



А.П. Петров

ВВЕДЕНИЕ В ДЕНДРОЛОГИЮ



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования

«Уральский государственный лесотехнический университет»
(УГЛТУ)

А.П. Петров

ВВЕДЕНИЕ В ДЕНДРОЛОГИЮ

Учебное пособие

Екатеринбург
2019

УДК 630.17+630.18

ББК 43.2я73

ПЗ0

Рецензенты:

ботанический сад Института естественных наук и математики
Уральского федерального университета им. Б.Н. Ельцина канд.
биол. наук В.В. Валдайских;

Кожевников А.П., д-р с.-х. наук ