэфмероидов (*Asarum europaeum*, *Adoxa moschatellina*, *Dentaria bulbifera*) по глубине покоя занимают промежуточное положение: осенне-зимний органический покой выражен у них достаточно четко, но кончается он раньше, чем у эфемероидов (рис. 9, 2). Показано (хотя и весьма ориентировочными методами), что зимующие листья копытня в период покоя сохраняют способность к фотосинтезу и могут возобновлять ассимиляцию углекислоты в тепле (Генкель и Литвинов, 1930). Эта группа близка к *Polygonatum*-типу Дильса.

Заметим, что отнесение растения в ту или иную группу по характеру покоя, очевидно, зависит и от методических моментов (в том числе светового и температурного режима выращивания в лаборатории). Так, в опытах В. Н. Голубева (1965) иричник и чистец лесной показали себя, как виды с длительным периодом покоя, а у нас, при искусственном осеннем досвечивании, они возобновили развитие сразу же после внесения в тепло.

Как можно убедиться из приведенных данных, существует известная корреляция между характером прохождения видом фенофаз в активном состоянии (в частности, сроками начала весеннего развития) и глубиной осенне-зимнего покоя: чем раньше начинается развитие весной, тем глубже покой осенью (пример — эфемероиды). Эта корреляция, на первый взгляд трудно объяснимая, кажется вполне обоснованной, если вдуматься в биологический смысл осеннего покоя растений. Сезонный ход температуры в умеренных широтах в известной степени симметричен — осенью повторяются температурные условия, весьма сходные с весенними. Это вызывает необходимость в защите от возможного повторения весенних явлений и в жизни растений, иными словами от преждевременного пробуждения осенью и от возможного начала развития органов, заложенных для будущего года.

Такой физиологической защитой и является осенний органический покой, исключающий возможность развития даже в благоприятных условиях. При этом чем ниже температура, при которой растение способно начать развитие, тем более опасен для него осенний период (в смысле преждевременного пробуждения).

Как уже было показано, эфемероиды имеют значительно более низкие температурные пороги начала развития, чем летневегетирующие виды, а отсюда понятно, что они нуждаются осенью в наиболее прочной физиологической защите от возможного пробуждения, т. е. в наиболее глубоком покое. Напротив, летневегетирующие виды требуют больше тепла для начала вегетации. Осенью, при пониженных температурах, они достаточно надеж-

но защищены от преждевременного пробуждения именно высокими температурными порогами начала развития. Следует при этом подчеркнуть, что осенью эти пороги еще выше, чем весной (рис. 10). Так, если в марте сныть прорастает при 5° через 24 дня, то в октябре — только через 90 дней. Осенью сныть способна тронуться в рост только при температурах порядка 20—25° (рис. 10), которые в это время в природных условиях уже не встречаются. Таким образом, для летневегетирующих видов осенний органический покой не является биологически необходимым.

Некоторые географические закономерности сезонной ритмики травянистых растений листопадных лесов

В пределах обширной области распространения листопадных лесов ритмы фенологического развития растений травяного покрова весьма разнообразны в связи с различными причинами климатогенного и фитоценотического характера. Специфика сезонного развития в лесостепной дубраве выявляется наиболее четко при сравнении достаточно привычных для нас картин с особенностями фенологии лесных растений в широколиственных лесах иных географических областей, с другими климатическими ритмами. Ниже мы попытаемся дать обзор известных в литературе данных, взятых как из специальных фенологических исследований, так и из различных работ, посвященных экологии и биологии лесных травянистых растений (в основном в пределах Европейского континента, поскольку необходимые сведения по листопадным лесам других областей земного шара в литературе весьма ограничены или полностью отсутствуют). В связи с тем, что соответствующий обзор для ранневесенних синузид был сделан нами ранее (Горышина, 1969б, 1972б), здесь мы сосредоточим внимание на летневегетирующих видах.

В лиственных лесах Западной Европы благодаря мягкой зиме и отсутствию постоянного снежного покрова (или очень раннему его исчезновению) весенняя вегетация в травяном покрове начинается чрезвычайно рано, особенно в приатлан-

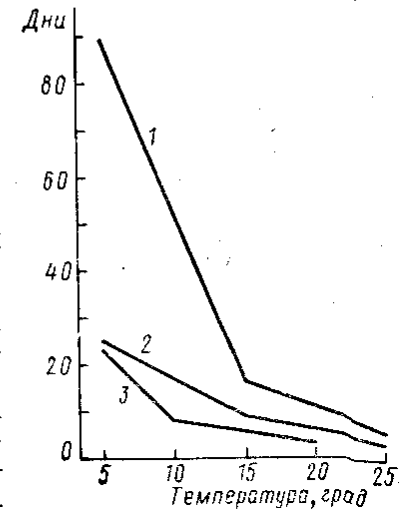


Рис. 10. Изменение температурных порогов начала развития у *Aegopodium podagraria* в осенне-зимнее время. По оси ординат — число дней от перенесения из природных условий в тепло до начала развития: 1 — в октябре, 2 — в январе, 3 — в конце марта.

ческих районах. Это касается не только весенних эфемероидов, которые начинают вегетировать уже в середине календарной зимы — в январе-феврале (Salisbury, 1916, 1918), но и более термофильных летних видов. Они также начинают в Западной Европе вегетацию довольно рано — в марте, а некоторые виды — в феврале и даже в январе. Так, для дубовых лесов Англии Солсбери (1925) приводит в качестве средней даты начала раз-

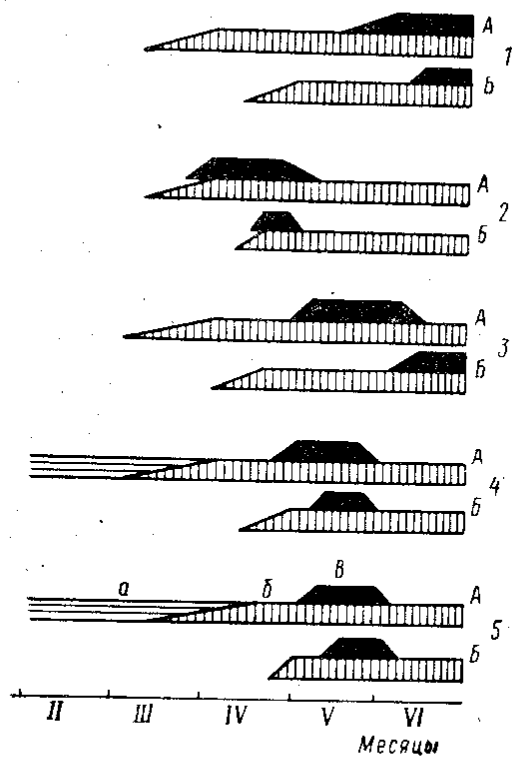


Рис. 11. Феноспектры некоторых летне-вегетирующих травянистых лесных видов (весна и начало лета).

А — Средняя Германия (ФРГ) (Ellenberg, 1963),
Б — Белгородская область («Лес на Ворскле»).
1—*Aegopodium podagraria*, 2—*Pulmonaria obscura*, 3—*Geum urbanum*, 4—*Stellaria holostea*,
5—*Asperula odorata*;
а — зимняя вегетация, б — летняя вегетация,
в — цветение.

пород в лесах Западной Европы начинается относительно поздно и идет довольно медленно. В фенологической литературе есть примеры, когда от начала разворачивания почек до полного развития листвы древесных ярусов проходит от одного до двух ме-

сяцев (Salisbury, 1916; Blackman a. Rutter, 1947; Rubner, 1953; Lieth, 1960), а потому и затенение в травяном покрове устанавливается постепенно. Следовательно, в этих условиях весенняя световая фаза развития леса весьма продолжительна. К сожалению, в литературе мало данных для сопоставления сроков и длительности генеративных фенофаз у лесных растений; сравнение фенологии отдельных видов (рис. 11) позволяет заключить, что цветение в западноевропейских лесах начинается значительно раньше и является более продолжительным, чем в наших лесостепных дубравах. Есть указания, что *Mercurialis perennis* в лесах Англии цветет более двух месяцев (Mukerji, 1936), а *Aegopodium podagraria* в лесах Италии — почти столько же (Abrami, 1971).
Осенью вегетация многих западноевропейских лесных видов продолжается и после листопада древесных пород, так что в целом, согласно Дильсу (1918), ее длительность у видов легкой синузии составляет 8—8,5 месяца. Снять в Италии вегетирует еще дольше — около 10 месяцев (Abrami, 1971). В связи с мягкой зимой многие виды сохраняют зеленые листья и практически не прерывают вегетацию (мы бы их отнесли к феноритмотипу «вечнозеленых», по Серебрякову, 1964; в зарубежной литературе их обычно именуют «зимнезелеными» или просто «зимними»). Таковы *Glechoma hirsuta*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Fragaria vesca*, *Ajuga reptans* (Allorge, 1922; Salisbury, 1925; Lundegårdh, 1957; Ellenberg, 1963, Walter, 1968, и др.). К видам, зимующим с зелеными листьями в буковых лесах Англии, примыкает и *Mercurialis perennis*, имеющий всего один месяц зимнего покоя — декабрь (Salisbury, 1925).

В восточных районах распространения европейских лиственных лесов характер сезонных ритмов развития лесных растений существенно меняется. На первый взгляд, трудно ожидать больших различий в районах, хотя и удаленных, но лежащих на одной географической широте, поскольку фенологические сдвиги в первую очередь связаны именно с изменением широты (это хорошо показано на примере сокращения к северу фенологических фаз в травостое буковых лесов — Malaisse, 1963). Но, как известно, на Европейском континенте климатическая зональность обусловлена не только (и не столько) широтным фактором, но и океаническими влияниями, так что гидротермический режим и степень континентальности изменяются в целом в направлении с северо-запада на юго-восток. Это особенно отражается на весенних фенологических явлениях: на фитофенологических картах изолинии весенних фенофаз на востоке Европы идут в широтном направлении, но к западу изгибаются и принимают направление, близкое к меридиональному (Шульц, 1936; Тюрин, 1960). Другими словами, на Европейском континенте в направлении с запада на восток весеннее развитие ра-

с. Следует подчеркнуть, что развитие древесных пород в лесах Западной Европы начинается относительно поздно и идет довольно медленно. В фенологической литературе есть примеры, когда от начала разворачивания почек до полного развития листвы древесных ярусов проходит от одного до двух ме-

сяцев (Salisbury, 1916; Blackman a. Rutter, 1947; Rubner, 1953; Lieth, 1960), а потому и затенение в травяном покрове устанавливается постепенно. Следовательно, в этих условиях весенняя световая фаза развития леса весьма продолжительна. К сожалению, в литературе мало данных для сопоставления сроков и длительности генеративных фенофаз у лесных растений; сравнение фенологии отдельных видов (рис. 11) позволяет заключить, что цветение в западноевропейских лесах начинается значительно раньше и является более продолжительным, чем в наших лесостепных дубравах. Есть указания, что *Mercurialis perennis* в лесах Англии цветет более двух месяцев (Mukerji, 1936), а *Aegopodium podagraria* в лесах Италии — почти столько же (Abrami, 1971).

Осенью вегетация многих западноевропейских лесных видов продолжается и после листопада древесных пород, так что в целом, согласно Дильсу (1918), ее длительность у видов легкой синузии составляет 8—8,5 месяца. Снять в Италии вегетирует еще дольше — около 10 месяцев (Abrami, 1971). В связи с мягкой зимой многие виды сохраняют зеленые листья и практически не прерывают вегетацию (мы бы их отнесли к феноритмотипу «вечнозеленых», по Серебрякову, 1964; в зарубежной литературе их обычно именуют «зимнезелеными» или просто «зимними»). Таковы *Glechoma hirsuta*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Fragaria vesca*, *Ajuga reptans* (Allorge, 1922; Salisbury, 1925; Lundegårdh, 1957; Ellenberg, 1963, Walter, 1968, и др.). К видам, зимующим с зелеными листьями в буковых лесах Англии, примыкает и *Mercurialis perennis*, имеющий всего один месяц зимнего покоя — декабрь (Salisbury, 1925).

В восточных районах распространения европейских лиственных лесов характер сезонных ритмов развития лесных растений существенно меняется. На первый взгляд, трудно ожидать больших различий в районах, хотя и удаленных, но лежащих на одной географической широте, поскольку фенологические сдвиги в первую очередь связаны именно с изменением широты (это хорошо показано на примере сокращения к северу фенологических фаз в травостое буковых лесов — Malaisse, 1963). Но, как известно, на Европейском континенте климатическая зональность обусловлена не только (и не столько) широтным фактором, но и океаническими влияниями, так что гидротермический режим и степень континентальности изменяются в целом в направлении с северо-запада на юго-восток. Это особенно отражается на весенних фенологических явлениях: на фитофенологических картах изолинии весенних фенофаз на востоке Европы идут в широтном направлении, но к западу изгибаются и принимают направление, близкое к меридиональному (Шульц, 1936; Тюрин, 1960). Другими словами, на Европейском континенте в направлении с запада на восток весеннее развитие ра-

стительности все более запаздывает; кроме того, как неоднократно было показано в фенологической литературе, сокращается длительность весенних фенофаз (Щеголева, 1970, и др.).

В применении к лесным травянистым растениям это означает, что к востоку вегетация начинается на 1—2 месяца позже (в чем немалую роль играет также снежный покров). Это хорошо видно при сопоставлении сроков развития ранневесенних лесных эфемероидов в разных меридиональных районах Европы (Горышина, 1972б, 1973). Виды летней синузии также на востоке начинают весной вегетацию значительно позже, чем в Западной Европе (рис. 11), а развитие их идет гораздо быстрее (это хорошо видно на примере ясенника, сныти и других видов, которые в лесостепных дубравах достигают взрослого состояния всего через 2—3 недели после появления из-под подстилки). Как уже было подчеркнуто выше, особенно быстрый рост отмечается у травянистых растений лесостепных дубрав в поздние весны, когда длительная холодная погода сменяется мощной волной тепла.

Что касается верхних ярусов, то благодаря бурному ходу весны и быстрому прогреванию почвы даты начала весеннего развития древесных пород в восточноевропейских лесах мало отличаются от соответствующих фенодат на западе. Однако темпы облиствения деревьев на востоке значительно ускоряются, сокращаясь до 10—15 дней, что означает быстрое падение освещенности в травяном покрове. Таким образом, весенняя световая фаза, столь существенная для фотосинтеза лесных растений с летней вегетацией, к востоку значительно сокращается. В исключительных случаях она может совсем выпасть, если развитие древесной породы начинается до того, как полностью сойдет снег. Такое явление было описано А. В. Кожевниковым (1935) в субальпийских буковых лесах Кавказа.

Характер цветения лесных трав изменяется к востоку в том же плане, что и начальные фенофазы: оно начинается позже и проходит в более сжатые сроки. Это особенно заметно для ранцветущих видов, в то время как у растений, цветущих во второй половине лета (*Campanula rapunculoides* и др.), продолжительность цветения мало меняется по сравнению с данными, имеющимися для Западной Европы (Ellenberg, 1963; Abram, 1971).

Осенью, после листопада далеко не все летневегетирующие травы восточноевропейских дубрав сохраняют листву, поскольку, как было показано выше, летние засухи вызывают здесь раннее начало отмирания листьев. Отрастание новых осенних листьев и побегов, описанное нами выше (с. 25—26), в лесостепных дубравах столь же обычно, как и в западноевропейских лесах; однако в отличие от последних большая часть листьев осеннего отрастания гибнет во время перезимовки.

Таким образом, в европейских листопадных лесах в направлении с запада на восток, с увеличением континентальности климата и продолжительности зимы, можно отметить следующие тенденции в сезонном развитии травяного покрова: 1) весьма позднее начало весеннего развития и его быстрые темпы; 2) сокращение длительности цветения и его быстрые темпы; 3) сокращение периода с высокой освещенностью травяного покрова (весенней световой фазы); 4) потеря способности к перезимовке с зелеными листьями.

Интересно отметить, что одни и те же виды в западноевропейских и восточноевропейских лесах нередко принадлежат к разным феноритмотипам. Географическое изменение феноритмотипа можно проследить на примере видов, которые на западе являются зимнезелеными, а на востоке теряют листву под снежным покровом. Так, *Asperula odorata* — вид, зимнезеленый в Англии, уже в лесах Средней Европы является «факкультативно-зимнезеленым» (Ellenberg, 1963), а в Белгородской области лишь иногда отдельные особи сохраняют в течение недолгой зимы зеленые листья, отмирающие сразу же весной после снеготаяния (Горышина, 1967).

Меридиональные феноритмотипические различия касаются не только перезимовки, но и начала развития. Так, наш типичный «позднелетний» вид *Campanula trachelium*, трогающий в рост в самом конце весны, в дубравах Англии попадает в одну группу с ранними видами, поскольку начинает вегетацию в марте (Salisbury, 1925).

В широтном направлении растения лиственных лесов, напротив, редко изменяют принадлежность к тому или иному феноритмотипу. Можно лишь указать, что *Asarum europaeum*, который в лесостепной дубраве начинает весеннее развитие очень рано, в подмосковных дубовых лесах оказывается в группе «средних» по началу отрастания листьев (более поздним, чем *Pulmonaria obscura* и *Carex pilosa*) (Карпионова, 1973). В связи с изложенным можно сказать, что в лиственных лесах западных и восточных областей Европейского континента при сходном в общем наборе феноритмотипов в травяном покрове фитоценотическая роль их различна. Так, в лесостепных дубравах, как уже указывалось выше, преобладают летнезеленые растения (как по числу видов, так и по обилию особей), в то время как в западноевропейских лесах весьма существенную роль играют также и «вечнозеленые» виды.

В конце этого краткого географического обзора упомянем и о североамериканских эколого-фитоценологических аналогах наших широколиственных лесов — лиственных лесах США и Канады (в области Великих Озер). Судя по весьма немногочисленным литературным данным, здесь набор феноритмотипов в травяном покрове весьма напоминает европейские широколиственные леса. Так, четко выделяется группа ранневесенних

эфемероидов, фенология которых описана в ряде работ (Vézina a. Grandtner, 1965; Jackson, 1966; Risser a. Cottam, 1967; и др.). Хорошо представлена группа раноцветущих летневегетирующих видов (Braun, 1950; Knight a. Louks, 1969) и теневых видов с поздним началом вегетации (Sparling, 1967); сравнительно малочисленны виды с зимующими листьями (Auclair, 1972). Но есть и весьма своеобразные феноритмотипы, отсутствующие в наших лесах, например, двулетник *Hydrophyllum appendiculatum* с сезонным диморфизмом листьев, отражающим динамику

Распределение травянистых видов лесостепной дубравы по

Жизненная форма	Феноритмотип	Время цветения (месяц)
Хамефиты	1 (2)	Эфемероиды* 8 (14)
Гемикриптофиты*	22 (39)	Гемизфемероиды 2 (4)
Геофиты*	29 (52)	„Вечнозеленые“ 2 (4)
Терофиты	4 (7)	Летнезеленые: 40 (71)
		с ранним началом вегетации* 31 (55)
		с поздним началом вегетации 9 (16)
		Прочие 4 (7)

Примечание. Цифры в скобках — процент к общему числу видов (56). Звездочкой отмечены в большом обилии.

светового режима под пологом (Morgan, 1971). Что касается сроков и темпов сезонного развития растений под пологом североамериканских лиственных лесов, то они гораздо ближе к западноевропейскому типу, чем к восточноевропейскому.

*
* *

В заключение, для того чтобы представить распределение различных особенностей сезонной ритмики во флоре изученной ассоциации (липо-дубняк снытевый), мы проанализировали 56 основных лесных травянистых видов, используя список сосудисто-споровых и цветковых растений «Леса на Ворскле», составленный Л. И. Самсоновой (1971), и дополнив его нашими данными. Данные табл. 2, а также все материалы, изложенные в настоящей главе, позволяют подчеркнуть основные характерные черты сезонных явлений в травяном покрове лесостепной дубравы. К ним принадлежат:

1) краткость весенне-раннелетней «зоны комфорта» для растений травяного покрова, обусловленная сравнительно поздним

началом вегетации и ранним ухудшением гидротермического и светового режима;

2) быстрота весеннего развития преобладающего большинства травянистых видов;

3) приуроченность основных ростовых процессов к началу вегетационного сезона;

4) обеспеченность начала вегетации весьма работоспособной листовой поверхностью;

5) ранние и высокие пики кривых цветения;

Таблица 2

группам, отражающим основные особенности сезонной ритмики

Осеннее отрастание		Сохранение зеленых листьев зимой		Способ размножения
Есть*	18 (32)	До середины следующего лета*	2 (4)	Только генеративный 19 (34)
Нет*	38 (68)	До весны*	14 (25)	Генеративный и вегетативный (последний преобладает)* 37 (66)
		Не сохраняются*	40 (71)	

отмечены группы, включающие те виды, которые доминируют в травяном покрове или встречаются в большом обилии.

6) преобладание вегетативного размножения, маскирующего цветение;

7) ранее начало процессов отмирания фитомассы, в том числе и в годы с благоприятными погодными условиями;

8) осеннее отрастание молодых листьев у многих видов;

9) преобладание летнезеленых феноритмотипов при спорадической зимовке отдельных особей с зелеными листьями;

10) большое число летнезеленых травянистых видов с отсутствием органического покоя.

В целом можно с уверенностью говорить об общей прилаженности сезонного развития травянистых растений дубравы к сезонным экологическим режимам; однако вместе с тем некоторые черты ритмики кажутся несоответствующими современным условиям, что наводит на мысль об известной незавершенности сезонных адаптаций.

Глава II. ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Характеристика водного режима растений лесостепной дубравы представляет интерес для экологической физиологии в силу ряда своеобразных обстоятельств. С одной стороны, это растения достаточно защищенной и мезофильной экологической ниши лесного ценоза; но с другой, — их водный режим не может не испытывать влияния неоднократно подчеркнутого выше жесткого гидротермического режима лесостепи, а также и таких осложняющих ситуацию воздействий со стороны верхних ярусов, как корневая конкуренция за влагу или резкие сезонные перепады освещенности под пологом. Наконец, при характерных для лесостепи резких колебаниях погодных условий в разные годы представляет интерес и амплитуда показателей водного режима лесных растений в условиях крайне неравномерного обеспечения растений влагой.

Первые, еще весьма отрывочные, данные по водному режиму травянистых растений лиственных лесов можно встретить в эколого-физиологических работах 20—30-х годов (Stocker, 1923; Huber, 1928; Pisek и Cartellieri, 1932; и др.). Впоследствии отдельные стороны водного режима изучались в дубовых лесах Б. А. Келлером (1948, 1952) и Г. И. Поплавской (1947, 1953, 1956 и др.). В недавние годы появились более подробные исследования Ю. А. Давыдовой (1964 и др.), К. Р. Витко (1962а и др.), Н. И. Антипова (1960, 1969), Т. С. Гейдеман (1969) и других авторов (Schnell, 1959; Pedrotti, 1963, 1965; Parascan e. a., 1965; Porović 1972), давшие представление об особенностях водного режима в различных типах широколиственных лесов.

В «Лесу на Ворскле» исследования водного режима были начаты нами в 50-е годы. Характеристика основных черт водного режима ранневесенних эфемероидов дана нами ранее (Горышина, 1969б). Настоящая глава содержит материалы по легневегетирующим видам. Характеристика методов определения изучавшихся показателей представлена в табл. 3.

Транспирация

Транспирацию дубравных трав, как и другие показатели водного режима, трудно охарактеризовать одной величиной, поскольку она весьма неравномерна в течение вегетационного сезона и обнаруживает ясно выраженную сезонную динамику

Таблица 3
Показатели водного режима, изучавшиеся в работе, и методы их определения

Показатель	Размерность	Метод	Автор
Интенсивность транспирации	г·г ⁻¹ сырого веса·ч ⁻¹	Метод быстрого взвешивания	Иванов и др., 1950
Содержание воды в листьях и подземных органах	% воды к сырому или сухому весу	Термовесовой	Метод общезвестен
Соотношение свободной и связанной воды	% свободной и связанной воды к общему запасу воды	Рефрактометрический	Гусев, 1960
Водный дефицит:			
реальный (в природных условиях)	% дефицита воды по отношению к запасу воды в донасыщенных листьях	Донасыщение листьев	Максимов и Красносельская-Максимова, 1923
сублетальный	Максимальный возможный дефицит, в % к запасу воды в донасыщенных листьях	Определение критического дефицита при завядании	Stocker, 1928
Дневной ход изменения ширины устьиц	Степень открытия устьиц (в баллах)	Инфилтрация листьев	Molisch, 1923
Осмотическое давление	Атм	Плазмолитический	Метод общезвестен
Сосудистая сила	Атм	Рефрактометрический	Максимов и Петин, 1935

в связи с изменением режима освещенности под пологом леса и запаса доступной влаги в верхних горизонтах почвы. У растений, принадлежащих к феноритмотипу с сезонной сменой листьев, изменение транспирации в течение вегетации особенно хорошо заметно при сопоставлении ее величин у листьев весенней и летней генераций. Так, у *Aegopodium podagraria* в весеннюю световую фазу (рис. 12) транспирация достигает в ясные дни значительных для лесных растений величин (до $1,2 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$).

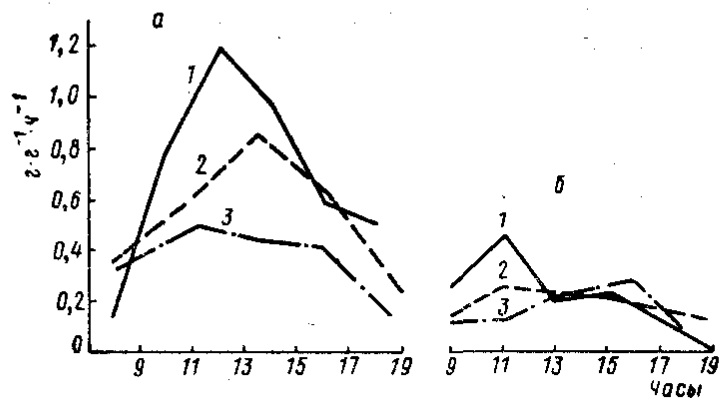


Рис. 12. Транспирация некоторых дубравных видов весной и летом.
а — в апреле, б — в июле 1959 г.
1 — *Aegopodium podagraria*, 2 — *Stellaria holostea*, 3 — *Viola suaveis*

$\cdot \text{ч}^{-1}$), хотя дневные температуры воздуха в это время не превышают $18-20^\circ$. Отметим, что такого же порядка величины транспирации наблюдаются в световую фазу и у ранневесенних эфемероидов (Горышина, 1969б), причем при еще более низких температурах воздуха и почвы.

Повышенная транспирация весенних листьев и низкая летних хорошо иллюстрируется также данными измерений на другом дубравном виде с сезонной сменой побегов и сезонным диморфизмом — *Pulmonaria obscura* (рис. 13).

Летом, в период затенения, даже в жаркие дни с температурой $27-28^\circ$ и выше, транспирация травянистых видов держится на уровне всего $0,20-0,45 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а ее максимальные величины не превышают $0,7$ (табл. 4, рис. 14). Отметим, что столь же небольшая транспирация была обнаружена и у травянистых растений западноевропейских листопадных лесов (Stocker, 1923; Huber, 1928; Schnell, 1959; Parascan e. a., 1965; и др.). В липодубняке кленово-лещиновом в Подмоскowie максимальная транспирация достигала у *Pulmonaria obscura* $0,96$, а у *Carex pilosa* $0,77 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (Давыдова, 1964). В свежей буковой дубраве Молдавии, как позволяет судить сравнение с данными Т. С. Гей-

деман (1969), максимальная транспирация одноименных с нашими видами заметно ниже (так, у *Asarum europaeum* — $0,30$, у *Carex pilosa* — $0,64$, у *Stellaria holostea* — $0,90$). У одних и тех же видов (*Glechoma hirsuta*, *Stellaria holostea*) в лесостепной дубраве и в сухой скумпиевой дубраве Молдавии (Витко, 1972) при достаточной влажности почв в начале вегетации цифры транспирации довольно близки ($0,30-0,50 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), но при засухе транспирация трав в сухой дубраве падает более резко —

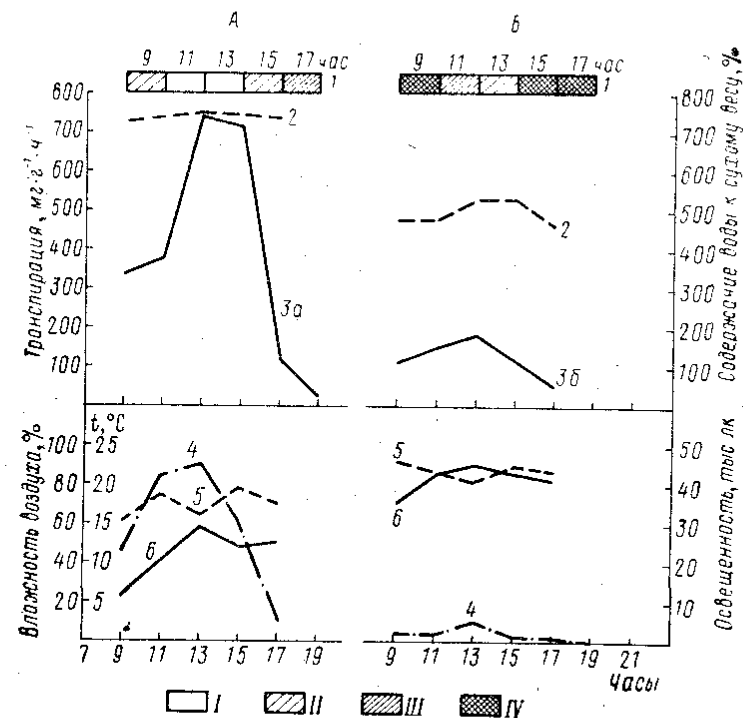


Рис. 13. Сравнение показателей водного режима у весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura*.

А — 24 IV 1959, Б — 30 VI 1959. 1 — ширина устьичных щелей, 2 — содержание воды в листьях, 3 — интенсивность транспирации (а — весенние листья, б — летние листья), 4 — освещенность под пологом леса, 5 — относительная влажность воздуха на высоте 15 см, 6 — температура воздуха там же. Устьица: I — открыты полностью, II — III — открыты частично, IV — закрыты.

до $0,08-0,10$, в то время как в лесостепной дубраве она сохраняется на уровне $0,15-0,20 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Максимальные величины транспирации в скумпиевой дубраве значительно превышают отмеченные нами в «Лесу на Ворскле».

Весьма высока, по данным Р. С. Верник (1973), транспирация у травянистых растений ореховых лесов в Западном Тянь-

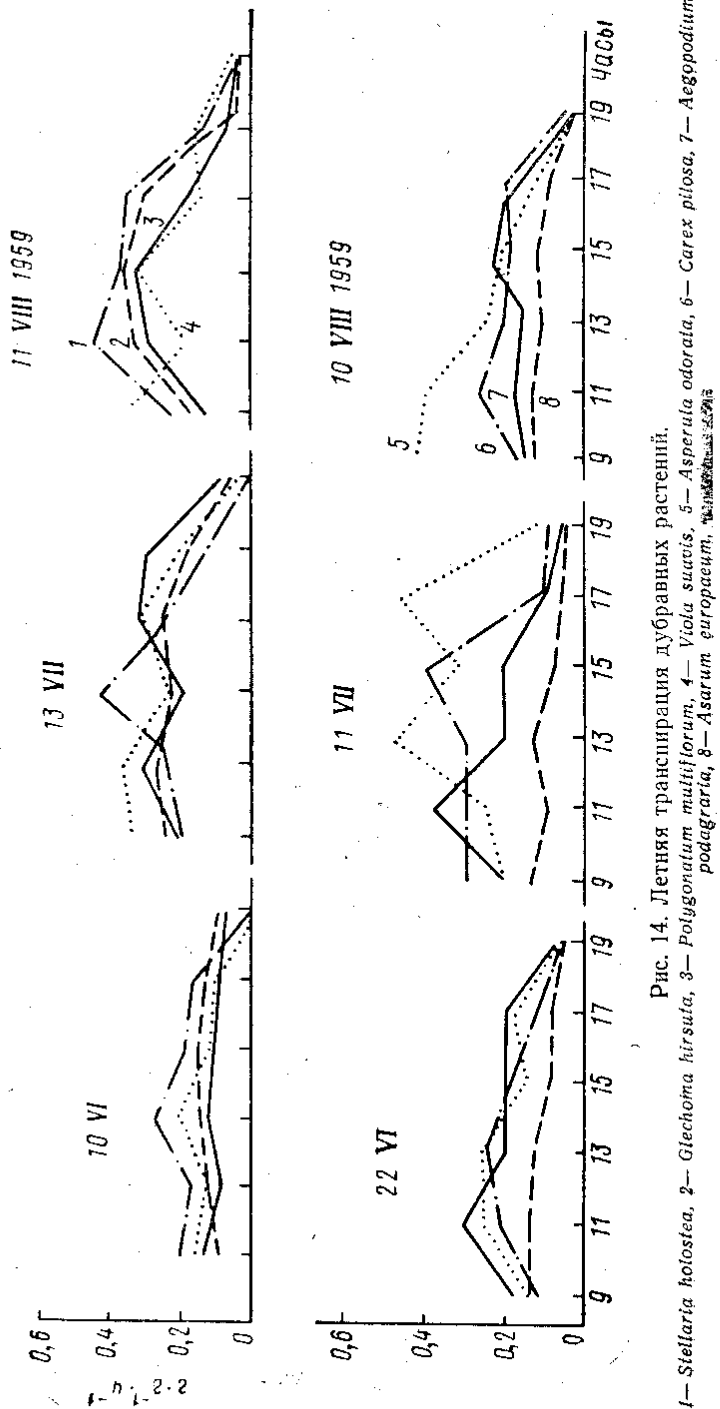


Рис. 14. Летняя транспирация дубравных растений.

1—*Stellaria holostea*, 2—*Glechoma hirsuta*, 3—*Polygonatum multiflorum*, 4—*Viola suavis*, 5—*Asperula odorata*, 6—*Carex pilosa*, 7—*Aegopodium podagraria*, 8—*Asarum europaeum*.

Шане (средняя за сезон у *Aegopodium tadjikorum* — 1,11 г·г⁻¹·ч⁻¹, у *Poa nemoralis* — 1,06).

В целом сезонный ход транспирации у травянистых дубравных растений, как показывает сравнение рис. 12—13, А и рис. 13, Б—14, характеризуется постепенным падением в течение вегетационного сезона, которое обусловлено, очевидно,

Таблица 4
Крайние величины транспирации в дневные часы

Вид	Интенсивность транспирации г·г ⁻¹ ·ч ⁻¹	
	максимальная (в солнечный день)	минимальная (в пасмурный день)
<i>Aegopodium podagraria</i>	0,65	0,08
<i>Asarum europaeum</i>	0,28	0,04
<i>Asperula odorata</i>	0,68	0,09
<i>Carex pilosa</i>	0,46	0,05
<i>Glechoma hirsuta</i>	0,36	0,07
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,52	0,05
<i>Stellaria holostea</i>	0,46	0,06
<i>Viola suavis</i>	0,68	0,07

как ухудшением водоснабжения, так и процессами постепенного старения и обезвоживания листьев. Это явление отражает неоднократно описанную в разных типах растительности тенденцию в сезонном изменении показателей водного режима, позволившую А. Т. Рахманиной (1970) говорить о смене «мезофитной» и «ксерофитной» фаз на протяжении вегетационного сезона. Особенно резко эта смена выражена в ксерофильных вариантах лиственных лесов — таких, как субаридные гырнецовые дубравы или сухие скумпиевые дубравы Молдавии. Например, в последнем случае транспирация травянистых растений в мае — июне составляет 0,12—1,01 г·г⁻¹·ч⁻¹, а в засушливую вторую половину лета падает до 0,03—0,38 и еще ниже, вплоть до отсутствия транспирации в отдельные часы (Витко, 1972). Сезонная динамика транспирации в сухой дубраве из *Quercus pubescens* определяется не столько метеорологическими факторами, сколько запасами доступной влаги в почве (Витко, 1962).

Напротив, весьма плавный сезонный ход транспирации травянистых растений отмечается в мезофильных лиственных лесах, как следует, например, из исследований Ю. А. Давыдовой (1964) в подмосковном липо-дубняке кленово-лещиновом. Здесь

различие между транспирацией медуницы в начале лета и в остальной вегетационный период сравнительно невелико (днем соответственно около 0,3 и 0,2 г·г⁻¹·ч⁻¹). У осоки волосистой и ландыша (*Convallaria majalis*) также довольно пологий спуск сезонных кривых — различия «весна — лето» всего 1,5—2 раза. Особенно примечателен ровный ход транспирации (кривая почти параллельна оси абсцисс) с июня по сентябрь.

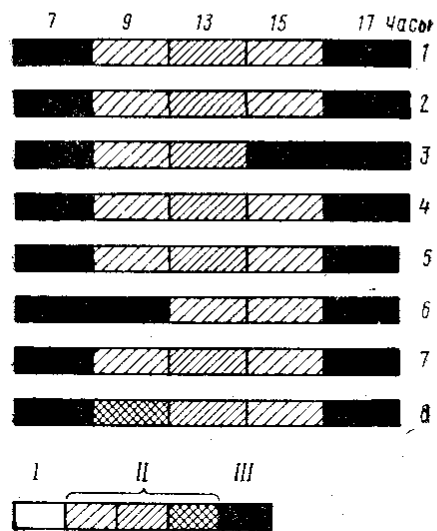


Рис. 15. Изменение ширины устьичных щелей в течение дня.

Устьица: I — открыты полностью, II — открыты частично, III — закрыты.
1—*Aegopodium podagraria*, 2—*Asarum europaeum*, 3—*Asperula odorata*, 4—*Carex pilosa*, 5—*Polygonatum multiflorum*, 6—*Stellaria holostea*, 7—*Glechoma hirsuta*, 8—*Viola suavis*.

транспирация вновь падает, в связи с иссушением почвы в конце вегетационного сезона. Таким образом, только в самом конце вегетации проявляется то угнетающее действие иссушения почвы, которое так ярко выражено в ксерофильных лесах.

Из изложенного видно, что при всей сложности переплетения действия различных факторов на сезонный ход транспирации он является, тем не менее, хорошим критерием состояния водного режима растений. Конечно, на сезонной динамике транспирации в немалой степени отражаются возрастные физиологические и анатомические изменения самого транспирирующего аппарата; однако в не меньшей степени динамика транспирации отражает и сезонное изменение водообеспеченности растений. В лесостепной дубраве сезонный ход транспирации занимает проме-

По исследованиям под пологом березового леса в Ярославской области (Шахова, 1969), транспирация травянистых видов также максимальна в июне, а затем уменьшается (у сныти почти втрое в августе—сентябре по сравнению с июнем). Автор отмечает, что изменения транспирации следуют за ходом осадков.

Интересно также сопоставить приведенные данные с сезонным ходом транспирации в травянисто-кустарничковом ярусе сосновых и лиственничных лесов на островах оз. Байкал (Бейдеман и Паутова, 1969), где транспирация в начале лета из-за очень низких температур совсем невелика, но резко поднимается в конце июля—начале августа (период с наибольшей влажностью почвы и наивысшей за сезон температурой). Затем транспирация вновь падает, в связи с иссушением почвы в конце вегетационного сезона. Таким образом, только в самом конце вегетации проявляется то угнетающее действие иссушения почвы, которое так ярко выражено в ксерофильных лесах.

жуточное положение между ее динамикой в ксерофильных и мезофильных лесах.

Дневной ход транспирации в солнечные дни весной имеет полуденный максимум (рис. 12—13, А), летом он плавный и пологий, без ясно выраженного дневного пика (рис. 13, Б—14). Одна из непосредственных причин этого — поведение устьиц, которые у летневегетирующих трав, в отличие от эфемероидов, большую часть суток закрыты или сильно сужены (рис. 15).

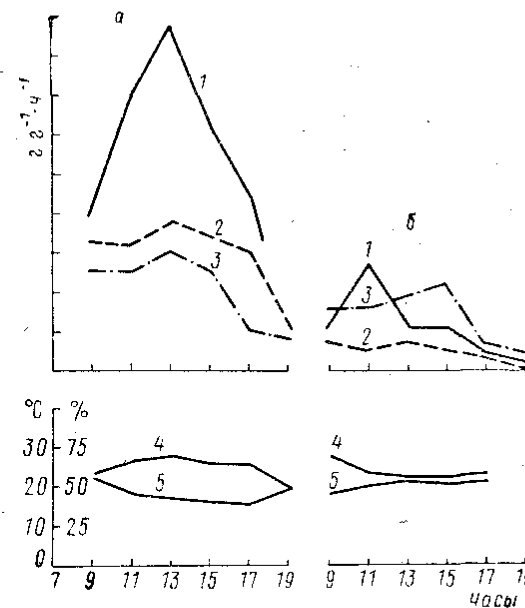


Рис. 16. Транспирация в разных условиях освещенности.

а — на открытом месте (ботанический питомник), 11 VII 1959 г., б — под пологом дубового леса 13 VII 1959 г. 1—*Aegopodium podagraria*, 2—*Carex pilosa*, 3—*Asarum europaeum*, 4— температура воздуха в травостое, 5— относительная влажность там же.

Однако, возможны и резкие подъемы транспирации при кратковременном освещении солнечными бликами. Примеры таких скачков транспирации у *Asperula odorata* мы находим у Гейлера (Geiler, 1971, по работам Ellenberg). Косвенные свидетельства таких быстрых и резких усилений транспирации мы наблюдали и в «Лесу на Ворскле»: так, у растений норичника, колокольчика крапиволистного, чистеца, оказавшихся на солнечном блике с освещенностью 20—30 клх, уже через 20—25 мин листья вследствие большой потери воды заметно подвывают и обвисают. Очевидно, на общем фоне равномерной низкой транспи-

рации растения испытывают ее кратковременные, но резкие «всплески» при прохождении солнечных бликов.

Транспирация чутко реагирует на изменения погодных условий, не только резкие, но и малозаметные: нами не раз отмечалось быстрое падение транспирации накануне приближения грозы.

Различия между отдельными видами по величине транспирации невелики (см. табл. 4 и рис. 14). При расчете потери воды на единицу сырого веса листа сравнительно слабо транспирирующей оказывается осока волосистая, листья которой содержат

Таблица 5
Зависимость транспирации от температуры воздуха
(июль 1959), г·г⁻¹·ч⁻¹

Вид	11—14°	16—18°	21—25°
<i>Aegopodium podagraria</i>	0,15	0,34	0,39
<i>Asperula odorata</i>	0,17	0,25	0,27
<i>Asarum europaeum</i>	0,05	0,10	0,13
<i>Stellaria holostea</i>	0,14	—	0,16
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,19	—	0,22
<i>Glechoma hirsuta</i>	0,12	—	0,16

большую, чем у других видов, долю механической и проводящей тканей. Сравнительно невысока транспирация у копытня.

При увеличении освещенности транспирация дубравных трав заметно повышается. Так, на открытых грядках ботанического питомника транспирация сныти увеличивается по сравнению с лесом в 3 раза и более (рис. 16). Менее заметен этот подъем у копытня и осоки волосистой, что еще раз подтверждает ограниченную способность этих видов к интенсивной потере воды. Отмечено также изменение транспирации отдельных видов под пологом разных насаждений, различающихся сомкнутостью полога. Так, в участках со значительной примесью ясеня (IV кв. «Леса на Ворскле», ассоциация ясене-дубняк осоковый) транспирация медуницы была обычно несколько выше, чем под пологом более сомкнутых дубовых древостоев.

Из литературы известно, что дубравные виды на полянах, вырубках и других открытых местообитаниях могут увеличивать транспирацию и расход воды до весьма значительных величин. Следует при этом еще учесть, что в таких местообитаниях имеет место ксерофилизация листа, т. е. уменьшение относительной доли собственно транспирирующей ткани в единице

сырого веса листа, что при обычных способах расчета ведет к занижению потерь воды; таким образом, истинная транспирация в этих случаях еще больше. Но такие потери воды во многих случаях, по-видимому, уже лежат на грани возможных для лесных видов, поскольку одновременно отмечаются признаки явного угнетения растений. В наших работах неоднократно отмечалось резкое повышение транспирации после пересадки растений из-под полога леса на ботанический питомник, приводившее отдельные виды (например, *Viola suavis*, *V. hirta*, *Asperula odorata*) к быстрому высыханию и гибели.

Реакция транспирации лесных растений на интенсивное освещение — это одновременно и реакция на повышенную температуру. Однако можно проанализировать и влияние одного лишь температурного фактора, сравнивая транспирацию лесных трав в одинаковых условиях затенения, но в дни с разной температурой. Как видно из данных табл. 5, где представлены средние цифры дневных измерений в середине вегетационного периода (в безоблачную погоду), зависимость транспирации летних видов от температуры невелика: при снижении температуры от обычного для летних дней уровня (21—25°) до 16—18° транспирация уменьшается незначительно, и лишь при 11—14° падает заметно. К сожалению, в этом ряду отсутствуют величины потери воды при более высоких температурах (27—28° и выше), поскольку в жаркие дни растения обычно страдали от засухи, обнаруживая признаки подвядания, и в этих случаях не представлялось возможным изучить действие одной лишь температуры на транспирацию. Сравнивая эти данные с известными в литературе для травянистых растений температурными коэффициентами транспирации, изменение потери воды с повышением температуры у летних дубравных видов следует признать небольшим. Нечеткая зависимость транспирации летневегетирующих травянистых растений от температуры отмечена также в работе Ю. А. Давыдовой (1964) для подмосковных дубняков. Напомним, что у ранневесенних эфемероидов транспирация более резко реагирует на изменение температуры (Горышина, 1969 б).

Сравнительно небольшая амплитуда разногодичной изменчивости транспирации при разных погодных условиях хорошо иллюстрируется данными табл. 6, где сопоставлены суммарные величины транспирации в холодные и дождливые дни (июль 1958 г.) и в жаркие, засушливые дни (июль 1959 г.). В обоих случаях цифры мало отличаются.

Суммарный расход воды травяным покровом лесов на транспирацию представляет лишь небольшую долю в общих транспирационных расходах лесных насаждений. Не составляет в этом отношении исключения и травяной покров дубрав: так, в подмосковных дубняках травяной покров (без весенней синузии) расходует за сезон 59,9 мм (Давыдова, 1964). На основании измерений транспирации и определения транспирирующей

листовой массы в разных ярусах леса нами было подсчитано, что расход на транспирацию травяного покрова дубравы летом составляет в среднем около 20 мм, или около 4—6% суммарного расхода воды на транспирацию лесного ценоза (Горышина и др., 1961).

Таким образом, доля дубравного травяного покрова в иссушении почвы весьма скромна. Для сравнения укажем, что в разнотравно-лиственничных лесах на о. Б. Ушканьем (оз. Байкал) расход воды травянистым ярусом составляет 39—44 мм за вегетационный сезон, или 21—26% от всего расхода воды лесом.

Таблица 6

Транспирация и содержание воды в листьях в июле 1958 г. (дождливое лето) и в июле 1959 г. (засушливое лето)

Вид	1958 г.			1959 г.		
	Расход воды на 1 г листа за день, г		Среднее содержание воды в листьях, %	Расход воды на 1 г листа за день, г		Среднее содержание воды в листьях, %
	11 VII	14 VII		11 VII	14 VII	
<i>Glechoma hirsuta</i>	2,6	2,5	85,0	2,6	2,1	83,3
<i>Polygonatum multiflorum</i>	2,3	2,1	86,5	2,1	2,8	84,6
<i>Stellaria holostea</i>	2,5	3,7	87,2	2,1	1,7	84,3
<i>Viola suavis</i>	2,4	3,4	83,4	2,2	2,4	82,2

Примечание. Средняя температура воздуха за день (7—19 ч) в травяном покрове в 1958 г.: 11 VII—19,5°, 14 VII—19,1°; влажность почвы на глубине 10 см 47%, на глубине 25 см 18%; в 1959 г. соответственно 23,4°; 23,8°; 10%; 12%.

Там же, в сосновых лесах, расход воды напочвенным ярусом несколько меньше — 15—18%, а в сомкнутом сосняке бруснично-разнотравном 8% (Бейдеман и Паутова, 1969). В ксерофильных дубравах Молдавии (гырнецах) травяной покров расходует за сезон около 35% всей испаряемой растительностью воды (правда, в последнем случае эта немалая цифра объясняется не столько усиленным испарением травянистых растений, сколько относительно небольшим расходом воды разреженным древесным ярусом (Витко, 1972).

Скорость отдачи воды при завядании

Этот показатель, определяемый, в отличие от транспирации, в течение длительных экспозиций, дает представление о способности растений удерживать воду в процессе завядания, при большом ее дефиците. Скорость отдачи воды у летних травяни-

стых видов довольно велика (уже через 5—6 ч запас воды в листьях большинства видов снижается наполовину); однако ниже, чем у ранневесенних эфемероидов, весьма нестойких к завяданию (рис. 17). Среди обеих сезонных групп растений особую позицию занимают виды со слегка суккулентными листьями — прореска сибирская и копытень, отдающие воду гораздо медленнее других видов. Так, в листьях копытня даже через двое суток содержание воды все еще составляло 55% от первоначального, тогда как другие виды в это время уже достигают

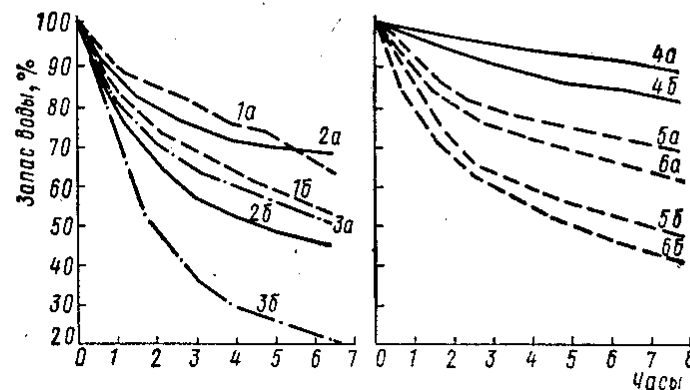


Рис. 17. Скорость потери воды листьями дубравных растений при завядании. а — в мае, б — в августе. 1—*Aegopodium podagraria*, 2—*Glechoma hirsuta*, 3—*Polygonatum multiflorum*, 4—*Asarum europaeum*, 5—*Viola suavis*, 6—*Stellaria holostea*.

воздушно-сухого состояния. Повышенная водоудерживающая способность листьев копытня полностью согласуется со сравнительно низкими величинами его транспирации (см. рис. 14).

Особенно быстро теряют воду молодые листья, независимо от сезонной генерации, к которой они принадлежат. Так, появляющиеся осенью листья сныти и медуницы завядают после срезания столь же быстро, как и весенние (потеря тургора в обоих случаях происходит через 15—20 мин).

В связи с длительным пересыханием почвы во время летних засух, вплоть до влажности завядания (Растворова, 1974) опасности продолжительного иссушения подвергаются не только надземные, но и подземные органы дубравных травянистых растений; поэтому весьма существенным представляется вопрос об их устойчивости к потере воды. Нами определялась скорость расхода воды подземными органами при высушивании, характеризующая их сопротивление потере воды (это одна из немногих характеристик, доступных при оценке водного режима подземных частей растений). Естественно, скорость потери воды

в этом случае меньше, чем у листьев (отсутствие устьиц, развитие покровных тканей, несравненно меньшее соотношение поверхности и объема и т. п.). Как видно на рис. 18, корневища летних видов характеризуются умеренной скоростью расхода воды — такой же, как подземные органы ранневесенних эфемероидов летом, в состоянии покоя, когда потери воды у них сильно снижены.

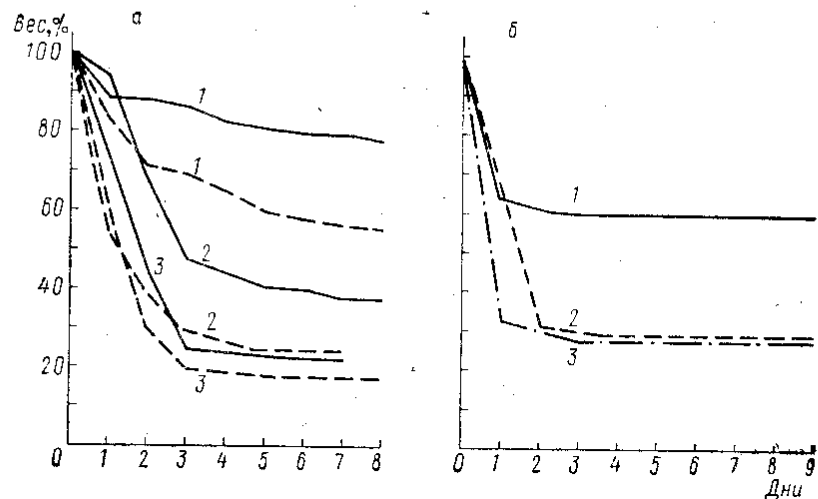


Рис. 18. Скорость потери веса подземными органами дубравных растений при высушивании.

а — эфемероиды: 1—*Scilla sibirica*, 2—*Corydalis halleri*, 3—*Anemone ranunculoides*, пунктир — весенняя вегетация, сплошная линия — летний покой; б — летневегетирующие виды: 1—*Carex pilosa*, 2—*Pulmonaria obscura*, 3—*Aegopodium podagraria*.

Последний факт говорит об одинаковой, независимо от фенологической фазы, потребности в защите подземных органов от иссушения летом, в периоды сильного пересыхания верхних горизонтов почвы.

Интересно также отметить, что корневища сныти и осоки волосистой, как было показано в эксперименте, при увлажнении способны восстанавливать запасы воды после потери 60—70% ее первоначального запаса. Очевидно, этой способностью отчасти и объясняется быстрое «оживание» полузавядшего травостоя после кратковременных дождей.

Содержание воды в листьях

Листья дубравных травянистых видов отличаются довольно высоким содержанием воды по сравнению с растениями других местообитаний. Наибольшие величины (86—88% от сырого

веса) обнаружены у купены и копытня; первый вид в этом отношении сходен со многими лилейными, а второй, как уже отмечалось, имеет слегка суккулентные листья. Наименьшим содержанием воды характеризуются листья осоки волосистой, листья которой содержат мало хлоропластов и много механической и проводящей тканей. У всех остальных видов среднее содержание воды колеблется в пределах 83—85%.

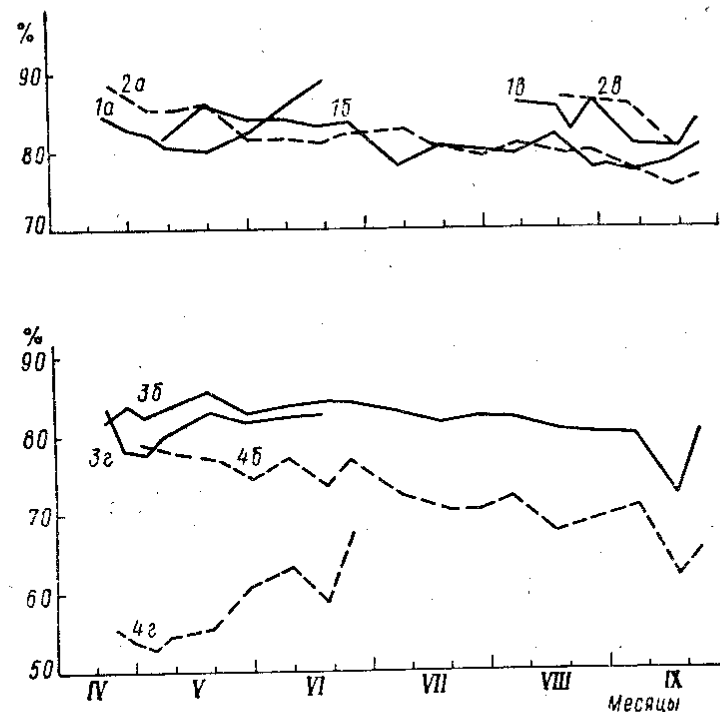


Рис. 19. Сезонная динамика содержания воды (в % к сырому весу) в листьях дубравных видов.

1—*Aegopodium podagraria*, 2—*Stellaria holostea*, 3—*Asarum europaeum*, 4—*Carex pilosa*. Листья: а — весенние, б — летние, в — осенние, г — прошлогодние перезимовавшие.

При сопоставлении приведенных величин с литературными данными оказывается, что величины оводненности травянистых видов в лесостепной дубраве близки к соответствующим цифрам, приводимым для мезофильных лесов Западной Европы (Pisek и Cartellieri, 1932; Pedrotti, 1963) или таежных ельников (Смирнова, 1969). Уже в более осветленных лесах Теллермановского лесничества (с примесью ясеня) содержание воды в листьях тех же видов несколько ниже (Поплавская, 1956) и еще более заметно оно снижается в сухих дубравах Молдавии —

гырнецах (Витко, 1966). Следовательно, в географическом ряду ксерофилизации лесных растений по этому признаку дубравные виды лесостепи (растущие в сомкнутых древостоях) находятся в самом начале ряда.

Содержание воды в листьях, как известно, подвержено общей онтогенетической динамике в связи со старением листьев. Кроме того, оно падает и под влиянием ухудшения условий водоснабжения во второй половине лета. Поэтому под пологом дубравы хорошо выражен сезонный ход оводненности листьев травянистых растений (рис. 19), так же как и подземных органов. Весьма различаются по содержанию воды листья разных сезонных генераций. Весенние листья имеют наибольшую влаж-

Таблица 7

Содержание воды в листьях дубравных растений в засуху (9 VIII 1959) (при потере тургора) и после дождя (11 VIII 1959)

Вид	Содержание воды			
	% к сырому весу		% к сухому весу	
	в засуху	после дождя	в засуху	после дождя
<i>Glechoma hirsuta</i>	82	88	450	720
<i>Stellaria holostea</i>	79	83	380	490
<i>Viola suavis</i>	82	86	450	615

ность. Молодые осенние листья, появившиеся в период, когда почва уже сильно иссушена, содержат воды значительно меньше, чем весенние листья того же онтогенетического возраста (что указывает на связь оводненности не только с возрастом листа, но и с экологическим фоном). В годы с сильной позднелетней засухой (например, в сентябре 1969) осенние листья у сныти и других видов отличаются не только пониженной влажностью, но и мелкими размерами, морщинистой поверхностью, большей изрезанностью края и другими чертами ксероморфоза; иными словами, на них сильнее, чем на листьях весенней генерации, сказываются погодные условия в период разветвления листьев. Зимующие листья копытня и осоки в течение зимы теряют значительную часть запаса воды (рис. 19).

Оводненность листьев дубравных растений обнаруживает большую лабильность в зависимости от условий увлажнения: она быстро снижается в засушливые летние периоды, но так же быстро восстанавливается после первого же сильного дождя (табл. 7).

В общем запасе воды в листьях летних дубравных растений половину и более составляет коллоидно-связанная вода (табл. 8). Эти величины значительно выше, чем обычно приводимые в литературе для травянистых мезофитов. Они могут свидетельствовать о повышенной засухоустойчивости летних дубравных трав.

В разные по погодным условиям годы содержание воды в листьях дубравных растений отличается незначительно, как видно из табл. 6, где сравниваются цифры оводненности одних и тех же видов в сходные календарные сроки, но при разных условиях увлажнения.

Таблица 8

Содержание свободной и связанной воды в надземных и подземных частях растений

Вид	Общее содержание воды, % к сырому весу		Содержание связанной воды, % от всего запаса	
	Листья	Корневища	Листья	Корневища
<i>Aegopodium podagraria</i>	84	73	51	66
<i>Asarum europaeum</i>	85	86	67	48
<i>Carex pilosa</i>	72	64	55	42
<i>Asperula odorata</i>	81		54	
<i>Scrophularia nodosa</i>	83		49	

На основании приведенных выше данных можно предположить, каким образом происходит выравнивание влажности листьев в разные годы: так, после сильных дождей сочные листья транспирируют гораздо сильнее, чем в засуху. В результате, в первом случае быстро расходуется «избыток» влаги и растения к определенному сезонному сроку достигают той же влажности листьев, что и во втором случае. И только при длительных и глубоких летних засухах содержание воды в листьях падает сильнее (см. табл. 7).

Дневные изменения оводненности листьев хорошо заметны весной, при сильной транспирации в полуденные часы, но почти не выражены летом, как при благополучном водоснабжении, так и в засуху (в обоих случаях транспирация слишком невелика, чтобы сильно снизить влажность листьев). У отдельных видов иногда наблюдается даже небольшой подъем оводненности листьев в середине дня.

Водный дефицит

Этот показатель в настоящее время признан одной из наиболее выразительных экологических характеристик водного режима растений в естественной обстановке. В наших работах определялся реальный водный дефицит — разность между содержанием воды в искусственно донасыщенном состоянии и реальным содержанием воды в листе, — а также сублетальный водный дефицит — наибольшая потеря воды, которую растение способно выдержать в экспериментальных условиях, при глубоком завядании (описание методики см. Горышина и Самсонова, 1966).

Таблица 9
Водный дефицит в листьях дубравных травянистых растений

Вид	Водный дефицит, % к содержанию воды в листьях при полном насыщении			Критическая влажность листьев, % к сырому весу
	в природных условиях		сублетальный	
	влажный период	период засухи		
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	23,2	50	71,6
<i>Asarum europaeum</i>	2,8	40,5	61	72,5
<i>Carex pilosa</i>	—	29,3	68	44,0
<i>Pulmonaria obscura</i> :				
весенние листья	6,9	—	41	80,1
летние листья	18,5	22,9	63	64,3

Данные табл. 9 характеризуют реальный водный дефицит дубравных летних видов в различные по увлажнению периоды. В начале лета, при благоприятных условиях водоснабжения (вскоре после обильных дождей), одни виды имели небольшой дефицит порядка 18—19% (медуница, будра), другие совсем или почти совсем не обнаруживали водного дефицита (сныть, копытень). В период засухи, несмотря на снижение транспирации, дефицит возрастает до 23—40%, что сопровождается массовой потерей тургора и полеганием растений. Эти величины вполне сравнимы с дефицитом у растений аридных или близких к аридным местообитаний. Так, в сухих дубравах Молдавии (по данным Витко, 1966) травянистые растения теряют в засуху 30—50% воды; такие же потери указаны для египетских степных ксерофитов (Stocker, 1929).

Сублетальный водный дефицит, как видно из табл. 9, у летних видов достигает 50—68% запаса, т. е. растения могут выдержать потерю 1/2—2/3 всего водного запаса, не теряя способности к его восстановлению в благоприятных условиях. Это значительно превышает сублетальный водный дефицит ранневесенних эфемероидов (30—40% запаса) и стоит на уровне степных ксерофильных злаков (40—50%, Rychnovska-Soudkova, 1963; и др.). Примечательно, что в лесостепных дубравах сублетальный водный дефицит заметно выше, чем у тех же (или экологически сходных) видов в западноевропейских лесах, как можно судить по данным, приводимым в сводке Писека (Pisek, 1956) или в недавней работе Эгеда (Eged, 1970).

Мы уже отмечали ранее (Горышина и Самсонова, 1966), что сублетальный водный дефицит — показатель, полученный в экспериментально созданных крайних условиях (практически не встречающихся в природе), довольно точно отражает условия водоснабжения травянистых растений в разные сезонные фазы развития дубового леса. Несомненно, именно с различием запасов легкодоступной почвенной влаги связано различие критических величин водного дефицита у ранневесенних эфемероидов и летних видов (так же, как и у весенних и летних листьев одного и того же вида *Pulmonaria obscura*: соответственно 41 и 63%). Интересно отметить, что реальный водный дефицит у летних травянистых видов в природных условиях (табл. 9) в большинстве случаев почти такой же, как предельный (сублетальный) дефицит у ранневесенних эфемероидов (Горышина, 1969 б), а наименьшая критическая влажность листьев у эфемероидов превосходит нормальную влажность листьев летних видов в обычных условиях. Другими словами, те условия водного режима, которые являются крайними для ранневесенних эфемероидов, обычны для летних видов.

Осмотическое давление и сосущая сила

Величины осмотического давления, приводимые в литературе для травянистых растений мезофильных лесов, обычно довольно низки. Так, в широколиственных лесах Беловежского заповедника у *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Stachys silvatica* и других видов величина осмотического давления 8—14 атм, и только у *Stellaria holostea* несколько выше — 12—16 атм (Matuszkiewicz e. a., 1953). Такого же порядка величины получены для травянистых растений в других западноевропейских буковых и дубовых лесах (Pisek и Cartellieri, 1932; Pisek, 1956; Pedrotti, 1965). В исследованиях сезонной динамики осмотического давления лесных трав, как правило, отмечается его небольшое повышение к концу лета в связи со старением листьев и в отдельных случаях с нарастанием сухости (Pop a. Cadariu, 1950; Pedrotti, 1965).

В нашей работе систематических сезонных определений осмотического давления летневегетирующих видов не проводилось. Получены лишь отдельные данные, характеризующие эти растения в середине лета, в годы с хорошим увлажнением. В таких условиях у *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Glechoma hirsuta* осмотическое давление составляло 8—12 атм, что весьма близко к цифрам, полученным ранее для хорошо обеспеченных влагой ранневесенних эфемероидов в этих же типах леса (Горышина, 1969 б). Возможно, что в периоды засух осмотическое давление летневегетирующих видов несколько повышается. На существование сезонной динамики осмотического давления указывают отмеченные нами различия его у весенних и летних листьев медуницы (соответственно, 8,8 и 12,3 атм).

Сосущая сила, определенная рефрактометрическим методом, у большинства дубравных трав оказалась равной 6—10 атм. Эти величины, хотя и несколько больше чем у эфемероидов, но в целом не выходят за пределы, обычные для лесных мезофильных видов (Rehder, 1960; Slavikova, 1966; и др).

Состояние растений в природе в крайних условиях увлажнения

Кроме непосредственных измерений показателей водного режима растений, очень много для его понимания дают наблюдения над состоянием растений в природных условиях — при различной степени увлажнения. В этом отношении лесостепная дубрава предоставляет большие возможности для наблюдений в силу весьма несходных (а часто и резко контрастных) условий увлажнения в разные годы. Так, хотя в целом (как указывалось в гл. I) для дубрав лесостепи характерно резкое ухудшение условий увлажнения во второй половине лета, в отдельные годы наблюдается большое обилие и даже избыток осадков в течение всего вегетационного сезона. Например, весьма влажным было лето 1969 г. (363 мм осадков с мая по август) и особенно дождливым — лето 1974 г. (420 мм), когда почва в лесу была до такой степени насыщена водой, что на подстилке даже в июле стояли непрсыхающие лужицы. И, напротив, в исключительно засушливом 1972 г., с высокими температурами (до 33° под пологом леса) и длительными (до 32 дней) периодами без дождя, легкодоступная влага в верхних слоях почвы, по данным О. Г. Растворовой, была израсходована уже к концу мая. Со второй половины июня до конца августа (с небольшим перерывом) влажность почвы держалась на уровне влажности завядания, т. е. почва была весьма близка к полному биологическому иссушению. Более кратковременные периоды такого иссушения наблюдаются в лесостепных дубравах почти ежегодно.

Наблюдения за состоянием растений в столь различных ситуациях позволяют выяснить пределы пластичности их водного

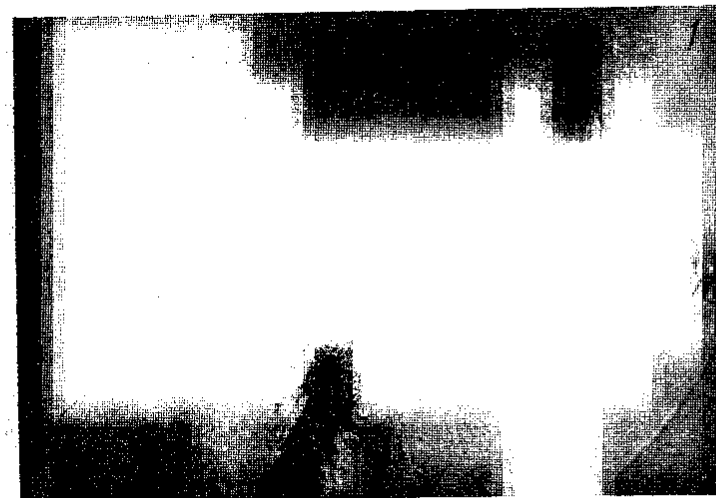


Рис. 20. Гуттация у *Aegopodium podagraria* в травяном покрове дубравы.
1— листья с каплями гуттируемой влаги, рано утром; 2— те же листья после высыхания влаги, в полдень.

режима и «меры борьбы» с избытком или недостатком влаги.

В условиях достаточного и избыточного увлажнения (в начале вегетации — в «зоне комфорта» или в дождливое лето) летневегетирующие дубравные растения имеют весьма свежий и «благополучный» облик. Листья тургесцентные, сочные, но

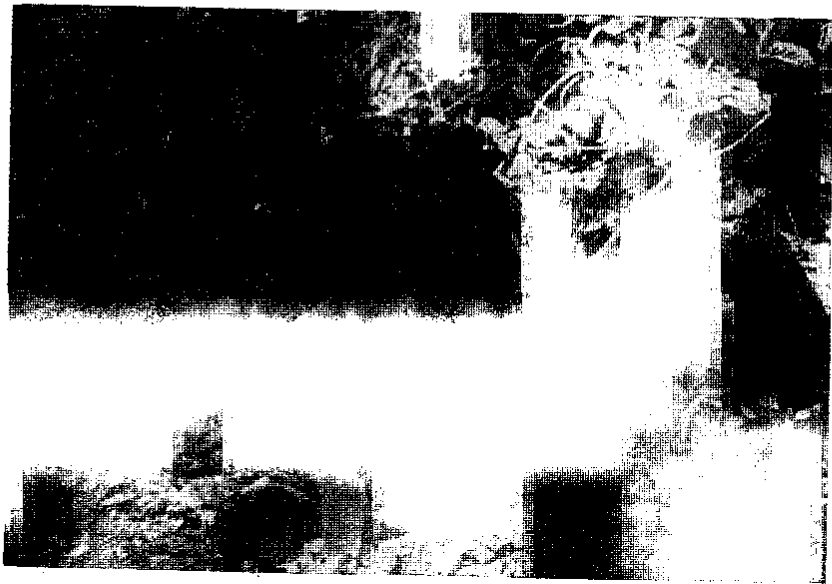
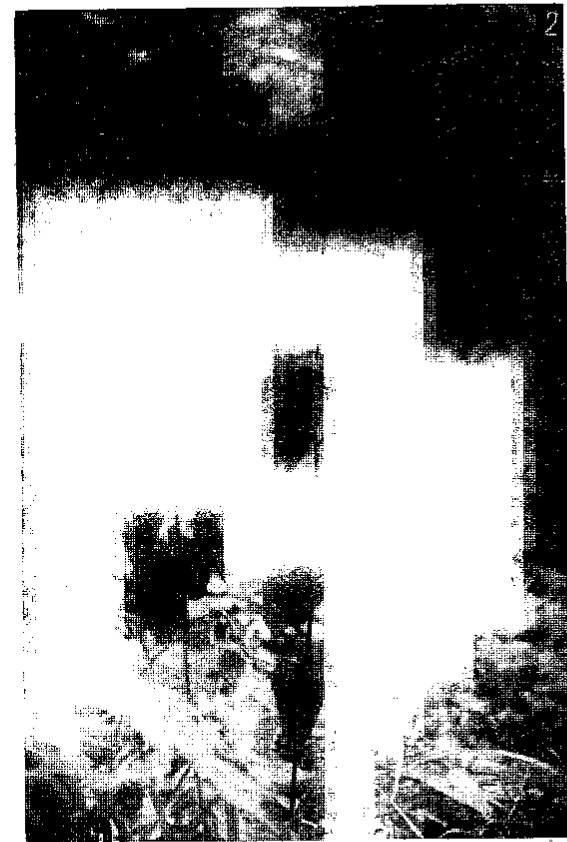


Рис. 21. Травянистые растения дубравы в состоянии потери тургора во время засухи.

1— *Pulmonaria obscura*, 2— *Scrophularia nodosa*.

мягкие. От избытка влаги растения избавляются путем активной гуттации. Во влажные и теплые периоды по утрам гуттацию можно наблюдать у многих видов. Особенно хорошо она выражена у сныти (рис. 20, 1), листья которой по краям усеяны мелкими каплями, образующими своеобразный узор. После высыхания гуттируемой влаги он остается в виде цепочки слабо заметных белесых пятен на зубцах листьев (рис. 20, 2). Гуттация также отмечалась нами у *Glechoma hirsuta*, *Fragaria vesca*, *Pulmonaria obscura*, на кончиках листьев *Asperula odorata*. В утренние часы особенно влажных и теплых дней в лесу гуттируют также *Geum urbanum*, *Campanula rapunculoides*, *Impatiens noli-tangere*, *Epilobium montanum*. В литературе описана гуттация через специальные гидатоды у *Mercurialis perennis* (Mukerji, 1936). Чрезвычайно редко бывает гуттация у копытня — в виде отдельных 5—6 капель, равномерно расположенных по краю листа. Нам довелось наблюдать ее только в очень влажное лето 1974 г.

Совсем иначе выглядят дубравные травянистые виды в периоды засух. При длительном отсутствии дождей появляются первые признаки потери тургора и начинающегося завядания (рис. 21). Так, у сныти черешки листьев изгибаются, листовые пластинки опрокидываются на поверхность подстилки, из-за



Продолжение рис. 21.

чего весь травостой выглядит помятым и истоптанным. Интересно, что завядание обычно охватывает не весь покров сныти, а лишь отдельные небольшие, но сплошные участки (по-видимому, клоны, связанные общими корневищами). Наиболее ярко потеря тургора выражена у таких широколистных видов, как медуница, колокольчики крапиволистный и рапунцеливидный, норичник, будра, у которых во время засухи листья обвисают и сморщиваются. Копытень и осока волосистая теряют тургор только во время исключительно сильных засух — у первого вида исчезает характерный блеск поверхности листа.

пластинка слегка обвисает, а у второго — узкие и жесткие листья надламываются посередине. Почти незаметны внешние признаки завядания у лесных злаков (*Festuca gigantea*, *Milium effusum* и др.); в засуху у них лишь сильно тускнеют обычно блестящие листовые пластинки.

Транспирация в периоды потери тургора резко падает — примерно до таких же величин, как в холодные, дождливые дни.

Интересно, что у подроста и кустарников, корни которых используют те же почвенные горизонты, что и травы, явление потери тургора в засуху почти не наблюдается (нами отмечалось лишь небольшое обвисание листьев у подроста ильма и завядание всходов клена). В этом проявляется большая засухоустойчивость древесных пород по сравнению с видами травяного покрова.

Весьма характерной и своеобразной чертой жизни дубравных травянистых растений является то, что в таком полувявшем состоянии растения пребывают по многу дней (в отдельные особо засушливые годы — по 2—3 недели). Тем не менее, после первого же дождя тургор восстанавливается, и уже через 2—3 дня травяной покров имеет прежний вид. Однако после очень сильных или длительных засух часть листьев отмирает.

В такие критические для дубравного травостое периоды удается оценить влияние корневой конкуренции за влагу со стороны древесных пород. На площадках в 4 м², по периметру которых корни древесных пород были обрублены по методу В. Г. Карпова (1969), даже в очень сильные засухи, среди всеобщего завядания в травостое, сныть и другие виды оставались свежими и тургесцентными, а содержание воды в листьях сохранялось у них на таком же уровне, как и в более влажные периоды.

Нередко в течение вегетационного сезона травяной покров дубравы переносит по 3—4 «атаки» засухи. Однако в реакции летних травянистых растений на засуху наблюдается известная сезонная динамика: они значительно медленнее теряют тургор и быстрее его восстанавливают при засухах в первой половине вегетационного сезона, при еще достаточном запасе влаги в почве, чем в конце вегетации, когда почва уже сильно иссушена. Например, в июне сныть обычно не теряет тургор даже после 2—3 недель жаркой погоды, а в июле уже достаточно 7—8 дней без дождя и с температурой 28—30°, чтобы началось полегание сныти. В этом отношении также показательна и необычно поздняя и сильная засуха в сентябре 1971 г., когда сныть и другие виды так и не могли оправиться от завядания, что привело к раннему отмиранию основной массы травяного покрова.

Наиболее сильное и длительное завядание наблюдается у сныти в освещенных местах — «окнах», особенно на месте недавно (в текущем году) выпавших деревьев, т. е. там, где травянистые растения еще сохранили «теневого» характер.

Меньше всего потеря тургора заметна в наиболее густой тени, близ мертвопокровных участков. Это еще раз свидетельствует о связи завядания с сильной потерей воды на освещенных местах. Однако стойкость лесных трав к завяданию зависит и от общего состояния растений, определяемого не только условиями водообеспеченности или освещенности, но и почвенным фоном. Так, завяданию в засуху весьма мало подвержены растения сныти на хорошо удобренной азотом почве, например, под деревьями, на которых разместились большая колония серой цапли. Здесь травянистые растения, отличающиеся высоким ростом и пышным развитием, не теряют тургор даже в самую сильную засуху.

Интересные детали поведения растений при засухе можно заметить при раскопках корневых систем. Так, у корневищ купены после небольших дождей, сменивших длительную засуху и промочивших лишь самый поверхностный слой почвы, были отмечены многочисленные молодые корешки, растущие от корневища вверх, в направлении увлажненного почвенного горизонта.

Все изложенное дает возможность заключить, что основной способ переживания сильных засух для дубравных трав, не имеющих ярко выраженных анатомо-морфологических защитных черт, — это сохранение жизнеспособности в состоянии длительного и глубокого завядания. Эта черта водного режима в какой-то мере близка к летнему «полупокою» степных растений, но, в отличие от последних, не сопровождается потерей надземных частей. Нельзя не видеть в ней практическую реализацию в стрессовых условиях тех высоких величин сублетального водного дефицита дубравных трав, о которых шла речь выше (с. 59).

* *
*

В заключение главы остановимся на вопросе, к какому экологическому типу по отношению к воде следует отнести дубравные растения, иными словами, мезофиты они или ксерофиты? Обзор особенностей водного режима травянистых видов лесостепной дубравы (а также строение их листьев — см. с. 68—72) показывает трудность их четкой характеристики в этом плане. Действительно, типично мезофильные черты (общий облик «тневых» растений и соответствующее анатомическое строение листа, высокая оводненность, низкое осмотическое давление, быстрая потеря тургора при недостатке влаги) сочетаются у них с такими чертами, как довольно высокое содержание связанной воды, большой сублетальный водный дефицит, отражающий способность переносить длительные засухи. Ярко выражена сезонная неравномерность водного режима: изменение от мезофильных и даже частично гигрофильных черт весной (особенно у весенних листьев, напоминающих по эколого-физиологическим

свойствам ранневесенние эфемероиды) до значительной засухоустойчивости в разгаре и конце лета. Все это говорит о невозможности однозначной характеристики травянистых растений лесостепных дубрав по их водному режиму. Если это и мезофиты, то весьма своеобразные, обладающие рядом эколого-физиологических черт, которые обеспечивают растениям засухоустойчивость в условиях водного стресса.

Глава III. ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ

Характеристика ассимиляционного аппарата

По общему облику летневегетирующие дубравные травы вполне соответствуют сложившемуся в экологии «образу» теневое растения: почти все они имеют крупные и тонкие листовые пластинки (отсюда иногда встречающийся термин «дубравное широколиственное» — Шик, 1953; Ремезова, 1964), неопушенные, темноокрашенные, расположенные в плоскости, весьма близкой к горизонтальной. Ориентировка листовых пластинок (при слабом наклоне) в основном равномерная по всем румбам; иногда отмечается небольшое преобладание ориентировки на юго-запад.

Однако с появлением добавочного источника света, кроме падающего сверху, травянистые растения обнаруживают способность к фототропическим изменениям положения листа. Это хорошо заметно по окраинам «окон» в лесном пологом, образовавшихся после падения или вырубки крупных деревьев. Листовые пластинки сныти, ясенника, копытня ориентированы здесь по направлению к просвету в пологом, а угол их наклона таков, что поток рассеянной радиации падает на лист под углами, близкими к прямому. Подобные явления хорошо заметны и у лесных трав под пологом леса близ опушек.

Резко изменяется расположение листовых пластинок у особей, почему-либо попавших в условия сильной освещенности. Так, у сныти в центре крупных «окон» отдельные листочки сложного листа имеют вогнутую форму, с перегибом по срединной жилке и поднятыми краями, а вся листовая пластинка также приобретает форму чаши, благодаря расположению отдельных ее частей под разными углами. У медуницы, фиалки приятной и других видов в таких «окнах» листья имеют более наклонное положение, чем под пологом.

Особенности световых условий под пологом дубравы определяют не только расположение листьев травянистых растений, но и основные черты внутренней структуры листа. Анатомическое строение листьев травянистых растений лиственных лесов изучено достаточно хорошо. Некоторые виды издавна применяются в качестве лекарственных, в связи с чем в литературе имеется ряд работ по их анатомии, но со специальным фармакогностическим уклоном (Дрягин, 1957; Гринкевич, 1960; Korta, 1962; Macher, 1959). В экологической литературе дубравные

виды часто используются в качестве классических примеров «теневого строения» листа (Поплавская, 1948; Раздорский 1949; Шенников, 1950 и др.).

В наших работах (Горышина, 1965а) была дана общая характеристика анатомических черт листьев летневегетирующих дубравных видов для сопоставления их с характером строения листа у ранневесенних эфемероидов, а в последнее время изучен ряд особенностей ассимиляционных тканей. Общими чертами

Таблица 10

Размеры тканей, клеток и хлоропластов в листьях дубравных травянистых растений (размеры в микрометрах, данные 1974 г.)

Вид	Толщина тканей			Отношение: палисадная / губчатая ткань	Длина клетки		Длина хлоропластов в клетках		Число хлоропластов в одной клетке	
	всего мезофилла	палисадной	губчатой		палисадной	губчатой	палисадных	губчатых	палисадной	губчатой
<i>Aegopodium podagraria</i> :										
весенние листья	105	45	60	0,75	45	33	4,6	5,0	30	22
летние листья	85	33	52	0,63	33	60	5,7	5,8	19	19
<i>Pulmonaria obscura</i> :										
весенние листья	321	66	255	0,26	66	65	7,1	6,7	46	67
летние листья	208	40	168	0,24	40	161	7,0	6,3	19	38
<i>Asarum europaeum</i>	192	56	136	0,41	56	114	7,7	6,7	37	55
<i>Asperula odorata</i>	102	52	50	1,04	52	93	6,3	6,0	22	23
<i>Scrophularia nodosa</i>	91	37	54	0,69	37	94	7,3	6,3	22	26
<i>Stachys silvatica</i>	87	56	32	1,75	36	70	7,6	6,8	21	21
<i>Stellaria holostea</i>	104	30	74	0,40	30	75	6,3	6,3	19	29
<i>Campanula trachelium</i>	87	42	45	0,93	42	90	6,4	6,8	26	24

для исследованных летневегетирующих видов является ряд теневых и мезофильных черт в структуре листа. Толщина листовой пластинки обычно невелика (80—200 мкм), в то время как у эфемероидов, имеющих более «световую» структуру, — от 100 до 450 мкм. Устьица сравнительно немногочисленны, а на верхней стороне листа их нет совсем, как и у многих теневых растений.

Толщина ассимилирующей ткани невелика, а строение ее различно у разных видов. У большинства видов отмечается дорсовентральное строение листа, с достаточно четкой дифференциацией ассимиляционной ткани на палисадную и губчатую ла-

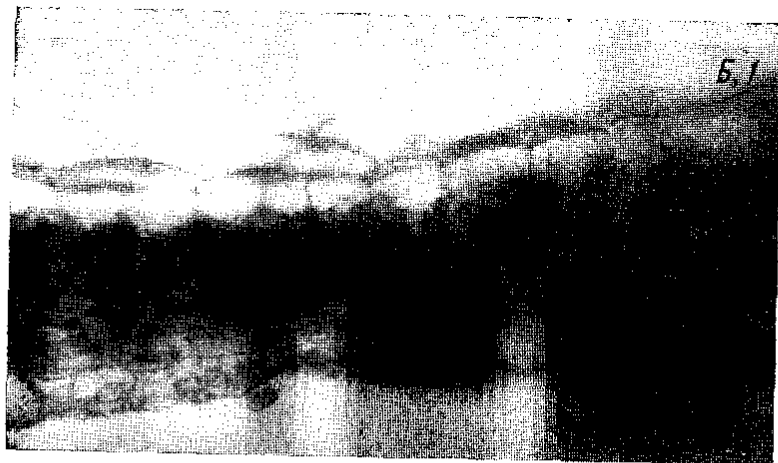
ренхиме. Палисадных клеток один слой, форма их на поперечном срезе листа овальная или округлая, иногда треугольная (воронковидные клетки). По этому признаку травянистые виды существенно отличаются от древесных пород, обычно имеющих узкие и длинные палисадные клетки. Изредка (у *Stachys silvatica*) под палисадным слоем расположен еще один слой округлых клеток, по форме переходный между палисадной и губчатой паренхимой. Почти у всех видов палисадная паренхима весьма рыхлая, поскольку клетки соприкасаются не по всей длине, а лишь в самой верхней части. Толщина палисадной ткани у лесных видов очень невелика (табл. 10). Хотя она и составляет иногда значительную часть общей толщины хлоренхимы, но лишь из-за тонкой листовой пластинки, и потому относительно большой «коэффициент палисадности» (отношение палисадной ткани к губчатой) вряд ли можно здесь считать чертой световой структуры (например, у явно теневых листьев *Asperula odorata* или *Stachys silvatica*).

Интересно, что в отмеченных выше случаях изменений наклона листовых пластинок положение клеток палисадной ткани не изменяется (в отличие от эфемероидов), основным механизмом ориентировки здесь служит сам поворот листовой пластинки в такое положение, что палисадные клетки и в случае бокового освещения оказываются ориентированными по оси основного потока радиации.

Губчатая ткань состоит из 3—4 (у копытня до 7) слоев крупных клеток. У большинства видов плоские губчатые клетки весьма причудливых очертаний в плане лежат параллельно поверхности листа. На поперечном срезе листа они довольно плотно прилегают друг к другу, но на тангентальном срезе хорошо видны многочисленные объемистые межклетники между сомкнутыми отрогами клеток. Интересно, что у многих видов эти пространства между клетками совпадают по положению во всех слоях губчатой ткани, так что образующиеся межклетники имеют характер сквозных вертикальных «колодцев». Развитая система межклетников губчатой ткани весьма характерна для всех изученных нами видов.

Из других теневых и гигроморфных черт строения листа можно отметить крупные клетки эпидермиса с характерным «тенивым» рисунком извилистых стенок, отсутствие защитных покровных тканей и др. (Горышина, 1965а).

Однако у дубравных трав встречаются и отдельные черты, в той или иной мере свойственные ксероморфной структуре листа. Это или легкое опушение листа (*Glechoma hirsuta*, *Stachys silvatica*, *Pulmonaria obscura*), или заметно развитая, слегка морщинистая кутикула (*Aegopodium podagraria*). Снять несколько выделяется среди других видов и такой «световой» чертой, как относительно большое число устьиц (190 на 1 мм², в то время как у других исследованных видов — от 30 до 80).



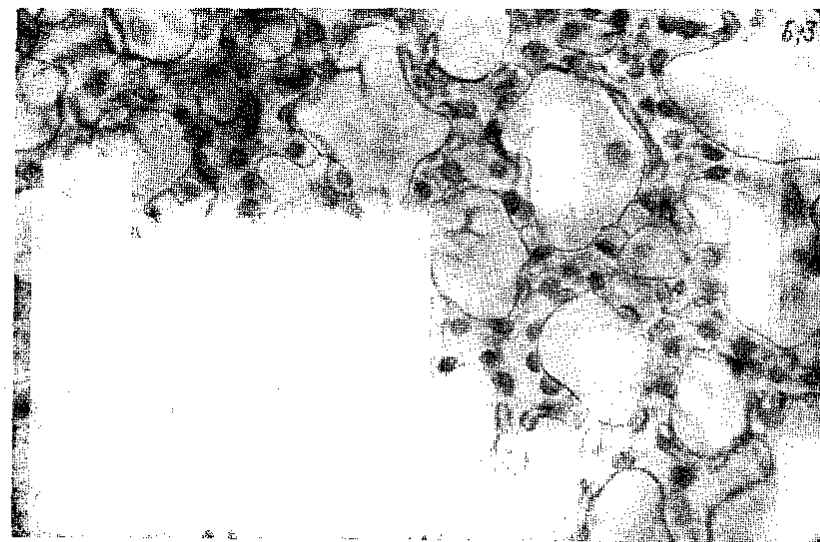
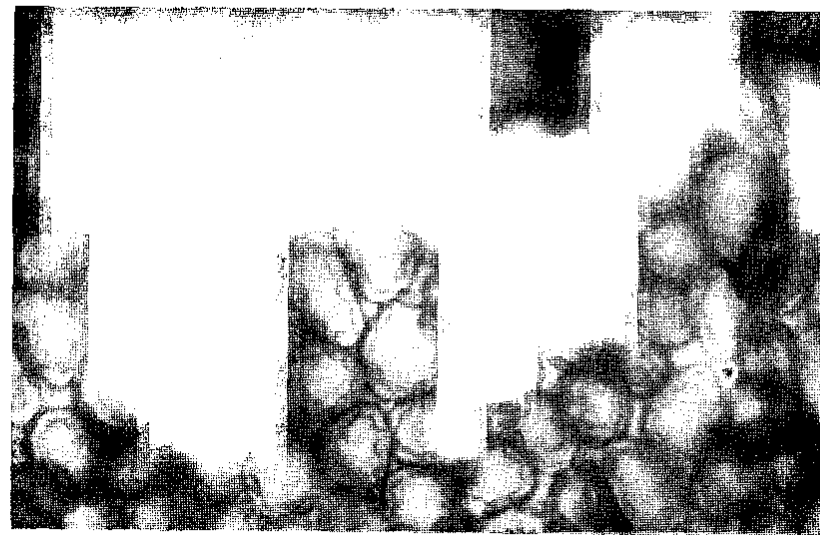
Продолжение рис. 22.

У нее же и наиболее густое жилкование (длина жилок около 400 мкм на 1 см² листа; у других видов — от 200 до 350).

Приведенная выше характеристика относится к летней теневой фазе развития дубового леса (т. е. для феноритмотипов с сезонной сменой листьев или побегов — к летней их генерации). Характер структуры весенних листьев несколько иной, как это хорошо видно на примере *Aegopodium podagraria* и *Pulmonaria obscura* (рис. 22, табл. 10). Они имеют более световые черты (большую толщину листа, удлиненные палисадные и мелкие губчатые клетки, более компактные ткани и т. д.).

Мезофильный характер структуры листа лесных трав особенно четко выявляется при сопоставлении со строением листа близких в систематическом отношении видов, но из хорошо освещенных и засушливых местообитаний. Такие количественно-анатомические сопоставления проделаны в работах Б. А. Келлера (1948), где сравниваются *Asperula odorata* и *A. glauca*, и А. М. Гасанова (1963) (*Asperula odorata* и лугово-степные *A. humifusa*, *A. rivalis*). Интересно также сопоставить структуру листа по вертикальному профилю лесостепной дубравы у растений разных жизненных форм, занимающих различные по освещенности и водоснабжению экологические ниши. Такое сопоставление (Горышина и др., 1961) позволяет наглядно ощутить теневые и мезофильные черты в анатомии листьев травянистых видов.

Строение листа лесных видов довольно изменчиво в связи с условиями освещенности и увлажнения. Уже давно были описаны различия строения теневых и световых листьев лесных растений (Hesselman, 1904; Mukerji, 1936). И. Г. Серебряковым (1948) у *Carex pilosa* и *Asarum europaeum* показана значитель-



Продолжение рис. 22.

ная изменчивость числа устьиц на единицу площади в разные по метеорологическим условиям годы. Большая вариабельность того же показателя была найдена у *Asperula odorata* в разных типах лесов в связи с условиями увлажнения; заметно изменялись также размеры и форма палисадных клеток (Токагз е. а., 1969).

Наряду с общим описанием структуры листа большой интерес для характеристики ассимиляционного аппарата дубравных трав представляет анализ особенностей пластидного аппарата. Хлоропласты у большинства исследованных видов отличаются крупными размерами, особенно у копытня, медуницы, чистеца. Сравнительно мелкие они у сныти. Количество хлоропластов в одной клетке варьирует у разных видов от 20 до 55, причем в клетках весенних листьев (у сныти и медуницы) их значительно больше, чем у летних листьев.

Расположение хлоропластов в палисадных клетках приближается к постенному (парастрофному), однако здесь парастрофия не столь четко выражена, как у эфемероидов или других световых видов. Так, у копытня и чистеца часто наблюдается апострофное расположение (хлоропласты скапливаются на дне палисадных клеток). В литературе отмечена способность хлоропластов копытня к фототропическим движениям (Бабушкин, 1950). В клетках губчатой ткани хлоропласты расположены диффузно, но с известной закономерностью: как правило, они лежат вдоль верхней и нижней стенок плоских губчатых клеток, плоской стороной параллельно стенке, т. е. параллельно поверхности листа. Поэтому создается впечатление, что основная масса хлоропластов губчатой ткани у лесных травянистых растений расположена своего рода горизонтальными слоями. По-видимому, это можно в такой же степени связать с особенностями светового режима под пологом леса, как и общее горизонтальное расположение листовых пластинок у лесных трав.

Многие дубравные травы имеют хлоропласты в клетках эпидермиса. Число их невелико (4—7), а размеры обычно в несколько раз мельче, чем в клетках хлоренхимы (исключение составляет лишь ясменник, у которого в клетках эпидермиса много хлоропластов такой же величины, как и в губчатой ткани).

Сезонная динамика пластидного аппарата дубравных травянистых видов представляет большой интерес в связи с динамикой световых условий под пологом леса. Исследование этого вопроса только начато. Пока мы можем лишь указать на явное различие пластидного аппарата у весенних и летних листьев сныти и медуницы (у первых — хлоропласты более «светового», у вторых «теневого» характера). Кроме того, в литературе имеются данные об изменении тонкой структуры хлоропластов при перезимовке листьев *Carex pilosa* и *Asarum europaeum*. У зимующих листьев хлоропласты образуют скопления вокруг ядра,

но, как было показано в электронно-микроскопических исследованиях, сохраняют свою индивидуальность («Атлас ультраструктуры растительных клеток», 1972). В этом же «Атласе» имеются указания на сезонные изменения ультраструктуры хлоропластов *A. europaeum*.

Содержание хлорофилла в листьях летневегетирующих дубравных трав определялось нами неоднократно разными методами. Колориметрические определения по методу Годнева (1952) с применением в качестве эталона жидкости Гётри, имитирующей по цвету раствор хлорофилла определенной концентрации,

Таблица 11

Содержание хлорофилла ($a+b$) в листьях (1974 г., по данным Л. Н. Заботиной)

Вид	Содержание хлорофилла		Отношение хлорофилл a / хлорофилл b
	мг·г ⁻¹	в 1 хлоропласте, мг·10 ⁻⁹	
<i>Aegopodium podagraria</i> :			
весенние листья	1,8	1,2	3,4
летние листья	2,2	5,4	2,3
<i>Pulmonaria obseura</i> :			
весенние листья	1,6	1,1	3,2
летние листья	2,4	3,9	2,4
<i>Asarum europaeum</i>	2,2	10,0	2,3
<i>Asperula odorata</i>	2,5	6,5	2,0
<i>Stachys silvatica</i>	3,1	3,9	2,3
<i>Stellaria holostea</i>	2,4	7,2	2,1
<i>Scrophularia nodosa</i>	3,6	9,5	2,1
<i>Campanula trachelium</i>	2,5	6,0	2,3

дали величины порядка 3—4 мг/г сырого веса листа. Определения, проведенные Л. Н. Заботиной спектрофотометрическим методом (Šestak, 1971), позволили получить более точные данные, а также оценить соотношение разных форм хлорофилла (a и b). Как показывают данные табл. 11, содержание хлорофилла на единицу веса листа у исследуемых видов находится в пределах, обычных для теневых растений (Любименко, 1924). Интересно, что, по данным Л. Н. Заботиной, содержание пигментов у весенних листьев (в световую фазу леса) несколько ниже, чем у теневых летних листьев, но все же выше, чем у вегетирующих в это же время эфемероидов. По соотношению $\frac{\text{хлорофилл } a}{\text{хлорофилл } b}$ летние виды

согласно известной таблице Зейбольда и Эгле (Seibold u. Egle, 1937) следует отнести к теневым растениям.

Количество хлорофилла в одном хлоропласте у летневегетирующих видов также характеризует их как растения с теневыми чертами ассимиляционного аппарата.

Хлорофилл у исследуемых лесных трав оказался очень чувствительным к действию света. В «окнах» на месте вырубки крупных деревьев листья сныти, медуницы, норичника и других видов быстро приобретают светлый, рыжеватый оттенок в результате частичного разрушения хлорофилла. Такое же изменение окраски происходит при пересадке летних теневых трав на открытые грядки. Желтоватый оттенок листьев появляется у сныти даже при сравнительно небольшом освещении в травяном покрове, вызванном сильным поражением дубов листоверткой (таким образом, о поражении деревьев часто можно узнать, взглянув под ноги, на травяной покров). Отметим также, что уменьшение хлорофилла и хлороз на свету указаны и для тенелюбивых лесных трав в канадских лесах (Sparling, 1967).

Нам не удалось выяснить температурные пороги образования хлорофилла, однако наблюдения над весенним прорастанием лесных трав позволяют предположить, что у летневегетирующих растений они довольно высоки, поскольку «весенний хлороз» при низких температурах бывает у них гораздо чаще, чем у холодостойких ранневесенних эфемероидов. Так, например, в очень холодную весну 1974 г. мы неоднократно отмечали хлороз у листьев сныти.

Сезонный ход фотосинтеза

Фотосинтетическую деятельность летневегетирующих дубравных трав нельзя охарактеризовать одной величиной, поскольку интенсивность фотосинтеза растений травяного покрова в листопадных лесах весьма неравномерна в течение вегетационного сезона в связи со сменой освещенности под пологом леса.

Солсбери (Salisbury, 1916, 1918, 1925), впервые четко описавший сезонную динамику освещенности и сезонное развитие травяного покрова в дубовых лесах Англии, предполагал, что ассимиляционная деятельность у травянистых растений идет поразному в световую и теневую фазы леса. Еще раньше об этом упоминает Хессельман (Hesselman, 1904) при описании жизни травянистых растений в шведских лиственных лесах. Впервые в работах Даксера (Daxer, 1934) было показано, что у летневегетирующих растений буковых лесов (папоротника *Athyrium filix-femina*, кислицы *Oxalis acetosella* и др.) до распускания листы на деревьях отмечается довольно высокий фотосинтез,

обеспечивающий положительный баланс (накопление органического вещества), а в период летнего затенения фотосинтез едва преобладает над дыханием; отмечались также случаи отрицательного фотосинтетического баланса. Подъем фотосинтеза после начала разветвления почек древесных пород (но еще до полного облиствения) показан также Кабеном (Kaben, 1959) в травяном покрове дубово-ясенево-букового леса. Данные о сезонных различиях интенсивности фотосинтеза у травянистых растений лиственных лесов приводятся также в работах Малкиной (1964, 1966, 1969), Спарлинга (Sparling, 1967), а из работ последних лет — в исследованиях Койама и Кавано (Koyama a. Kawano, 1973) по экологии травянистого вида японских лиственных лесов — майника *Maianthemum dilatatum*.

Таким образом, для характеристики фотосинтеза травянистых растений дубового (как и любого листопадного) леса необходимо исследование его в течение всего вегетационного периода — от весеннего снеготаяния до выпадения снега.

В наших работах измерения фотосинтеза проводились (частью совместно с М. Б. Митиной) с 1963 по 1970 г. в ассоциации липо-дубняк снытевый в течение большей части вегетационного сезона — с апреля по август, а в отдельные годы также в сентябре — начале октября. Применялся колориметрический метод Чатского — Славика в видоизменении Л. Карпушкина (Заленский, 1959; Ничипорович и др., 1961; Вознесенский и др., 1965), позволяющий измерить в полевых условиях наблюдаемый фотосинтез. У отдельных видов определяли также потенциальную интенсивность фотосинтеза радиометрическим методом (Вознесенский и др., 1965). Измерения проводили в околополуденные часы (с 10 до 14—15 ч), каждый раз в 6—20-кратной повторности для одного вида, на отделенных листьях. На основе усредненных данных были построены кривые, отражающие количественную характеристику и сезонную динамику фотосинтеза в травяном покрове в часы наибольшей ассимиляционной активности. Эти кривые представлены далее на рисунке 23. Для сныти, осоки волосистой и копытня периодически определяли площадь листьев и вес надземных (а у копытня и подземных) частей, что дало возможность рассчитать нетто-ассимиляцию (продукцию сухого вещества на 1 дм² листовой поверхности за 1 день). В 1966—1969 гг. исследования фотосинтеза сопровождались определениями содержания крахмала в подземных органах (применялись как визуальные микрохимические пробы, так и количественное определение по методу Бертрана). У некоторых видов определяли сезонную динамику удельного веса подземных органов, как косвенный показатель отложения резервных веществ.

По интенсивности фотосинтеза, его сезонному ходу, динамике заполнения подземных органов резервными веществами и динамике развития ассимиляционного аппарата можно разли-

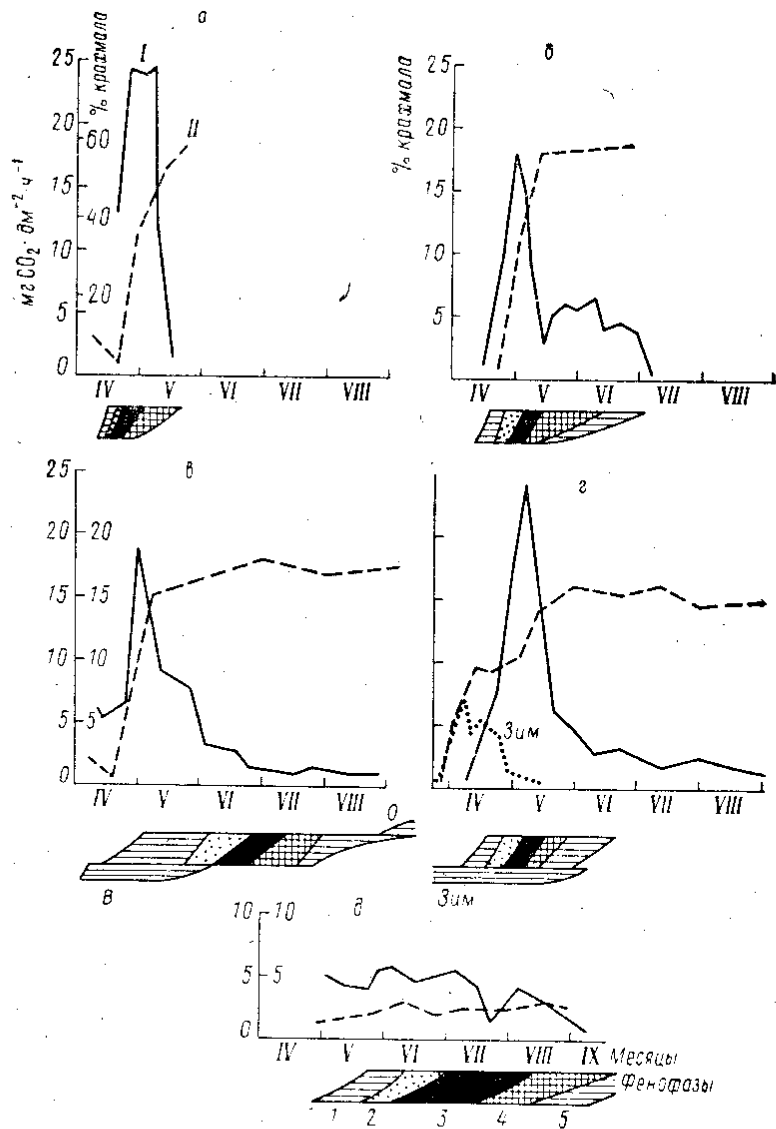


Рис. 23. Сезонный ход интенсивности фотосинтеза и накопления крахмала в подземных органах у растений основных феноритмотипов.

а — ранневесенние эфемероиды (на примере *Corydalis halleri*), б — гемиефемероиды (*Dentaria bulbifera*), в — летние виды с ранним началом вегетации (*Aegopodium podagraria*), г — «вечнозеленые» виды (*Asarum europaeum*), д — летние виды с поздним началом вегетации (*Scrophularia podosa*); I — интенсивность фотосинтеза в дневные часы, II — содержание крахмала в подземных органах (% к сухому весу). Фенофазы: 1 — вегетация, 2 — бутонизация, 3 — цветение, 4 — плодоношение, 5 — постфлоральная вегетация. Листья: В — весенние, О — осенние, Зим. — перезимовавшие прошлогодние.

чить несколько основных групп дубравных травянистых растений, в целом совпадающих с феноритмотипами, описанными в главе I.

I. Ранневесенние эфемероиды (рис. 23, а). Поскольку сезонное развитие и фотосинтез этой группы растений были подробно описаны ранее (Горышина, 1969 б; Митина, 1969; Горышина и Митина, 1967, 1969, 1974), то здесь мы приводим лишь самые общие и краткие сведения.

Эфемероиды отличаются весьма низкими температурными порогами образования хлорофилла (позеленение начинается иногда еще под снегом) и быстрым развитием листьев, которые начинают ассимилировать сразу же после снеготаяния. Фотосинтез кратковременный, но весьма интенсивный, несмотря на низкие температуры ранней весны. В апогее развития, в дневные часы при 10—15°, у *Corydalis halleri* и *Anemone ranunculoides* он достигает 20—25 мг CO₂ · дм⁻² · ч⁻¹, у *Scilla sibirica* — 16—18 мг; у *Ficaria verna*, вегетирующей дольше (при начавшемся затенении), фотосинтез ниже — 6—10 мг. Продукция фотосинтеза в первые дни невелика; на начальных фенофазах (прорастание, образование листьев, бутонизация, начало цветения) развитие идет за счет резервов, отложенных в предыдущем году и служащих основным источником (на 70%) образования фитомассы текущего года (по данным расчета баланса для *Scilla sibirica*). Фотосинтез достигает максимума во второй половине вегетации, когда растения уже полностью сформированы, и основная часть его продукции (около 50%) откладывается в подземных органах для потребления в будущем году. Только 7% идет на формирование фитомассы текущего года. Этот сдвиг фотосинтетического ритма по отношению к ритму фенологическому — одна из наиболее существенных адаптаций эфемероидов к низким температурам сразу же после снеготаяния, независимо от погодных условий. Другая существенная экологическая черта — сравнительно низкие температурные оптимумы фотосинтеза (от 10—15 до 22° у разных видов, по нашим и литературным данным). Соответственно высокой весенней освещенности под пологом необлиственного леса, световые кривые фотосинтеза у эфемероидов имеют высокое плато насыщения (30—35 клх).

II. Гемиефемероиды (рис. 23, б). К ранневесенним видам по характеру фотосинтеза (величинам и сезонному ходу) примыкают поздневесенние виды, начинающие вегетацию несколько позже и кончающие ее в первой половине лета, уже в глубоком затенении. До развития листьев на деревьях фотосинтез у гемиефемероидов столь же высок, как и у предыдущего феноритмотипа, но в период затенения уменьшается в 2—3 раза. Отложение резервных веществ в корневищах происходит в основном весной, в период интенсивного фотосинтеза, а в период затенения сильно замедляется. Так, у зубянки *Dentaria bulbifera* содержание крахмала быстро увеличивается с 20 апреля по 7 мая

(с десятых долей процента до 18.8%), а в конце июня составляет 19,5%, т. е., практически больше не увеличивается.

III. Летневегетирующие виды с ранним началом вегетации. Фотосинтез этой группы, образующей основную массу травостоя дубравы в летний период, мы рассмотрим на примере доминирующего вида летней синузиды *Aegorodium podagraria* (рис. 23, в). В начале вегетации, при высокой освещенности под пологом леса, фотосинтез сныти идет весьма интенсивно. У весенней генерации листьев потенциальная интенсивность фотосинтеза, измеренная радиометрическим методом, достигает в солнечные дни 100—110 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1}$ сух. веса $\cdot \text{ч}^{-1}$ (Митина, 1969), что вполне сравнимо с фотосинтезом вегетирующих в это же время эфемероидов. Сезонный пик фотосинтеза наблюдается у сныти несколько позже, чем у холодостойких эфемероидов, и приходится на «переходную» фазу — на переломе от весны к лету. С наступлением летней теневой фазы фотосинтез постепенно падает (иногда, впрочем, наблюдается второй его небольшой пик в июне, если повышенные температуры сочетаются с высокой влажностью воздуха и почвы). В течение остальных месяцев вегетационного сезона фотосинтез сныти держится на довольно низком уровне (потенциальный 5—15 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, наблюдаемый от 0,5 до 1—2 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$). Наряду с затенением, немалую роль в этом играет и прогрессирующее иссушение почвы.

Во время летних засух во второй половине вегетации у растений в состоянии длительного завядания поглощение углекислоты почти прекращается и нередко наблюдается превышение дыхания над фотосинтезом. Осенью, после листопада древесных пород и осветления под пологом леса, в безоблачные и теплые дни фотосинтез у сныти возобновляется, но идет очень слабо. Его удается обнаружить только у молодых листьев осенней генерации, составляющих небольшую долю фитомассы, в то время как основная масса травостоя представлена в основном отмирающими летними листьями. Поэтому, очевидно, участие осеннего фотосинтеза в образовании фитомассы сныти близко к нулю.

Как показали измерения в течение четырех лет, описанная форма сезонной кривой фотосинтеза у сныти достаточно стабильна, несмотря на неизбежные погодные ее модификации (Горышина и Митина, 1974).

Весенне-раннелетний отрезок вегетационного сезона является для сныти не только временем наибольшей интенсивности фотосинтеза, но и основным продуктивным периодом, обеспечивающим потребности растений в течение всей остальной вегетации и перезимовки. Об этом говорят как расчеты суммарной суточной продуктивности фотосинтеза на разных этапах вегетационного сезона, так и непосредственные определения динамики прироста сухого вещества на единицу листовой поверхности (нетто-

ассимиляция) или на одну модельную особь (у сныти — на один парциальный куст) (Горышина, 1971). В последующие летние месяцы фотосинтез едва компенсирует затраты на дыхание и почти ничего не прибавляет к фитомассе. Следует отметить, что сезонная динамика расчетной продуктивности фотосинтеза и нетто-ассимиляции сныти хорошо совпадает с динамикой нарастания фитомассы (Нешатаев и др., 1974 а), а различие хода фотосинтеза в разные годы отражается в разногодичной динамике продуктивности травостоя (Горышина и др., 1975).

Соотношение сезонного хода фотосинтеза, образования фитомассы и отложения запасных веществ у сныти совсем иное, чем у эфемероидов: здесь резервы, накопленные в предыдущем году, почти не участвуют в весеннем формировании новой фитомассы, поскольку после перезимовки корневища сныти оказываются практически пустыми (рис. 23, в, II); начало разветвления листьев приводит к трате последних запасов. Рост новых листьев и побегов идет почти полностью за счет текущего фотосинтеза, а именно за счет его весеннего пика. Одновременно с образованием большой надземной фитомассы у сныти в мае происходит и быстрое накопление крахмала — вначале наполняются старые корневища, а после появления молодых корневищ (прирост текущего года) в них также идет интенсивное отложение крахмала. В течение всего двух-трех недель содержание крахмала в корневищах сныти увеличивается с 1—2 до 20% сухого веса. Это отражается и на их удельном весе, который заметно увеличивается после весеннего подъема фотосинтеза (с 0,77 до 0,93).

Скорость накопления крахмала в корневищах сныти весной вполне сравнима с таковой у ранневесенних эфемероидов наших дубрав (рис. 23, а, II) или североамериканских лиственных лесов (Risser a. Cottam, 1968).

Таким образом, весенний фотосинтез у сныти в световую фазу оказывается, по существу, более продуктивным, чем у эфемероидов, поскольку он обеспечивает одновременно и формирование большой фитомассы, и отложение резервов, а у эфемероидов эти процессы вынужденно разделены во времени. Причина большей продуктивности, очевидно, состоит не столько в интенсивности фотосинтеза или в продолжительности его весеннего пика (то и другое примерно одинаково у эфемероидов и сныти), сколько в большем развитии у последней ассимилирующей поверхности (листовой индекс у сныти 1,2—1,3, тогда как у синузиды эфемероидов в целом всего 0,7—0,8).

Сезонная динамика фотосинтеза такого же типа, как у сныти, наблюдается у медуницы. Наибольшая интенсивность фотосинтеза и в этом случае отмечается в период высокой освещенности и затем сменяется длительным летним снижением. Отметим полутно, что такая же тенденция в сезонном изменении фотосинтеза была отмечена и у медуницы в хвойно-широколиственных

лесах Подмосковья, где максимальный фотосинтез при насыщенном освещении у весенних листьев составлял 8—9 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1}$ сыр. веса $\cdot \text{ч}^{-1}$, у летних — около 1 мг (Малкина и др., 1970). И. Е. Каменцева (1969), измеряя радиометрическим методом потенциальную интенсивность фотосинтеза весенних и летних листьев медуницы, показала, что в одинаковых условиях (освещенность 25 клх, температура 20—22°) весенние листья имели фотосинтез почти в 4 раза выше (115 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1}$ сух. веса $\cdot \text{ч}^{-1}$), чем летние (24 мг). Наши (совместно с Т. А. Стекольниковой) измерения наблюдаемого фотосинтеза в природных условиях дали то же соотношение: весенние листья в расчете на 1 г сухого веса ассимилировали в среднем 47 мг CO_2 в час (конец апреля), летние — около 10 мг (июнь — июль).

В буково-грабовом лесу Словакии методом учета привеса сухого вещества на высечках из листьев для медуницы были получены величины фотосинтеза порядка 3—5 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ в мае — июне и 1—3 мг — в августе; небольшой фотосинтез (около 1 мг) отмечался даже в октябре (Eged, 1970). К сожалению, автор не указывает, на каких листьях сделаны первые измерения (судя по описанию — на летних).

Из других исследованных нами видов дубравного травостоя по характеру сезонного хода и величине фотосинтеза к сныти и медунице тесно примыкают ясменник душистый и звездчатка ланцетовидная, также имеющие весной высокий пик интенсивности фотосинтеза и нетто-ассимиляции (Горышина, 1971). Сходный характер динамики фотосинтеза был показан для ясменника и других видов в западноевропейских лиственных лесах (Sieb, 1954). Весьма интересны и данные о накоплении ассимилятов, косвенно характеризующие фотосинтетическую деятельность. Так, Е. А. Любарским (1972) было показано, что в корневищах купены (*Polygonatum officinale*) среднее содержание углеводов по сегментам годовых приростов, а также и во всем корневище осенью (в середине сентября) заметно ниже, чем летом (в конце июня — начале июля). Иными словами, во второй половине лета растения купены тратят накопленные в начале вегетации запасы и уходят на зимовку с уже частично опустошенными корневищами. Особенно значительна потеря запасов в переднем сегменте корневища, расходуемом углеводами на образование почек возобновления.

IV. Летневегетирующие виды с зимующими листьями («вечнозеленые»). Особую группу по динамике фотосинтеза составляют два вида дубравного травостоя с зимующими листьями — осока волосистая и копытень (рис. 23, г). Весной фотосинтез у них начинается гораздо раньше, чем у других летневегетирующих трав, поскольку в нем принимают участие прошлогодние перезимовавшие листья, выходящие из-под снега одновременно с началом развития эфемероидов. Они обычно имеют заметные повреждения, но тем

не менее, при положительных температурах сразу же начинают фотосинтезировать. В ясные дни интенсивность фотосинтеза у этих листьев достигает довольно заметных величин, хотя и гораздо более низких, чем у вегетирующих в этот же период эфемероидов. Поскольку запасы питательных веществ оказываются в корневищах к весне сильно истощенными, ранневесенний фотосинтез перезимовавших листьев играет довольно существенную роль в жизни этих видов. Его продукция не только компенсирует затраты на начальные фазы образования и роста новых листьев, но и позволяет несколько увеличить запасы крахмала в корневищах (рис. 23, г, II). При сопоставлении динамики фотосинтеза и накопления крахмала у копытня в годы с разной скоростью весны (1966 — ранняя, но затяжная весна; 1969 — поздняя, но быстрая) хорошо видно, что первый небольшой пик содержания крахмала в корневищах совпадает именно с работой перезимовавших листьев (Горышина, 1971). Расчеты нетто-ассимиляции у копытня показывают, что из общей годичной продукции органического вещества на долю перезимовавших листьев приходится немалая величина — около $\frac{1}{5}$. С развитием новой генерации листьев фотосинтез перезимовавших листьев падает (еще до наступления теневой фазы). Хотя они и доживают до середины лета, но в ассимиляции больше не участвуют.

У молодых листьев копытня сезонный ход фотосинтеза несколько напоминает описанный выше для сныти (высокий и кратковременный пик весной, затем постепенное снижение и очень низкий фотосинтез во второй половине лета (см. рис. 23, г). Сопоставление с динамикой крахмала в корневищах показывает, что и в этом случае, как и у сныти, основное наполнение корневищ происходит после весеннего пика фотосинтеза; на это же время приходится образование основной фитомассы (Горышина, 1971). Отметим попутно, что у копытня при расчетах нетто-ассимиляции учтен привес как надземных, так и подземных органов.

Наши выводы о характере сезонной динамики фотосинтеза и продуктивности *Asarum europaeum* (Горышина, 1969, 1971) впоследствии были подтверждены в работах Штейнхюбель (Steinhübel, 1972) с помощью учета динамики накопления сухого вещества. Укажем также, что данные о высоком весеннем и низком летнем фотосинтезе *Asarum europaeum* и сходной с ним по ритму развития *Hepatica nobilis* имеются в цитированной выше работе Зиб (Sieb, 1954).

Совершенно сходную картину, как по количественным показателям, так и по сезонной динамике, представляет фотосинтез и нетто-ассимиляция *Carex pilosa*. Это следует и из наших данных, полученных в «Лесу на Ворскле», и из литературных сведений для других лесов. Так, по измерениям И. С. Малкиной (1966), фотосинтез осоки волосистой в подмосковных дубняках

весной (в мае) составляет в среднем $2,6 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, летом — $0,6-1,6$ (в июне — $0,6$, июле — $1,1$, августе — $1,4$, сентябре — $1,6$). Перепад «весна — лето» здесь значительно меньше, чем в лесостепной дубраве (возможно, в связи с меньшим различием освещенности: весной 26 клх , летом — $2-3$), но сезонная тенденция та же.

Интересно, что у длительно живущих (1,5 вегетационного сезона) листьев копытня и осоки волосистой изменения фотосинтеза во времени следуют не обычному онтогенетическому ходу, а смене сезонных фаз освещенности и температуры под пологом леса: поскольку на протяжении своей жизни листья дважды

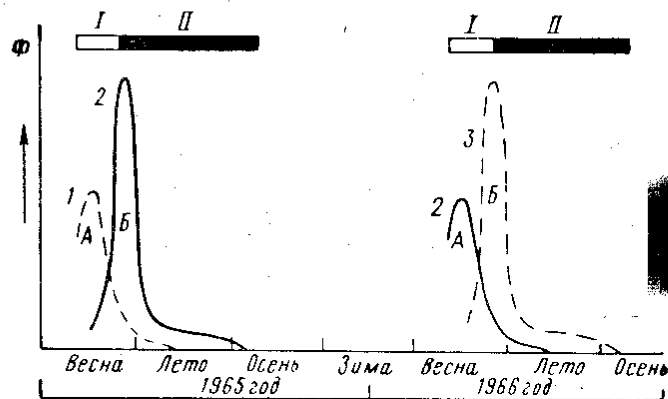


Рис. 24. Схема сезонной динамики фотосинтеза у *Asarum europaeum* и *Carex pilosa* в дубовом лесу.

Листья генераций: 1—1964 г., 2—1965 г., 3—1966 г. Фотосинтез листьев: А — перезимовавших, Б — молодых; I — период от снеготаяния до разворачивания листьев на деревьях, II — период летнего затенения.

оказываются в условиях высокой освещенности (в начале развития и перед его концом), дважды наблюдается и подъем фотосинтеза, причем второй раз — уже у стареющих листьев (рис. 24).

V. Летневегетирующие виды с поздним началом вегетации. Вегетация и ассимиляционная деятельность видов этого феноритмотипа приходятся почти целиком на теневую фазу леса. В связи со сравнительно поздним началом вегетации эти виды не получают достаточно высокой весенней освещенности, дающей возможность весеннего «взрыва» фотосинтеза и роста. Это накладывает отпечаток на характер их фотосинтетической деятельности и образования органического вещества. Как видно на рис. 23, д на примере *Scrophularia nodosa*, большинство таких видов имеет довольно низкий, но равномер-

ный и стабильный ход фотосинтеза в течение всего периода летнего затенения. Правда, у чистеца и поричника молодые листья в самом начале вегетации (конец переходной фазы по освещенности) имеют повышенный фотосинтез, но он гораздо ниже, чем весенние величины ассимиляции у эфемероидов или сняты в световую фазу. Поскольку в подземных органах «позднелетних» видов к началу вегетации не имеется сколько-нибудь значительных запасов крахмала или растворимых сахаров, рост и формирование новой фитомассы идут почти целиком за счет

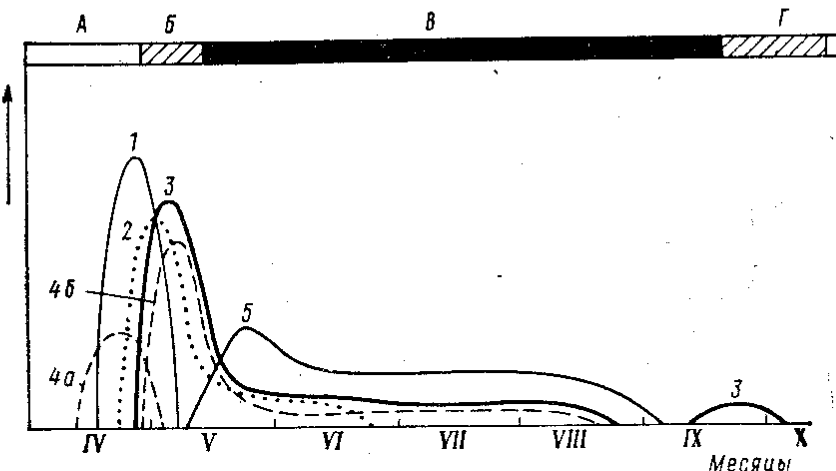


Рис. 25. Схема сезонного хода фотосинтеза у растений основных феноритмотипов в травяном покрове дубравы.

1 — ранневесенние эфемероиды, 2 — гемизэфемероиды, 3 — летние виды с ранним началом развития, 4 — «вечнозеленые» виды, 5 — летние виды с поздним началом развития. Освещенность в травяном покрове: А — весенняя световая фаза, Б — переходная фаза, В — летнее затенение, Г — осеннее осветление.

текущего фотосинтеза. А так как он невелик, то все виды этого феноритмотипа отличаются сравнительно медленным и продолжительным нарастанием листовой поверхности, более растянутым, чем у других видов, цветением и плодоношением (см. рис. 1, V). Так, у норичника и колокольчиков генеративные фазы длятся 2,5—3 месяца. Очевидно, продукция фотосинтеза расходуется сразу же по мере ее образования, поскольку не происходит накопления резервных веществ в подземных органах (рис. 23, д, II). Даже такие крупные подземные образования, как шишковатые корневища норичника (давшие этому растению его видовое название) или корневые вздутия у колокольчика рапунцелевидного, которые, казалось бы, должны быть вмещалищем больших запасов крахмала, оказываются почти пустыми и после нескольких дней более интенсивного фотосин-

теза в начале лета, и в конце вегетационного сезона. Это хорошо видно и по содержанию крахмала в % к сухому весу, и визуально — на срезах корневищ: у *Campanula trachelium* и *Stachys silvatica* почти не удается обнаружить крахмала в паренхиме, у *Scrophularia nodosa* — лишь редкие рассеянные зерна.

Обобщенная схема величины и сезонной динамики фотосинтеза у разных феноритмотипов дубравных растений представлена на рис. 25. Ясно прослеживается следующая тенденция: в начале вегетационного сезона преобладают типы с коротким периодом ассимиляции и ее большой интенсивностью; чем позже начало вегетации, тем продолжительнее ассимиляционный период, но зато ниже величина фотосинтеза.

Все изложенное свидетельствует, что наиболее распространенный тип фотосинтетической деятельности травянистых растений лесостепной дубравы — это смена нескольких сезонных фаз с разной интенсивностью фотосинтеза. Весной, в световую фазу, фотосинтез достигает величин, свойственных растениям открытым и хорошо освещенным местообитаниям. По градации величин фотосинтеза, приведенных в сводках А. А. Ничипоровича и др. (1961) и других авторов (Verduin, 1953; Larcher, 1960), его весенняя интенсивность у лесных растений должна быть отнесена к «хорошей» или «высокой»; летний фотосинтез по тем же шкалам следует оценить, как «низкий» или «слабый».

Чем обусловлен такой сезонный ход? Из внешних факторов на первое место, безусловно, должна быть поставлена сезонная динамика освещенности под пологом, неоднократно описанная в листопадных лесах разных типов и географических областей (сводку см. у Горышиной, 1969 б). Однако следует подчеркнуть, что для сравнительно термофильных летневегетирующих видов, в отличие от ранневесенних эфемероидов, далеко не безразличен и температурный режим, поэтому самая светлая (но зато и самая холодная) часть вегетационного сезона — сразу после снеготаяния — оказывается для них недоступной. Мы уже подчеркивали, что пик фотосинтеза приурочен у них к периоду несколько сниженной (и продолжающей быстро снижаться) освещенности во время разворачивания почек древесных ярусов, когда наступает значительное потепление. Таким образом, у летневегетирующих лесных растений можно ожидать в весеннюю фазу более низких световых и более высоких температурных оптимумов фотосинтеза, чем у дубравных эфемероидов.

Летнее затенение, бесспорно, сильно угнетает фотосинтез лесных трав. Некоторые авторы (Rubner, 1953; Walter, 1968) склонны считать, что, возможно, в летний период ассимиляционный баланс лесных трав поддерживается в основном за счет кратковременных «всплесков» фотосинтеза на солнечных бликах. Однако Ю. Л. Цельникер и Н. Ф. Князева (1973) показали, что перепады освещенности при движении бликов в лесном травяном покрове столь быстры, что фотосинтез растений вряд ли

успевает перестроиться. В наших работах сравнительные измерения фотосинтеза, проведенные Л. М. Мягковой и Фам Суан Тхаком у *Campanula trachelium*, *Geum urbanum*, *Scrophularia nodosa* в глубокой тени и на ярких бликах, не обнаружили существенной разницы; при более длительных экспозициях на освещенных местах растения быстро завядали, и фотосинтез у них падал еще ниже, чем в тени. Недавно Шульце (Schulze, 1972) показал, что солнечные блики обеспечивают не более 5—10% дневного баланса углекислоты для лесных теневых растений букового леса (*Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella* и др.). Таким образом, главное значение для фотосинтеза травянистых растений в летнюю фазу имеет основной фон освещенности: в сомкнутых насаждениях лесостепных дубрав — это глубокая тень (в полдень — 500—1000 lx в снытевых и осоковых синузнях, 150—200 lx в беднотравных).

Наряду с динамикой светового режима на характер фотосинтеза травянистых растений лесостепной дубравы в большой степени влияет и режим увлажнения, а именно, снижение запаса доступной почвенной влаги и длительные засушливые периоды во второй половине лета. Даже в более мезофильных лесах Средней Европы отмечено падение фотосинтеза в августе, по мере возрастания водного дефицита в листьях (Eged, 1970); в наших же условиях, при длительном обезвоживании листьев лесных трав и потере тургора, часто отмечалось полное прекращение наблюдаемого фотосинтеза и дневное выделение углекислоты.

Кроме динамики внешних факторов, сезонный ход ассимиляционной активности дубравных растений, очевидно, связан и с рядом структурных и физиологических особенностей ассимиляционного аппарата, позволяющих растениям наиболее эффективно использовать весенне-раннелетнюю «зону комфорта». Одна из них — описанная в гл. I сезонная смена листьев, хорошо различающихся не только по внешнему облику и анатомической структуре (см. табл. 10), но и по физиологическим показателям. Так, у листьев медуницы отмечены сезонные различия по водному режиму (см. рис. 13), способности переносить высокие температуры (Фельдман и Каменцева, 1966), температурной устойчивости фотосинтеза и дыхания (Каменцева, 1969).

Одним из физиологических механизмов, обеспечивающих «прилаживание» фотосинтетической деятельности к динамике световых условий под пологом леса, является сезонное изменение отношения фотосинтеза к свету, выражаемого различными параметрами световой кривой фотосинтеза. Для некоторых лесных трав установлено снижение точки компенсации в теневую фазу, что позволяет использовать для фотосинтеза более слабую освещенность летом, чем весной. Так, у *Allium ursinum* и *Asarum europaeum* точки компенсации весной достигают 650 и 1000 lx, летом же снижаются до 200—250 lx (Lieth, 1960 и др.).

Низкие летние величины световой компенсации фотосинтеза (300—500 lx) отмечены также у травянистых растений тенистого букового леса (Schulze, 1972).

Соответственно сезонным уровням освещенности смещается и уровень плато насыщения световых кривых фотосинтеза. В работах И. С. Малкиной и др. (1970) показано различие световых кривых фотосинтеза у весенних (генеративных) и летних (вегетативных) побегов *Pulmonaria obscura* (рис. 26, А). Весной наблюдалось более высокое световое насыщение (около 35 клх) по сравнению с летом (около 6 клх). Примечательно, что

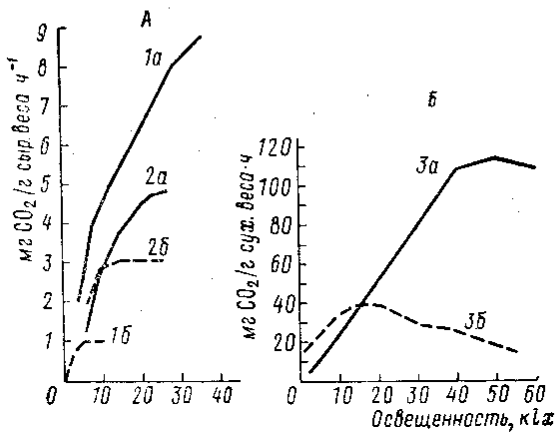


Рис. 26. Световые кривые фотосинтеза лесных травянистых растений.

А — интенсивность наблюдаемого фотосинтеза 1— *Pulmonaria obscura*, 2— *Carex pilosa* (Малкина и др., 1970); Б — интенсивность потенциального фотосинтеза: 3— *Aegopodium podagraria* (Митина, 1969); а — весной, б — летом.

у весенних листьев насыщение наступает при 40—45 клх (t 17—20°), т. е. приблизительно на том же уровне, что и у ранневесенних эфемероидов; у летних — при 15 клх (t 25—27°). Опускание кривой при более высокой интенсивности света объясняется тем, что летние теневые листья сняты на сильном свете слегка подвядают и снижают фотосинтез.

Следует отметить, что в целом, как видно из рис. 25, область светового насыщения фотосинтеза у сняты лежит при более высокой интенсивности света, чем у других лесных видов. Это заставляет предположить большее светолюбие у *Aegopodium podagraria*, которая, как известно, успешно произрастает (в северных частях своего ареала) в светлых лесах, на опушках и даже на лугах. Очевидно, для сняты адаптация к летнему затенению с помощью максимального использования слабого

света — путь менее эффективный, чем путь сдвига основного периода фотосинтеза на весеннюю фазу.

У «вечнозеленых» лесных растений наблюдается такая же сезонная изменчивость световых кривых фотосинтеза, как и у предыдущего феноритмотипа. По данным И. С. Малкиной (1966), световое насыщение фотосинтеза у *Carex pilosa* летом составляет около 10 клх, а у этих же листьев на следующий год весной — 15—20 клх (рис. 26, А). Для копытня столь же четкие данные по световым кривым фотосинтеза отсутствуют. По неопубликованным результатам М. Б. Митиной, в «Лесу на Ворскле» отмечается некоторое увеличение светового насыщения весной у перезимовавших листьев по сравнению с предыдущим летом. Однако в Подмоскowie копытень не обнаруживает четкого сезонного различия световых кривых фотосинтеза (Малкина и др., 1970); здесь можно говорить о среднем уровне светового насыщения фотосинтеза (12 клх летом, у растений из тенистых участков леса). Для сравнения укажем, что на Украине для *Asarum europaeum* была получена цифра 8 клх (Самохвалов, 1963); возможно, имеет место увеличение теневыносливости копытня к югу, что нередко указывается и для других видов.

Очень интересный пример динамики световых характеристик фотосинтеза у вида с зимующими листьями представляет североамериканский лесной двулетник *Hydrophyllum appendiculatum*, который на протяжении онтогенеза испытывает вначале затенение (первое лето), затем осветление (весна после перезимовки) и вновь затенение (второе лето). Соответственно световое насыщение фотосинтеза вначале составляет около 11 клх, затем поднимается до 27 клх, и вновь падает до 8—15 клх (Morgan, 1971).

В литературе есть еще ряд примеров сезонной динамики световых кривых фотосинтеза у одного и того же лесного вида (Sparling, 1967; Koyama a. Kawano, 1973), или в связи с сезонной экологической нишей разных видов. Так, в листопадных лесах в районе оз. Онтарио светолюбивые ранневесенние эфемероиды (*Erythronium americanum*, *Allium tricoccum* и др.) имеют точку компенсации около 500 lx и световое насыщение между 10 и 30 клх. Напротив, у более поздно развивающихся теневыносливых видов с летней вегетацией (*Polygonatum pubescens*, *Dryopteris spinulosa*, *Maianthemum canadense* и др.) точка компенсации лежит около 200 lx, а световое насыщение — около 2,5 клх. Выделена также промежуточная группа «полутеневыносливых» видов, начинающих вегетацию в период резкого падения освещенности и отмирающих в течение лета (*Sanguinaria canadensis*, *Podophyllum peltatum*, *Dentaria diphylla* и др.) (Sparling, 1967).

Среди других возможных причин, влияющих на сезонную динамику фотосинтеза лесных растений, очевидно, можно указать изменение температурной зависимости фотосинтеза. По нашим данным, у *Aegopodium podagraria* весной температурный коэф-

коэффициент фотосинтеза (Q_{10}) несколько выше по сравнению с летом (соответственно 1,6 и 1,1), что позволяет растениям эффективнее использовать весной даже небольшие повышения температуры. У других дубравных видов фотосинтез летом также слабо зависит от температуры (в дневные часы солнечных дней он мало изменяется в диапазоне 18—25°). Это же отмечали и другие авторы (Kaben, 1951; Койама а. Kawano, 1973). То обстоятельство, что фотосинтез при повышении температуры меняется мало, а дыхание, имеющее Q_{10} равное 2,5, быстро растет, Кабен считает одной из возможных причин летнего отрицательного баланса углекислоты у лесных трав.

Возможно, по причине широкой термостабильности летнего фотосинтеза нам не удалось при полевых измерениях обнаружить четкой сезонной смены температурных оптимумов фотосинтеза у летневегетирующих растений, хотя нет сомнения в том, что в начале вегетации температурный фон ассимиляции значительно ниже, чем летом. Можно лишь говорить в целом, при сравнении разных феноритмотипов, о более низких оптимумах фотосинтеза у растений с ранней вегетацией. Так, для эфемероидов они лежат около 20—22° у *Scilla sibirica* (Горышина, 1969), около 15° у *Anemone nemorosa* (Lundegårdh, 1957), около 10° у *Ficaria verna* (Murdack, 1935). У летневегетирующих видов наибольшие величины фотосинтеза в летние месяцы отмечались при 27—30°; но по полевым измерениям трудно судить о действительности более высоких температур, так как в природных условиях они обычно сопровождаются засухой, снижающей фотосинтез.

Фотосинтез и теневыносливость

Принятое в экологии разделение растений на светолюбивые и теневыносливые в применении к дубравным травам встречает ряд затруднений.

В самом деле — светолюбие или теневыносливость характеризуют такие виды, как сныть, медуница, осока волосистая, копытень и др.? В работах, где просто констатируется присутствие этих растений в травяном покрове тенистых широколиственных лесов (геоботанические описания, фенологические исследования смены аспектов), они без колебаний причисляются к тенивым; нередкий термин в применении к ним — «летнее теневое широколистное». Они же часто служат примером и теневой структуры листа, и общего облика лесных теневых мезофитов. Низкий уровень фотосинтеза, измеренного летом, иногда также считается «теновой» чертой.

С другой стороны, детальное знакомство с ассимиляционной деятельностью показывает, что в начале вегетации большинство длительновегетирующих растений лесостепных дубрав ведут себя, как светолюбивые. Это видно и по условиям освещенности,

к которым приурочен наиболее активный фотосинтез, и особенно — по описанной выше сезонной динамике основных параметров световой кривой фотосинтеза (высоким точкам компенсации и высокому плато светового насыщения фотосинтеза в начале вегетации).

Этот двойственный характер растений лиственных лесов продолжает вызывать затруднения в трактовке их отношения к свету. Пример тому — недавняя работа Койама и Кавано (Койама а. Kawano, 1973) по экологии лесного растения *Maianthemum dilatatum*, где авторы сталкиваются с сочетанием явно «световых» черт весной и типично «тенивых» — летом.

Очевидно, можно трактовать этот меняющийся характер светолюбия, как сезонную смену «светолюбивой» и «тенивыносливой» фаз, как это делает М. Б. Митина (1969) по отношению к *Aegopodium podagraria*. Но, с нашей точки зрения, это явление следует рассматривать шире: если теневыносливость понимать не в узко физиологическом плане, т. е. как способность фотосинтезировать при низкой интенсивности света, а как способность жить в затененных местообитаниях, то кажущееся противоречие в характере дубравных трав устраняется. Без сомнения, по способности существовать и доминировать в нижних ярусах весьма тенистых лесов дубравные растения — теневыносливые, но теневыносливость достигается у них особым путем.

Известно, что возможность жизни растений под пологом тенистых лесов обеспечивается комплексом анатомо-морфологических и физиологических адаптаций (см. их обзор у Цельникер, 1968). В основном они направлены на обеспечение достаточно продуктивного фотосинтеза при весьма слабой интенсивности света и, следовательно, реализуются при одновременном функционировании ассимилирующего аппарата затененных растений нижних ярусов и затеняющих их древесных пород. Но, кроме того (как отмечено в той же сводке), для растений листопадных лесов существует еще одна возможность адаптации к недостатку света. Она обусловлена тем, что в таких лесах затенение — фактор временный, действующий лишь в течение определенного отрезка года; в связи с этим для травянистых растений появляется возможность временной регуляции фотосинтетической деятельности таким образом, чтобы основной период ассимиляции не совпадал с периодом сильного затенения. Этот путь «борьбы» с затенением и использован летневегетирующими дубравными травами (по существу, лучше говорить не о «борьбе», а о «бегстве» от тени в иную сезонную нишу, подобно тому, как пустынные эфемероиды «убегают» от сухости путем перенесения вегетации на влажный период). Эффективность этого пути кроме всего изложенного в этой главе иллюстрируется еще и тем, что травянистые растения лиственных лесов обычно более теневыносливы, чем вечнозеленых хвойных,

где они не имеют возможности сезонной регуляции фотосинтеза (Цельникер, 1968). По этой же причине, очевидно, травянистые растения в широколиственных лесах Подмосковья оказываются более теневыносливыми, чем подрост древесных пород, у которого отсутствует интенсивная весенняя ассимиляция (Малкина, 1969).

Степень теневыносливости у разных феноритмотипов зависит от возможности использования весенней световой фазы. В этом плане весьма интересно сравнить распространение травянистых растений в участках леса с разной освещенностью. Как нами было показано ранее (Горышина и Митина, 1974), в местах с наиболее глубокой летней тенью (500—700 lx в солнечный полдень) на границах с мертвопокровными ассоциациями встречаются лишь виды феноритмотипов III—IV (см. рис. 1) — сныть, осока волосистая, ясменник, фиалка приятная и др. Поскольку они имеют наиболее высокий весенний фотосинтез, обеспечивающий почти всю годовичную продуктивность (см. рис. 23), то самое сильное летнее затенение становится для них практически безразличным.

И наоборот, в осветленных местах (близ полей и дорожек, в «окнах» на месте выпавших старых деревьев и т. д.) обычно преобладают виды феноритмотипа V (см. рис. 1) — норичник, колокольчики, злаки, чистец лесной, предпочитающие освещенность порядка 4—5 klx в полдень. Так как в связи с более поздним началом вегетации они лишены возможности интенсивного фотосинтеза в световую фазу, а летний фотосинтез в сильном затенении явно не может обеспечить необходимую продуктивность этого феноритмотипа, растения повышают «выход» фотосинтеза тем, что поселяются на сравнительно более освещенных местах под пологом леса, т. е. по необходимости оказываются менее теневыносливыми.

Таким образом, в целом, летневегетирующие растения лесостепных дубрав являются теневыносливыми, и тем в большей степени, чем более «светолюбивыми» они выступают по фотосинтетическим показателям в весенне-раннелетнюю «зону комфорта». Иными словами, светолюбие в начале вегетации — необходимое условие общей теневыносливости травянистых растений дубового леса.

Фотосинтез и продуктивность

На основании приведенных данных можно заключить, что при всем разнообразии фенологического развития, величин фотосинтеза и его сезонных ритмов, динамики образования надземной фитомассы и отложения резервов среди травянистых растений лесостепной дубравы можно различить три основных типа

сезонной структуры продуктивности. Первый тип, к которому принадлежат ранневесенние эфемероиды, благодаря особой сезонной позиции целиком успевает осуществить всю ассимиляционную работу и сформировать фитомассу в световую фазу. Проблему существования в тенистых лесах эфемероиды решают таким образом, что они не встречаются во времени с затенением, переживая теневую фазу в состоянии покоя.

Второй тип — сныть и сходные с ней по ритму фотосинтеза виды (в том числе и с зимующими листьями) при длительном вегетационном сезоне имеет короткий период активной ассимиляции и интенсивного формирования фитомассы. Эти «эфемероидные» черты в сезонной структуре продуктивности сближают второй тип с первым: действительно, все различие между ними состоит в том, что у ранневесенних эфемероидов при наступлении теневой фазы вегетация кончается и наступает состояние покоя, а виды типа сныти переходят к длительному непродуктивному «прозябанию». Правда, ростовые процессы в это время не прекращаются; выше уже упоминалось, что О. В. Смирновой (1966) в Подмосковье, а В. А. Чижиковой (неопубликованные данные) в «Лесу на Ворскле» было показано, что во второй половине вегетации у многих дубравных трав идут процессы новообразования подземных органов (корней и корневищ). Однако размеры этих процессов очень ограничены. Так, у сныти за лето образуется около 30 кг/га подземной массы (сухой вес), что составляет всего около 4% общего годовичного прироста фитомассы. Очевидно, этот небольшой расход частично покрывается тем весьма слабым фотосинтезом, который идет в летние месяцы, частично же возможно новообразование подземных органов и за счет продуктов весеннего фотосинтеза, отложенных в запас, — своеобразная «перекачка» продукции благоприятного периода в период неблагоприятный.

Сравнение расчетной продукции фотосинтеза и реально учтенной фитомассы показало, что и у эфемероидов, и у «ранних» летневегетирующих видов первая величина намного превышает вторую. Причиной этого кроме весьма ориентировочного способа расчета служит то, что осталась неучтенной часть продукции фотосинтеза, расходуемая на дыхание подземных органов и ночное дыхание листьев; кроме того, не учтены процессы естественного отмирания части фитомассы в течение вегетации, а также потребление растительной массы фитофагами.

Однако следует подчеркнуть, что степень сходимости теоретической и реальной продукции фитомассы весьма различна у разных феноритмотипов: около 70% у ранневесеннего эфемероида *Scilla sibirica* и около 40% у летневегетирующей сныти. Очевидно, во втором случае, при длительной летней вегетации в теплое время года, расходы на дыхание поглощают гораздо более значительную долю ассимилятов, чем у эфемероидов с короткой вегетацией, длительным летним покоем и зимним под-

снежным развитием. Таким образом, можно предположить, что продукция фотосинтеза у эфемероидов в большей степени расходуется на образование фитомассы, чем у летневегетирующих видов.

Третий тип сезонной структуры продуктивности — это растения с поздним началом вегетации (феноритмотип V), не захватывающие светлую фазу и имеющие небольшой, но устойчивый фотосинтез в течение всей теневой фазы. Поскольку продукция фотосинтеза сразу же расходуется в этом случае на образование фитомассы, цветение и плодоношение, у этого типа в наибольшей степени наблюдается совпадение сезонных ритмов фотосинтеза и фенологического развития (понимая последнее в широком смысле и включая в него и формирование фитомассы).

Какой же из этих трех типов является более «выгодным» для существования растений в травяном покрове лесостепной дубравы?

Выше мы уже подчеркивали, что наибольшая теневыносливость летневегетирующих растений под пологом лесостепной дубравы отмечается у феноритмотипов III—IV, т. е. у растений со вторым типом сезонной структуры продуктивности. В этом плане с большой долей условности можно говорить и о теневыносливости растений первого типа — эфемероидов и гемиефемероидов, которые решают проблему теневыносливости тем, что просто не встречаются (или почти не встречаются) во времени с затенением. Но мы предпочитаем не лишать понятие теневыносливости прямого смысла и все же относить его к таким растениям, надземные части которых действительно подвергаются затенению.

При сравнительной оценке эффективности того или иного типа сезонной структуры продуктивности следует остановиться еще и на таком важном критерии, как фитоценотическая позиция растений и их роль в формировании травостоя. На основании материалов по геоботанической характеристике основных ассоциаций дубравы «Лес на Ворскле» (Максимов, 1939; Нешатаев и др., 1967; Нешатаев и др., 1974) можно утверждать, что два первые пути адаптации сезонного хода фотосинтеза и накопления резервов являются несравненно более успешными, чем третий, поскольку именно они обеспечивают массовое развитие и доминирование в травостое весной пролески сибирской, хохлатки и других эфемероидов, а летом — сныти, осоки волосистой; с ними же связана частая встречаемость таких обычных дубравных видов, как медуница, копытень, ясменник и др., нередко выступающих в роли содоминантов. Об этом говорят не только данные визуальных оценок при геоботанических описаниях, но и количественная оценка надземной и подземной фитомассы разных видов, подтверждающая резкое преобладание в траво-

стое видов, использующих для наиболее продуктивного фотосинтеза две начальные фазы в развитии лесного ценоза — светлую и переходную.

О некоторых географических различиях фотосинтеза в травяном покрове листопадных лесов

Различия в сезонных ритмах вегетации травянистых растений листопадных лесов западных и восточных районов Европейского континента, описанные выше (гл. I), дают основание полагать, что не в меньшей степени у них должны различаться и сезонные ритмы фотосинтеза, тесно связанные как с динамикой условий под пологом леса, так и с сезонным развитием ассимилирующей поверхности лесных трав. К сожалению, в литературе очень мало необходимых сведений, поскольку при из-

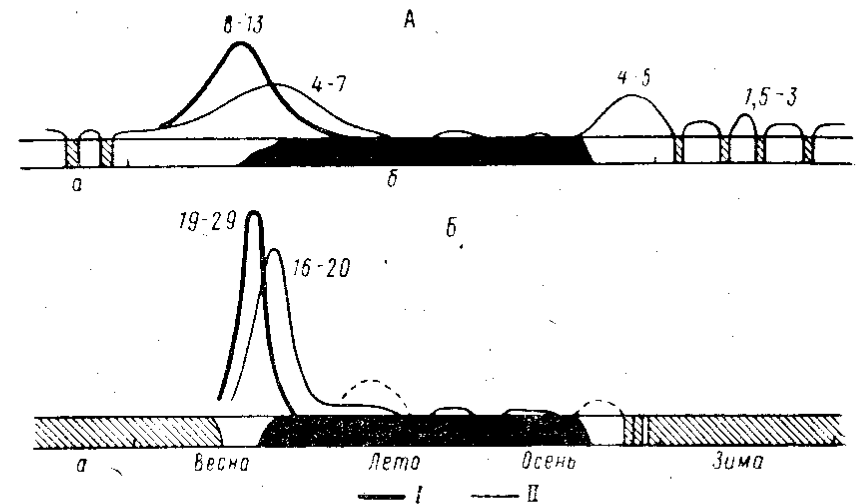


Рис. 27. Схема сезонного хода фотосинтеза под пологом листопадного леса.

А — Западная Европа, Б — Восточная Европа. I — эфемероиды, II — летневегетирующие виды: а — снежный покров или снегопады, б — летнее затенение. Арабские цифры — величины фотосинтеза в $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$; прерывистой линией показаны раннелетние и осенние подъемы фотосинтеза в отдельные годы.

мерениях фотосинтеза лесных растений очень редко прослеживается весь его сезонный ход. Ниже сделана попытка на основе немногих имеющихся данных схематически сопоставить величины и длительность фотосинтеза у травянистых растений западноевропейских и восточноевропейских дубрав (ранневесенних эфемероидов и летневегетирующих видов, без более подробного разделения последних на феноритмотипы).

Как видно из рис. 27, в Западной Европе у эфемероидов согласно данным ряда исследователей (Mudrack, 1935; Spaning, 1941; Löhr, 1952; Bethke e. a., 1965), фотосинтез длится в течение всего их вегетационного периода (около двух месяцев), но наибольшей величины достигает во второй половине вегетации. Для летневегетирующих видов здесь характерно раннее начало фотосинтеза соответственно раннему возобновлению развития весной. Интенсивность фотосинтеза достигает довольно значительных величин ($4-7 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$) в световую фазу, а затем, в теневую фазу, падает ниже точки компенсации. По данным цитированных авторов, такой сезонный ход отмечен у многих видов: *Fragaria vesca*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*, *Hypericum perforatum*, *Convallaria majalis*, *Viola silvatica*, *Dryopteris filix-femina*.

Некоторые лесные виды используют для фотосинтеза и осеннее освещение после листопада. Так, у *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum* и других растений, по мнению Лундегорда (Lundegårdh, 1957), осень является главным ассимиляционным периодом, и потому он относит их к «осенним видам». У зимне-зеленых растений в течение всей зимы возможна довольно заметная ассимиляция, прерываемая лишь кратковременными снегопадами. Такие данные получены, в частности, для зеленчука *Galeobdolon luteum* (Kaben, 1959); любопытно, что у этого вида при почти круглогодичном фотосинтезе «нерабочими» являются лишь... два летних месяца — июль и август, когда затенение травяного покрова достигает максимума.

В восточноевропейских дубравах сезонная динамика фотосинтеза травянистых растений выглядит совсем по-другому в связи с более поздней и быстрой весной, быстрым облиствением древесных ярусов и описанными выше летними засухами. У эфемероидов активный фотосинтез начинается сразу же после снеготаяния и быстро достигает максимума. В связи с краткостью наземной вегетации и неустойчивостью весенней погоды вся ассимиляционная работа выполняется фактически всего за несколько солнечных дней. У летневегетирующих видов период активной ассимиляции ограничивается весенне-ранне-летним светлым периодом, гораздо более коротким по сравнению с лесами Западной Европы. Лишь в отдельные годы, при особо благоприятном сочетании условий увлажнения и температуры, фотосинтез может заметно подниматься и в начале теневой фазы (см. рис. 27). Осенний фотосинтез весьма незначителен или отсутствует совсем. Виды с зимующими листьями (*Carex pilosa*, *Asarum europaeum* и др.) из-за снежного покрова, естественно, лишены возможности зимней ассимиляции, хотя и сохраняют способность фотосинтезировать при оптимальных температурах (Генкель и Литвинов, 1930). Перед летнезелеными видами они имеют лишь то преимущество, что их перезимовавшие листья, как было показано выше (см. рис. 23, г),

начинают фотосинтезировать сразу же после снеготаяния, еще до развертывания листьев новой генерации.

В соответствии с характером сезонного хода фотосинтеза у лесных травянистых растений Западной и Восточной Европы различается и его интенсивность. Как правило, отмечается в известной мере обратная пропорциональность между длительностью световой фазы и величиной ассимиляции. Это относится и к эфемероидам, и к летневегетирующим видам. На схемах рис. 27 это различие выражено разной высотой весеннего пика фотосинтеза и иллюстрируется примерами максимальных величин фотосинтеза, взятых из работ цитированных выше авторов. Отметим попутно, что и у растений североамериканских лиственных лесов, где также отмечаются сравнительно медленные темпы развития и нарастания фитомассы (Struik, 1965), величины фотосинтеза (по данным Sparling, 1967) весьма близки к известным в литературе для западноевропейских лесов.

Обращает на себя внимание разная степень согласованности ритмов ассимиляции и фенологических ритмов у лесных растений в разных районах. Осеннее отращивание и рост листьев на западе Европы вполне оправданы, так как они обеспечивают осеннюю ассимиляцию после листопада древесных пород (а у зимующих видов — и зимнюю). В наших же дубравах массовое образование ассимилирующей поверхности осенью, очевидно, представляет напрасную трату фитомассы, поскольку осенний фотосинтез отсутствует и отросшие листья большей частью гибнут во время перезимовки; следовательно, в сезонном развитии многих лесных травянистых растений не наблюдается той заблаговременности в подготовке к неблагоприятному периоду, которая составляет характерную черту сезонной ритмики других обитателей умеренных широт (листопад деревьев и кустарников, диапауза пойкилотермных животных и т. д.). В этом случае сезонный ход фотосинтеза более соответствует динамике экологического фона, чем ритм развития ассимиляционного аппарата. Не является ли это свидетельством сравнительно недавнего существования нынешних неморальных видов в восточноевропейских лесах по сравнению с западными и не застаем ли мы сейчас тот этап, когда уже произошла адаптация физиологическая, но еще не завершилась адаптация фенологического ритма?

Приведенные в настоящем обзоре материалы представляют интерес для сравнительной оценки полученных нами данных на общем фоне всего ареала листопадных лесов. Очевидно, наблюдавшиеся нами в «Лесу на Ворскле» краткие, но высокие весенние пики фотосинтеза травянистых лесных растений, соответствующие «взрывному» характеру весны в лесостепной зоне, оказываются скорее исключением, чем правилом, — своеобразным «окраинным явлением» по отношению к обширной области распространения листопадных лесов, в которой преобладают океанический климат и замедленные ритмы развития и фото-

синтеза. Уплотненная до предела вегетация ранневесенних эфемероидов и весьма сжатый весенне-раннелетний продуктивный период у длительно вегетирующих видов могут считаться для лесных растений показателями своего рода крайних условий, ибо чрезмерная краткость благоприятного периода не в меньшей степени затрудняет существование растений, чем повышенная напряженность отдельных факторов в течение всей вегетации.

Дыхание

Дыхание лесных трав исследуется еще реже, чем фотосинтез, хотя нет сомнений в ценности сведений об этой важной стороне газообмена растений, особенно в естественной обстановке, в условиях своеобразной экологической ниши лесного напочвенного покрова. В литературе имеются лишь довольно скудные сведения о дыхании отдельных лесных травянистых видов *Asarum europaeum* и *Asperula odorata* (Pisek и Knapp, 1959; Czopek, 1967), орхидных североамериканских лиственных лесов (Rosenstock, 1956), японского лесного вида *Maianthemum dilatatum* (Koyama и Kawano, 1973), некоторых травянистых растений тропических дождевых лесов (Löhr и Müller, 1968). Дыхание ранневесенних эфемероидов лесостепных дубрав исследовано нами в серии предыдущих работ (Горышина, 1969б).

В настоящей работе темное дыхание листьев исследовалось как один из важнейших показателей жизнедеятельности растений, в связи с фотосинтезом и сезонным развитием растений. Определение дыхания проводилось частично в естественной обстановке, на месте произрастания растений, с помощью колориметрического метода Чатского и Славика для измерения фотосинтеза (в некотором видоизменении). Но основным изучаемым показателем служила так называемая «дыхательная способность» (Семихатова, 1968) — интенсивность дыхания, определенная в лаборатории манометрическим методом (Семихатова и Чулановская, 1965) при стандартной температуре (в нашей работе при 20°).¹ Этот показатель для экологических исследований является весьма информативным, поскольку он дает возможность проследить изменения дыхания в естественных условиях, отражающие влияние динамики влажности, температуры и других факторов, а также уловить эндогенные сезонные колебания дыхания. Вместе с тем, этот показатель, полученный в постоянных, близких к оптимальным условиям, свободен от случайных влияний неодинаковых температурных условий опыта, что часто бывает при измерениях «ситуационного» дыхания

¹ Величины «дыхательной способности», измеренные при 20°, оказались весьма близки к интенсивности дыхания этих же видов, полученной при измерениях в лесу методом Чатского и Славика при 23—25°.

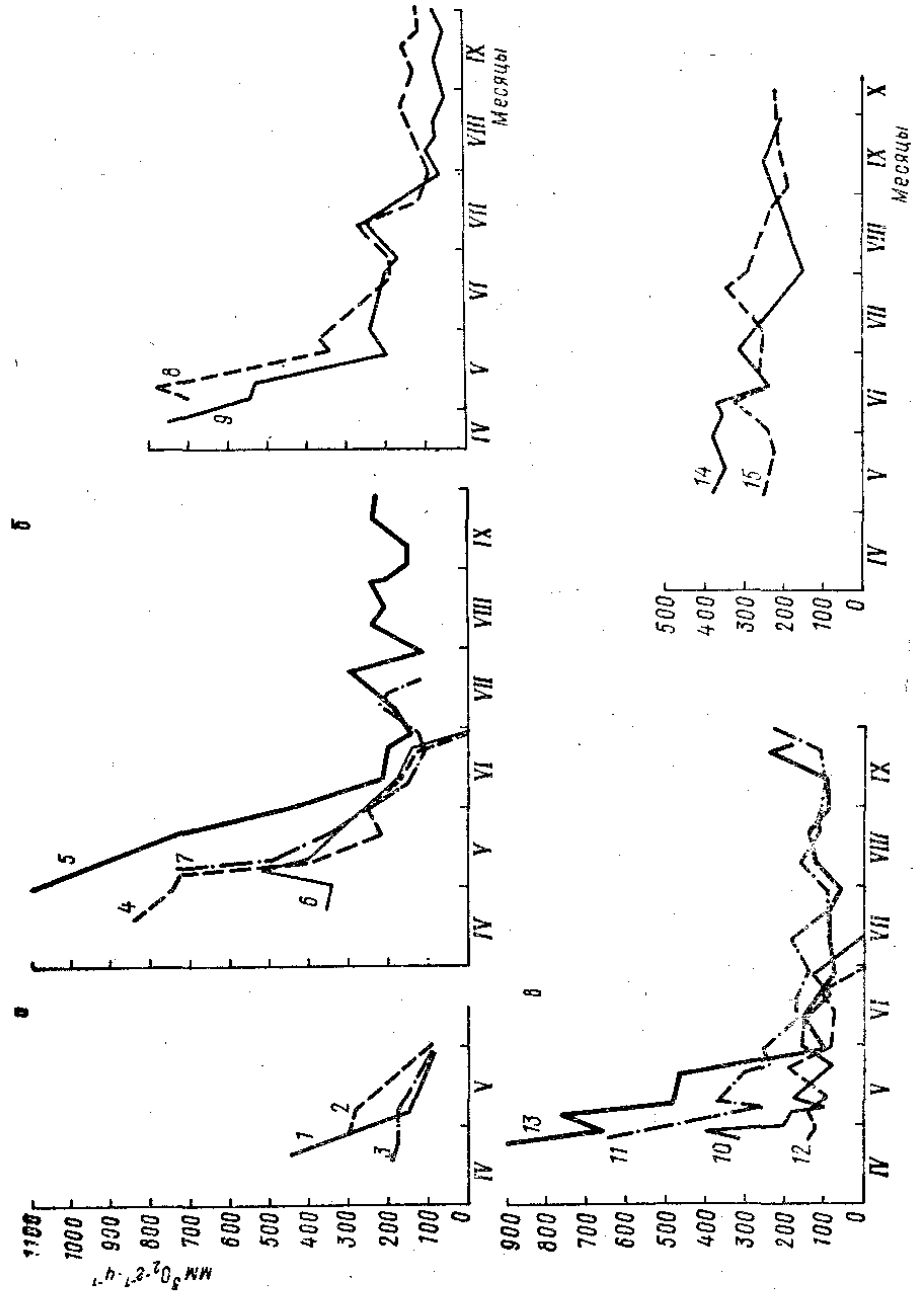


Рис. 28. Сезонный ход дыхания травянистых растений лесостепной дубравы.
 а — ранневесенние эфемероиды: 1 — *Corydalis halleri*, 2 — *Ficaria verna*, 3 — *Sedilla sibirica*; б — летние виды с ранним началом вегетации: 4 — весенние и 5 — летние листья *Aegropodium podagraria*, 6 — весенние и 7 — летние листья *Polygonatum officinale*; в — *Asperula odorata*, 9 — «вычужденные» виды: 8 — молодые листья *Asarum europaeum*, 10 — прошлогодние перезимовавшие и 11 — молодые листья *Asarum europaeum*; г — летние виды с поздним началом вегетации: 12 — *Carex pilosa*, 13 — *Scrophularia nodosa*, 14 — *Scrophularia trachelium*, 15 — *Campanula trachelium*.

в природной обстановке. (Далее вместо термина «дыхательная способность» мы будем употреблять термин «дыхание».)

Мы пользовались отрезанными листьями как при лабораторных, так и при полевых определениях, учитывая указания ряда авторов о сходстве дыхания интактных и отрезанных листьев. Измерения дыхания проводились в течение всего вегетационного сезона. На рис. 28 представлены кривые, отражающие сезонную динамику дыхания.

Общий уровень дыхания в целом можно считать сходным у растений с разным типом сезонного развития. Все они обнаруживают также и сходную сезонную динамику интенсивности дыхания: крутой подъем кривой весной, в начале вегетации, и затем быстрый спад и пониженный уровень дыхания в течение всего остального лета. Поскольку 1969 год, когда проводились определения, был хорошо обеспечен влагой и сезонный ход содержания воды в листьях был достаточно ровным, то расчет интенсивности дыхания на единицу сырого или сухого веса дал весьма сходные сезонные кривые.

У эфемероидов с кратким периодом вегетации сезонная кривая дыхания, естественно, сильно сжата. Отметим, что дыхание эфемероидов исследовалось соответственно их природной экологической нише при более низкой температуре (15°), чем для остальных видов; отсюда и более низкие, на первый взгляд, величины дыхания на начальных фенофазах. Если же ввести соответствующую температурную поправку, приведя эти цифры к 20° по температурной кривой дыхания эфемероидов (Горышина, 1969б), то мы получим величины дыхания порядка $300 \text{ мм}^3 \text{O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ для пролески и около $400\text{--}500 \text{ мм}^3$ для остальных эфемероидов, т. е. примерно того же уровня, что и у летневегетирующих видов.

Наиболее высокая интенсивность дыхания обнаружена в период весеннего роста у сныти (как у весенних, так и у летних листьев). Самые низкие величины дыхания отмечены летом у осоки волосистой и копытня, отличающихся более низкими показателями и других физиологических процессов (фотосинтез, транспирация). Не исключена возможность, что при расчете дыхания, как и других физиологических показателей, на единицу сырого веса листа для этих двух видов мы допускаем некоторое занижение в связи с большим содержанием механических тканей в единице веса их листьев. Особенно низкий уровень дыхания отмечается у перезимовавших листьев осоки и копытня по сравнению с молодыми листьями генерации текущего года. При этом еще следует учесть, что содержание воды в листьях разных генераций весьма неодинаково (см. с. 55), так что при расчете дыхания на единицу сухого веса разница оказывается еще более значительной. Резкое снижение дыхания зимующих листьев наступает еще зимой, как было показано на примере *Asarum europaeum* и *Hepatica nobilis*, причем и летом, и зимой измерения

дыхания проводились при одной и той же температуре (Pisek и Кнарр, 1959).

Характер сезонной кривой дыхания дубравных трав обусловлен в первую очередь динамикой процессов роста; спад дыхания приходится на период прекращения ростовых процессов или их резкого замедления (см. рис. 2). Интенсивному, но кратковременному росту лесных растений соответствует и быстрота, с которой весенний высокий уровень дыхания сменяется низким летним: иногда в течение 2—3 дней дыхание падает почти вдвое.

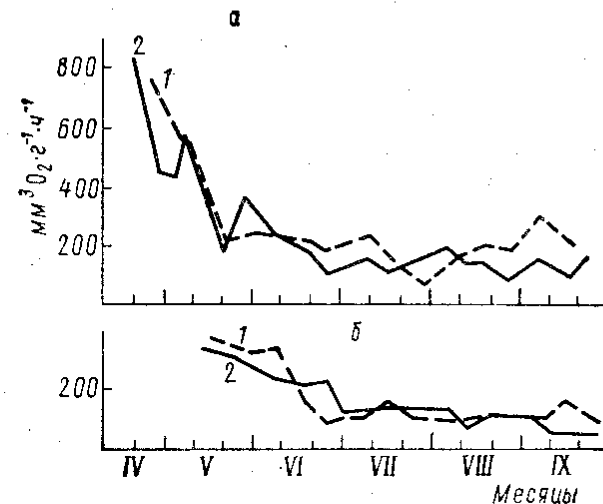


Рис. 29. Сезонный ход дыхания дубравных растений. а — «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.), 1969 г., б — Старый Петергоф (Ленинградская обл.), 1968 г.; 1 — *Stellaria holostea*, 2 — *Glechoma hirsuta*.

Сезонный ход дыхания хорошо также согласуется и с динамикой интенсивности фотосинтеза и образования фитомассы. Именно в конце весны — начале лета, как было показано в гл. I, в травяном покрове идет наиболее быстрое нарастание фитомассы, т. е. интенсивный синтез сложных органических соединений, требующий больших затрат энергии, а следовательно, и интенсивного дыхания. Правда, полного совпадения динамики дыхания и ростовых процессов у дубравных растений не наблюдается. Об этом свидетельствует сравнение дыхания у растущих листьев сныти и медуницы одинакового онтогенетического возраста, но разных сезонных генераций — весенней и осенней: у вторых оно значительно ниже. У медуницы, в частности, дыхание молодых осенних листьев не отличается существенно от дыхания летних, хотя у последних к началу осени уже

давно закончен рост и заметны признаки старения и увядания. У осоки и копытня перезимовавшие листья не обнаруживают весной никаких ростовых процессов, однако и у них заметен весенний подъем дыхания. С другой стороны, у будры рост ползучих побегов идет до конца июля, но падение интенсивности дыхания начинается столь же рано, как и у других видов, раньше кончающих рост.

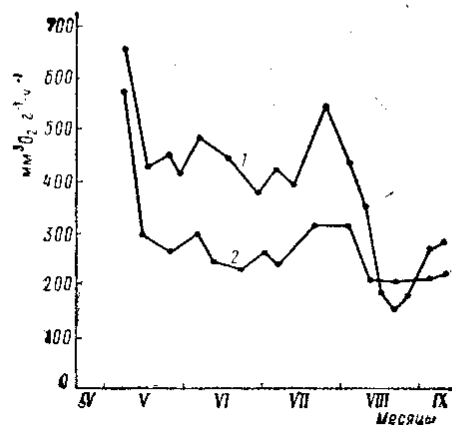


Рис. 30. Дыхание *Dactylis glomerata* в различных местообитаниях. 1 — на лесной поляне, 2 — в дубовом лесу.

В этом плане весьма примечательны описанные нами ранее (Горышина, 1970) географические различия сезонного хода дыхания у одних и тех же неморальных видов. В условиях более медленной и растянутой весны на Северо-Западе СССР (Ленинградская область), где процессы роста и фотосинтеза идут в более замедленном темпе, чем в лесостепной дубраве, отсутствует резкий выраженный весенний пик дыхания, а его величины в начале вегетации гораздо ниже (рис. 29). Интересно также, что у лесных растений, выросших в освещенных местообитаниях, где обычно повышена интенсивность роста и фотосинтеза, отмечается и более высокий уровень дыхания (рис. 30).

Непосредственная связь сезонной динамики дыхания с изменением того или иного фактора прослеживается у летневегетирующих дубравных видов не очень четко. Можно отметить несколько «всплесков» сезонной кривой 1969 г. (см. рис. 28), общих для всех видов, в связи с подъемом температуры в июне — июле 1969 г. Этот факт интересен в методическом отношении и подтверждает высказанную О. А. Семихатовой (1968) мысль о том, что «дыхательная способность», хотя и измеряется всегда при одной и той же температуре, но испытывает колебания, отражающие в качестве последствия изменения температуры в естественных условиях.

Что касается связи дыхания с условиями увлажнения (динамикой влажности почвы и воздуха), то в 1969 г. ее было трудно обнаружить, поскольку лето было равномерно влажное и дождливое. Как было уже показано выше (гл. II), травянистые ра-

стения в этом году отличались повышенным содержанием воды в течение всего лета, поэтому было трудно уловить какую-либо зависимость интенсивности дыхания от оводненности листьев. В предыдущие годы неоднократно отмечалось снижение дыхания в течение засушливых периодов во второй половине вегетационного сезона у растений, перенесших потерю тургора и завядание; после периода дождей обычно вновь наблюдался подъем дыхания. Это явление было отмечено при измерениях дыхания как непосредственно на месте произрастания, так и в лабораторных условиях. Оно наиболее заметно у видов, быстрее других теряющих тургор при засухе (но и быстрее оправляющихся после дождей), — сныти и медуницы. Совсем не выражена реакция на засуху у видов, более стойких к завяданию, — осоки волосистой и копытня.

Зависимость дыхания дубравных растений от температуры изучалась в опытах с термостатированием ванны в аппарате Варбурга при разных температурах. Рис. 31 показывает, что повышение дыхания с температурой более или менее одинаково у растений разных феноритмотипов (исключение составляет лишь медуница, дыхание которой весьма сильно возрастает при высокой температуре). Обращает на себя внимание повышение температурного коэффициента дыхания с ростом температуры. Практически для растений это означает более быстрый подъем дыхания в жаркие и сухие дни, что, вероятно, отчасти способствует явлениям завядания и прекращению наблюдаемого фотосинтеза (см. с. 80).

Примечательно, что у ранневесенних эфемероидов Q_{10} в области умеренных температур значительно выше, чем у летних трав. Эта температурная адаптация дыхания дает возможность значительного увеличения интенсивности физиологических процессов даже при небольших повышениях температуры, что очень существенно для эфемероидов ранней весной.

При сравнении температурных кривых дыхания летних видов в начале вегетационного сезона (июнь) и в конце (начало сентября) не было обнаружено сколько-нибудь заметной сезонной динамики температурных адаптаций дыхания (на рис. 31 кривые для сентября не приведены из-за почти полного совпадения с июньскими).

Для оценки общего уровня дыхания видов травяного покрова полезно сравнить его с определенными в те же сроки величинами дыхания в других ярусах дубового леса (рис. 32). Максимальная интенсивность дыхания в вертикальном профиле дубового леса приходится на верхнюю часть крон I яруса. Далее вниз величины дыхания листьев снижаются, и в травяном покрове наблюдаются наименьшие цифры.

Интересно отметить, что при сравнении дыхания в дни с умеренной температурой (21—25°) и в очень жаркие и сухие дни (28—32°) у древесных пород и травяного покрова обнаружена

Глава IV. УСТОЙЧИВОСТЬ К КРАЙНИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Устойчивость к холоду

Способность растений противостоять холоду в значительной степени определяется природным температурным фоном их местообитаний, как показано во многих исследованиях (см. сводку Библия, 1965). Поэтому для оценки холодостойкости дубравных травянистых растений полезно вначале представить себе те моменты в их жизни, когда растения подвергаются действию пониженных температур.

Наиболее холодный период года дубравный травяной покров переживает под защитой мощной лиственной подстилки и снегового покрова, под которым температуры даже в наиболее морозные периоды не опускаются ниже нескольких градусов мороза. Измерения температуры под снегом и в верхних слоях почвы, сделанные в «Лесу на Ворскле» в разные годы зимой, подтверждают сравнительно мягкие условия перезимовки дубравных трав (подземных органов, почек возобновления и зимующих листьев). Особенно это существенно для «вечнозеленых» видов с регулярно зимующими листьями. Однако в изредка случающиеся бесснежные зимы может наблюдаться повреждение растений зимними морозами. Так, в бесснежную и морозную зиму 1968/69 г., когда почва в лесу глубоко промерзла, а снег выпал только в конце марта, зимующие листья осоки волосистой во многих участках леса были убиты морозами и весной полностью отмерли. Особенно это было заметно на склонах лесных оврагов, с которых сдувался снег. Листья копытня, значительная часть которых зимует под подстилкой, оказались менее поврежденными.

Начало нового вегетационного сезона для рано прорастающих видов (таких, как сныть, медуница, фиалки, будра и др.) также представляет известную опасность воздействия низких температур. Выше уже упоминалось (с. 9), что в весеннем необлиственном лесу в ясную погоду часты радиационные заморозки в ночные и предрассветные часы, когда температура воздуха на уровне травяного покрова опускается до -3 — -5° . Действие их на травяной покров особенно заметно весной, когда полог деревьев еще не играет существенной защитной роли: так, выпадение инея при утренниках происходит одинаково и в глубине леса, и на полянах (только вокруг крупных стволов — аккумуляторов тепла — он отсутствует). С началом распускания листьев на де-

противоположная реакция дыхания на повышение температуры: у первых дыхание в жаркий день заметно повышается, в то время как у травянистых растений начинает снижаться. Оче-

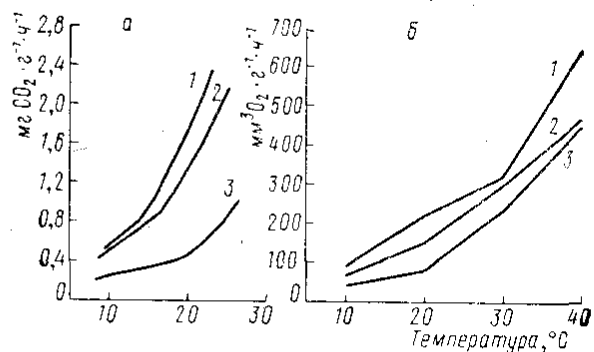


Рис. 31. Зависимость дыхания дубравных растений от температуры.

а — ранневесенние эфемероиды (полевые измерения методом Чатского — Славика, поглощение углекислоты): 1— *Corydalis halleri*, 2— *Anemone ranunculoides*, 3— *Scilla sibirica*; *б* — летневегетирующие виды (измерения манометрическим методом, выделение кислорода): 1— *Aegopodium podagraria*, 2— *Carex pilosa*, 3— *Asarum europaeum*.

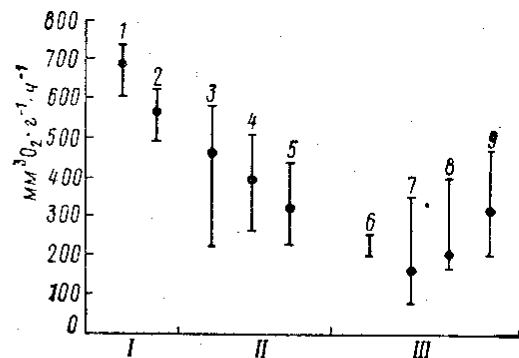


Рис. 32. Дыхание листьев в разных ярусах дубравы (по данным Фам Суан Тхака, июль 1971).

I — древесный ярус: 1— *Quercus robur*, верхняя часть кроны, 2— то же, нижняя часть кроны; *II* — подрост и подлесок: 3— *Quercus robur*, 4— *Acer platanoides*, 5— *Euonymus verrucosa*; *III* — травяной покров: 6— *Aegopodium podagraria*, 7— *Carex pilosa*, 8— *Pulmonaria obscura*, 9— *Asarum europaeum*.

видно, в последнем случае угнетение дыхания связано не только с действием температуры, но и с потерей тургора у травянистых растений в жаркие и засушливые дни (см. с. 63—64).

ревьях лес начинает играть роль «защитной шубы» — иней при заморозках выпадает только на полянах, опушках и открытых местах, а под пологом леса отсутствует. Следовательно, опасность промерзания надземных частей при весенних заморозках особенно велика для ранневесенних эфемероидов и уменьшается для более поздних видов. Тем не менее в течение наших многолетних наблюдений нам не раз приходилось отмечать ночное и утреннее промерзание травяного покрова, в тот период, когда у трав летней синузии начинается отрастание первых листьев (в конце апреля — начале мая), при уже начавшемся облиствении древесного полога.

Как уже сообщалось нами ранее (Горышина и Ковалева, 1967; Горышина, 1969б), эфемероиды без вреда переносят полное промерзание надземных частей и после оттаивания уже к 10—11 часам утра оправляются от последствий заморозка. В большинстве случаев таково же поведение и летних видов; однако нередко мы отмечали и значительные повреждения листьев (побурение, почернение, скручивание) у сныти и ясменника душистого, что служило наглядной демонстрацией меньшей холодостойкости этих видов по сравнению с эфемероидами. Р. А. Карпионовна (1973) в Подмоскovie наблюдала различие устойчивости неморальных трав к низким температурам в связи с разными сроками начала вегетации: так, растения ранней группы, отрастающие в начале апреля, выносили понижение природных температур до -6° , растения «средней» группы (конец апреля) — только до -2 — -3° .

Одна из реакций дубравных травянистых растений на низкие температуры в первые дни вегетации — интенсивное окрашивание листьев и стеблей антоцианом, придающим молодым росткам и листьям разные оттенки красноватых тонов: от розоватого до темно-пурпурового. Повышение концентрации антоциана сказывается и на окраске цветков: так в холодные дни цветки фиалки удивительной вместо бледно-сиреневых становятся лиловыми; особенно глубокие, насыщенные тона приобретают цветки будры, сочевичника весеннего, фиалки приятной и т. д.

Сопоставляя окраску листьев в разные по погодным условиям весны, можно утверждать, что появление больших количеств антоциана связано с низкой температурой. Именно в холодные, затяжные весны с большим количеством дождливых дней и заморозками в начале вегетации первые появляющиеся ростки и листья многих видов (будры, гравилата городского, лугового чая, яснотки пятнистой, вероники дубравной, зверобоя опушенного и др.) интенсивно окрашены в красные тона, в то время как в бурные и теплые весны (1962, 1964, 1973 гг.) те же виды при отрастании не имеют и следов антоциановой окраски. В первые же теплые дни антоциановая окраска проростков и молодых листьев быстро исчезает. Это исчезновение необратимо,

так как антоциан у этих же листьев не появляется вновь при повторных похолоданиях (но образуется у новых молодых листьев, отрастающих в это время). Антоцианом также бывают окрашены молодые перезимовавшие листья (образовавшиеся осенью), например у звездчатки и лугового чая.

Можно ли считать появление антоциана в растениях при низких температурах адаптивной, защитной чертой? Вопрос этот в литературе трактуется по-разному. Большинство авторов безоговорочно считает антоциан «защитным» веществом, способствующим повышению температуры растений благодаря улавливанию дополнительной радиации. Однако есть и противоположные суждения, сводящие роль антоциана к продукту обмена растений при низких температурах. Нам представляется более верным второе мнение, поскольку сами погодные условия образования антоциана (пасмурные, холодные дни, обычно в отсутствие прямой солнечной радиации) уже исключают возможность адаптивной роли этого пигмента как улавливателя солнечной радиации. Кроме того, прямые измерения температуры листьев, окрашенных антоцианом и обычных зеленых, в наших работах не показали сколько-нибудь существенной разницы, которая могла бы иметь значение для отепления растений.

В летние месяцы опасность действия низких температур для травянистых растений, естественно, уменьшается. Температура воздуха при похолоданиях в июне — июле не опускается ниже 8 — 10° .

Осенью, после листопада, наступает пора заморозков и общего понижения температуры, которое особенно существенно для молодых листьев осенних генераций. Зима в лесостепной дубраве наступает обычно не сразу, а несколькими «волнами» (начиная с конца октября — чередование похолоданий и снегопадов с короткими периодами потепления и оттепелями). В это время травянистым растениям приходится переносить неоднократно промерзание и снегопады. Например, в 1970 г. мы наблюдали, как лесные травы то полностью скрывались под снегом, то промерзали до стекловидного состояния, то вновь освобождались от снега и принимали вполне свежий и тургесцентный вид. Правда, часть листьев при этом отмирала, но весьма значительная часть осенних листьев сохраняла нормальное состояние и в таком виде уходила на зимовку под снег. Отсюда можно предположить, что осенние генерации листьев обладают достаточной холодостойкостью (или приобретают ее в процессе подготовки к зиме).

На фоне изложенного представляют интерес результаты экспериментального определения холодостойкости дубравных травянистых растений в разные отрезки вегетационного сезона. В литературе имеется несколько попыток таких определений разными методами. В большой серии работ Тилль (Till, 1956) получил данные по холодостойкости растений разных экологических

групп (в том числе травянистых растений западноевропейских листопадных лесов) методом прямого промораживания при разных температурах в течение определенного срока. Оказалось, что по сравнению с растениями микротермных местообитаний (арктических, высокогорных) лесные травы обладают весьма умеренным уровнем холодостойкости, особенно в летнее время.

В нашей работе проводилось определение точек переохлаждения и замерзания (ТПЗ), которые хотя и являются косвенными показателями холодостойкости, но хорошо отражают экологическую и сезонную специфику отношения растений к низким температурам (Горышина и Ковалева, 1967; Каку, 1964 и др.).

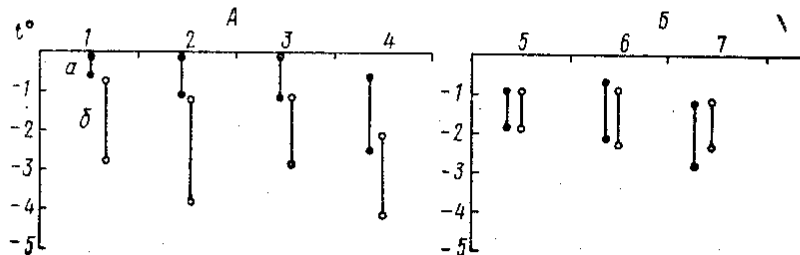


Рис. 33. Точки переохлаждения и замерзания у дубравных растений. А — ранневесенние эфемероиды, Б — летневегетирующие виды; 1— *Scilla sibirica*, 2— *Corydalis halleri*, 3— *Gagea lutea*, 4— *Ficaria verna*, 5— *Aegopodium podagraria*, 6— *Asarum europaeum*, 7— *Stellaria holostea*; а — подземные органы, б — листья. Нижняя точка — температура переохлаждения, верхняя точка — температура замерзания.

Как показано на рис. 33, ТПЗ надземных частей травянистых растений летней синусии гораздо выше, чем у ранневесенних эфемероидов, в соответствии, очевидно, с их меньшей холодостойкостью. Интересно отметить, что ТПЗ у надземных и подземных органов летних видов одинаковы, в то время как у эфемероидов более низкие ТПЗ у листьев, чем у подземных частей, отражают неоднократно переносимые ими заморозки.

Холодостойкость лесных травянистых видов, как было показано в работах под руководством В. Я. Александрова (Александров и др., 1964), не остается постоянной в течение года, но изменяется в довольно близком соответствии с годичным ходом температуры местообитания. В этом плане дубравные травы подчиняются общей закономерности, подтвержденной для различных травянистых и древесных видов (см. сводку Библия, 1965).

Интересно, что у «вечнозеленого» копытня холодостойкость зимующих листьев гораздо выше, чем у этих же листьев летом, но в общем весьма умеренна, соответственно мягким условиям зимовки в лиственном лесу.

Устойчивость к высоким температурам

Находясь под защитой лесного полога, травянистые растения лесостепной дубравы редко испытывают сильное нагрева-

ние. Можно назвать лишь две ситуации, когда температура их листьев более или менее значительно превышает температуру окружающего воздуха. Одна из них — в весеннюю световую фазу, когда в ясные и безветренные дни температура воздуха в напочвенном покрове дубравы поднимается до 24—25°, но слишком сильному перегреву листьев в такие дни препятствует их интенсивная транспирация (см. с. 44). Другая ситуация — нагревание листьев на солнечных бликах в жаркие и засушливые летние дни, когда повышению температуры листа способствует как высокая температура окружающего воздуха (до 30—32°) под пологом леса, так и резкое снижение транспирации в засуху, следовательно, «выключение» ее охлаждающего действия. В такие дни температура листьев на солнечных бликах может достигать у травянистых растений 34—35°. Но это нагревание весьма непродолжительно в силу подвижности солнечных бликов в травяном покрове. Таковы крайние пределы нагревания листьев травянистых растений под пологом дубравы. Обычно же температура их в глубокой тени не отличается (или почти не отличается) от температуры окружающего воздуха, как было показано нами ранее (Горышина и Нешатаев, 1974).

Из изложенного видно, что крайние верхние температуры, испытываемые растениями под пологом дубового леса, относительно невелики по сравнению с нагреванием растений на открытых местообитаниях: так, в «Лесу на Ворскле» на остепненных склонах в умеренно жаркие дни (25—27°) мы наблюдали нагревание листьев у суккулентов (молодила и очитка) до 45—48°. (Напомним, что для пустынных афилльных кустарников и суккулентов в литературе указаны цифры порядка 50—60°.)

Жаростойкость травянистых растений широколиственных лесов, а также растений других местообитаний исследовалась в работе Заппер (Sapper, 1935). Оказалось, что лесные травы имеют весьма умеренную устойчивость к нагреву. При получасовом прогревании во влажной камере *Aegopodium podagraria*, *Geranium robertianum* выносили температуру не выше 41,5—42,5° и были близки по устойчивости к водным растениям (38,5—42,5°) или к ярко выраженным сциафитам еловых лесов типа *Oxalis acetosella* (40,5°), в то время как виды открытых и сухих местообитаний без труда выносили 48—50°.

Любопытно, что у дубравных видов летней синусии способность переносить высокие температуры ниже, чем у ранневесенних эфемероидов, подвергающихся в природных условиях гораздо меньшей опасности перегрева и снижения транспирации. Это было показано экспериментально как для западноевропейских эфемероидов (Sapper, 1935), так и для ранневесенних растений лесостепных дубрав (Горышина и Ковалева, 1967). Значение этого большого «запаса» жаростойкости у микротермных эфемероидов пока неясно.

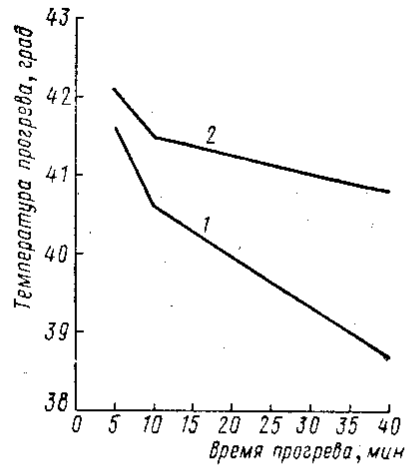


Рис. 34. Устойчивость листьев *Aegopodium podagraria* к нагреву (данные Н. Л. Фельдман и М. И. Лютовой, «Лес на Ворскле», 1966 г.).

1 — весенние листья, 2 — летние листья.

ман и Каменцева, 1966). Соответственно оказалась различной устойчивость фотосинтеза и дыхания двух сезонных форм листьев этого вида к высокой температуре: так, температура, при которой дыхание снижается на 50%, для летних листьев на 3° выше, чем для весенних (Каменцева, 1969). Такое различие вполне соответствует общему различию температурного фона весной и летом. Очевидно, это явление того же порядка, что и различие теплоустойчивости у растений близких видов с разными сроками вегетации (Фельдман, 1964).

Отметим попутно, что приведенные величины теплоустойчивости на клеточном уровне для дубравных трав весьма невысоки по сравнению с известными в литературе данными для растений аридных местообитаний. Так, для пустынных злаков приводятся величины до 50—52° (Язкулыев, 1964 и др.).

Судя по приведенным величинам холодо- и жаростойкости, температурные пределы жизнедеятельности летних дубравных трав уже, чем у других экологических групп травянистых растений этих же широт (ранневесенних эфемероидов или травянистых видов открытых местообитаний). Сравнительно узкие температурные границы целиком соответствуют экологической нише в нижнем ярусе леса, хорошо защищенной во все сезоны года от резких колебаний температуры.

Сезонная динамика устойчивости листьев сняты к нагреву была показана Н. Л. Фельдман и М. И. Лютовой путем сравнения реакции листьев различных сезонных генераций на прогревание (здесь критерием, как и в цитированных выше работах по холодостойкости на клеточном уровне, служила температура, останавливающая движение протоплазмы). Как видно на рис. 34, жаростойкость весенней генерации листьев сняты (конец апреля) оказалась ниже, чем у летних листьев в июле, что хорошо отражает динамику температурных условий в травяном покрове в течение вегетационного сезона. Аналогичное явление было отмечено для весенних и летних листьев медуницы: у первых показатель устойчивости составил 42,5°, у вторых — 44,1° (Фельд-

Экологический характер растений, обитающих в лесном травяном покрове, складывается под влиянием сложного переплетения современных условий и наследственной природы растений, отражающей условия формирования видов в прошлом. Зональные климатические влияния имеют весьма существенное значение; они определяют такие особенности лесных растений, как общий уровень их теплолюбия или холодостойкости, способ перезимовки, продолжительность вегетационного периода и его отдельных этапов и т. д. Но, пожалуй, гораздо более действенным фактором, формирующим весь образ жизни растений в лесном напочвенном покрове, является влияние верхних ярусов лесного ценоза, в сильнейшей степени преобразующее комплекс зональных климатических факторов.

В экологической и геоботанической (да и в климатологической) литературе принято подчеркивать смягчающее влияние лесного полога по сравнению с условиями открытого пространства — снижение инсоляции и нагревания, сглаживание температурных колебаний, повышение влажности воздуха, ослабление ветра и т. д. Соответственно и в экологических «портретах» лесных травянистых растений обычно доминируют такие теневые и мезофильные черты, как широкая и тонкая листовая пластинка, слабая транспирация и высокая оводненность листа, повышенное содержание хлорофилла, низкая интенсивность фотосинтеза, длительный рост и др. Этот «образ» лесных трав сложился в основном по результатам наблюдений и исследований в лесах бореальных областей, а для листопадных лесов — в районах океанического климата (или, по крайней мере, достаточно увлажненного лета). Правда, и в таких лесах древесные ярусы оказывают не только защитное влияние, но в известной мере и ограничивают развитие травянистых ярусов, как было показано на примере корневой конкуренции из-за элементов почвенного питания (Карлов, 1969). В лесостепных дубравах картина влияния древесных ярусов на травяной покров гораздо сложнее.

Уже ранней весной, когда древесные породы находятся еще в состоянии покоя, травянистые растения — ранневесенние эфемероиды — испытывают известное влияние древостоя; речь идет об отепляющем действии лиственной подстилки, играющем весьма заметную роль в тепловом режиме, а следовательно,

и в возможности повышения скорости физиологических процессов в околополуденные часы холодных весенних дней. Но особенно сильно влияние древесных пород на летневегетирующие травянистые растения. Они в полной мере испытывают защитное действие лесного полога, о котором шла речь выше: об этом свидетельствуют многочисленные микроклиматические наблюдения в плане сравнения «лес — поле», сделанные как в «Лесу на Ворскле» (Горышина и Нешатаев, 1960; Ларенцева, 1971, 1972), так и в других дубравах (Молчанов, 1961 и др.).

Однако в лесостепной дубраве наглядно проявляется и угнетающее действие древесных пород на травостой. При недоступности глубоко залегающих грунтовых вод (что имеет место в «Лесу на Ворскле»), высокой испаряющей способности воздуха и огромной транспирирующей массе деревьев дубрава очень сильно иссушает почву; для травянистых растений это тем более существенно, что корневые системы деревьев здесь весьма неглубоки, а всасывающие корни расположены почти в тех же горизонтах, что и корни трав. Особенно это иссушающее действие древостоя сильно сказывается в периоды длительных засух во второй половине лета. Как упоминалось в гл. II, путем опытов с устранением корневой конкуренции удается подтвердить немалое участие древесных пород в явлениях завядания травяного покрова. Таким образом, защищая действительно травянистый ярус от физического испарения и сильной транспирации, лесной полог в критические моменты сам сводит эффект этой защиты на нет.

Столь же существенно и угнетающее действие летнего затенения, которое, как было показано в гл. III, не дает возможности произрастать в большом или хотя бы умеренном обилии в травяном покрове тем видам (феноритмотип V), которые могут «рассчитывать» только на летний фотосинтез в тени.

Очень наглядную иллюстрацию условий жизни травяного покрова в лесостепной дубраве дает сопоставление сезонной динамики запаса фитомассы под пологом дубравы и в открытой степи. Как было показано выше (с. 22), в дубравном травостое процессы интенсивного отмирания фитомассы начинаются гораздо раньше и идут интенсивнее, чем в открытой степи, подверженной летнему выгоранию и высыханию, что говорит о достаточно трудных условиях жизни лесных растений в дубраве.

В связи с изложенным экологический характер дубравных травянистых растений представляется неоднозначным и достаточно сложным. Мы уже отмечали в главах II и III трудности, возникающие при их отнесении к принятым экологическим типам — мезофитам или ксерофитам, светолюбивым или теневыносливым растениям — из-за различия эколого-физиологических черт этих видов на разных этапах вегетационного сезона. Эта сезонная неравномерность, «двойственность» летневегетирующих дубравных растений, отражающая сезонную смену ре-

жимов под пологом листопадного леса, является, пожалуй, наиболее характерной экологической чертой.

Из других не менее ярких экологических характеристик, которые вырисовываются на основании материалов настоящей работы, следует отметить прежде всего своеобразие сезонного ритма жизни дубравных растений, которое выражается в интенсификации процессов жизнедеятельности роста, размножения, ассимиляционной деятельности, накопления резервов в начальный период вегетации с наиболее благоприятным сочетанием условий и последующей длительной депрессии — состояния внутреннего «полупокоя», хотя внешне и не выраженного. Такой ритм жизни (нарушаемый лишь ростовыми процессами в подземной сфере, идущими, впрочем, в очень ограниченных размерах), несколько приближается к типу средиземноморских ритмов, особенно если иметь в виду процессы возобновления роста дубравных растений после осенних дождей.

Как было показано на примере важнейшего физиологического процесса, обеспечивающего продуктивность и само существование растений, — фотосинтеза — именно выработка адаптивного сезонного ритма служит у травянистых растений главным способом «прилаживания» к условиям лесостепной дубравы. На этом примере, кстати, очень наглядно проявляется значение временной организации жизненных процессов, как одной из форм экологической адаптации, наряду с морфо-физиологическими адаптивными изменениями.

Среди эколого-физиологических особенностей дубравных трав заслуживает упоминания особый путь выработки засухоустойчивости — способность переносить длительное и глубокое обезвоживание в периоды засух, при отсутствии специальных анатомо-морфологических ксерофильных черт и сохранении общего мезофильно-теневого облика лесного растения. Выносливость в этом случае достигается путем использования физиологических механизмов, в том числе и глубокого завядания как своеобразного способа сокращения расхода воды. Следует подчеркнуть способность к быстрому восстановлению нормального водного режима, которая проявляется в «оживании» травяного покрова после дождей, сменяющих засушливые периоды. В ряду возрастающей ксерофилизации травянистых растений дубравные травы находятся на начальных его этапах.

Насколько соответствуют эколого-физиологические черты летневегетирующих дубравных растений современным условиям их обитания? Здесь также картина весьма сложна и неоднозначна. С одной стороны, как уже подчеркивалось выше, процессы фотосинтеза, дыхания, роста, размножения весьма совершенно и точно «прилажены» к изменчивой фитосреде под пологом листопадного леса. Но, с другой стороны, этого нельзя сказать о водном режиме (ибо переживание стрессовых ситуаций в «полубморочном» состоянии — это не самый совершенный и про-

дуктивный способ борьбы с засухой). И тем более в этом плане обращает на себя внимание несогласованность сезонного ритма ростовых процессов с динамикой климатических факторов (см. гл. I) — отсутствие заблаговременной подготовки к зиме, непродуктивная ежегодная трата с немалыми трудностями созданного органического вещества на осеннее образование фитомассы, гибнущей затем под снегом. Наконец, показателем известного подавления жизненности служит и такая черта, как практическая потеря многими дубравными видами способности к сезонному размножению.

Все это может навести на мысль о незавершенности процесса адаптации неморальных трав — выходцев из более мезофильных условий третичных тургайских лесов — к современным условиям лесостепных дубрав в южной лесостепи — области, где уже явно дают о себе знать начальные этапы аридизации.

В заключение отметим, что особенности сезонной ритмики процессов жизнедеятельности травянистых дубравных растений, и в частности весенне-раннелетний «взрыв» активности, ставят эти виды в число наиболее интересных и многообещающих объектов для исследования тонких механизмов высокой продуктивности у дикорастущих растений.

- Александров В. Я., Денько Е. И., Кислюк И. М. и др. Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимнезеленых растений и весенних эфемероидов.— В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л., «Наука», 1964, с. 123—127.
- Андреева И. И. Ритм сезонного развития растений буково-каштановых лесов Батумского побережья Кавказа.— Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 1963, вып. 54, с. 51—58.
- Антипов Н. И. Водный режим травянистых растений широколиственного леса.— Уч. зап. Рязанского пед. ин-та, 1966, № 49, с. 39—46.
- Антонова Л. А. Сезонная и суточная ритмика цветения растений широколиственного леса.— «Экология», 1972, № 4, с. 73—79.
- Атлас ультраструктуры растительных клеток. Под ред. Г. М. Козубова и М. Ф. Даниловой. Петрозаводск, Изд. Карельского филиала АН СССР, 1972. 294 с.
- Бабурин А. А. Сезонная изменчивость травяного покрова в хвойно-широколиственных лесах Хехцира.— В кн.: Вопр. ботан. на Дальн. Востоке. Владивосток, 1969, с. 221—228.
- Бабушкин Л. Н. Природа движения хлоропластов в связи с адаптацией растений к условиям освещения. Автореф. канд. дис. М., 1954. 19 с.
- Бейдеман И. Н., Паутова В. Н. Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения. М., «Наука», 1969. 381 с.
- Библь Р. Цитологические основы экологии растений. Пер. с нем. М., «Мир», 1965. 463 с.
- Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве (комплексные исследования по Международной Биологической Программе).— Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1974, № 367. 220 с.
- Бязров Л. Г. Фитомасса и соотношение надземных и подземных органов травянистого покрова в дубо-ельнике волосистоосоковом.— «Лесоведение», 1968, № 4, с. 93—97.
- Верник Р. С. К истории формирования ореховых лесов Западного Тянь-Шаня.— Ботан. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1284—1293.
- Витко К. Р. О транспирации растений в условиях сухой дубравы из дуба пушистого в Молдавии.— Ботан. журн., 1962а. т. 47, № 10, с. 1455—1463.
- Витко К. Р. Сезонное развитие дубравы из дуба пушистого в Молдавии.— Изв. АН Молд. ССР, 1962б, № 12, с. 3—17.
- Витко К. Р. Экология гырнецовой дубравы в южной Молдавии. Кишинев, Изд-во АН Молд. ССР, 1966. 96 с.
- Витко К. Р. Экология скумпиевой дубравы в Молдавии. Кишинев, «Штиинца», 1972, 121 с.
- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.—Л., «Наука», 1965. 305 с.
- Гасанов А. М. Некоторые данные по сравнительной анатомии у трех видов ясменника (*Asperula* L.), произрастающих в различных экологических условиях. Изв. АН АзССР, сер. биол. и мед., 1963, № 1, с. 15—23.

СПИСОК РАСТЕНИЙ, УПОМИНАЕМЫХ В ТЕКСТЕ

<i>Acer platanoides</i> L.	<i>Glechoma hederacea</i> L.
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	<i>G. hirsuta</i> (Endl.) Waldst. et Kit.
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	<i>Hepatica nobilis</i> Gars.
<i>A. tadzhikorum</i> Schischk.	<i>Hydrophyllum appendiculatum</i> Michx.
<i>Ajuga reptans</i> L.	<i>Hypericum hirsutum</i> L.
<i>Allium tricoccum</i> Ait.	<i>H. perforatum</i> L.
<i>A. ursinum</i> L.	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.
<i>Anemone nemorosa</i> L.	<i>Lamium maculatum</i> L.
<i>A. ranunculoides</i> L.	<i>L. purpureum</i> L.
<i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm.	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.
<i>Arum maculatum</i> L.	<i>Leucocjum vernum</i> L.
<i>Asarum europaeum</i> L.	<i>Lysimachia nummularia</i> L.
<i>Asperula glauca</i> Bess.	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.)
<i>A. humifusa</i> (M. B.) Bess.	Fr. W. Schmidt.
<i>A. odorata</i> L.	<i>M. canadense</i> Desf.
<i>A. rivalis</i> Sibth.	<i>M. dilatatum</i> (Howell) Nels.
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.	<i>Mercurialis perennis</i> L.
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	<i>Milium effusum</i> L.
<i>C. trachelium</i> L.	<i>Oxalis acetosella</i> L.
<i>C. persicifolia</i> L.	<i>Paris quadrifolia</i> L.
<i>Cardamine impatiens</i> L.	<i>Poa nemoralis</i> L.
<i>Carex digitata</i> L.	<i>Podophyllum peltatum</i> L.
<i>C. pilosa</i> Scop.	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.
<i>C. spicata</i> Huds.	<i>P. officinale</i> All.
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	<i>P. pubescens</i> (Willd.) Pursh.
<i>Convallaria majalis</i> L.	<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.
<i>Corydalis halleri</i> Willd.	<i>P. officinalis</i> auct. = <i>P. obscura</i>
<i>Crataegus curvisepala</i> Lindm.	mort.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Quercus pubescens</i> Willd.
<i>Dentaria bulbifera</i> L.	<i>Q. robur</i> L.
<i>D. diphylla</i> Michx.	<i>Ranunculus cassubicus</i> L.
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Scott.	<i>Rosa canina</i> L.
<i>D. spinulosa</i> Kuntze	<i>Sanguinaria canadensis</i> L.
<i>Epilobium montanum</i> L.	<i>Scrophularia nodosa</i> L.
<i>Eranthis hiemalis</i> (L.) Salisb.	<i>Scilla non-scripta</i> L. Hoffm. Hoffm.
<i>Erythronium americanum</i> Ker.	<i>S. mion non-scriptus</i> Garcke
<i>Euonymus europaea</i> L.	<i>S. sibirica</i> Andrews.
<i>E. verrucosa</i> Scop.	<i>Stachys silvatica</i> L.
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	<i>Stellaria holostea</i> L.
<i>Ficaria ranunculoides</i> Roth. = <i>F. verna</i>	<i>S. nemorum</i> L.
Huds.	<i>Tilia cordata</i> Mill.
<i>F. verna</i> Huds.	<i>Ulmus scabra</i> Mill.
<i>Fragaria vesca</i> L.	<i>Veronica chamaedrys</i> L.
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.	<i>Vicia sepium</i> L.
<i>G. minima</i> (L.) Ker-Gawl.	<i>Viola hirta</i> L.
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	<i>V. silvatica</i> Boiss.
<i>Geranium robertianum</i> L.	<i>V. suavis</i> M. B.
<i>Geum urbanum</i> L.	<i>V. odorata</i> L.

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава I. Сезонное развитие	7
Биологическая периодизация года	8
Основные феноритмотипы	12
Динамика листовой поверхности	14
Сезонная динамика надземной фитомассы	19
Сезонная динамика цветения	22
Новообразование подземных органов	24
Осеннее отращивание	25
Перезимовка	28
Состояние покоя	32
Некоторые географические закономерности сезонной ритмики травянистых растений листопадных лесов	35
Глава II. Водный режим	42
Концентрация	—
Скорость отдачи воды при завядании	52
Скорость движения воды в листьях	54
Водный дефицит	58
Осмотическое давление и сосущая сила	59
Скорость транспирации растений в природе в крайних условиях увлажнения	60
Глава III. Фотосинтез и дыхание	67
Характеристика ассимиляционного аппарата	—
Скорость хода фотосинтеза	76
Фотосинтез и теневыносливость	90
Фотосинтез и продуктивность	92
Сезонные географических различиях фотосинтеза в травяном покрове листопадных лесов	95
Фотосинтез в листопадных лесах	98
Глава IV. Устойчивость к крайним температурам	105
Устойчивость к холоду	—
Устойчивость к высоким температурам	108
Скорость транспирации	111
Список литературы	115
Список растений, упоминаемых в тексте	126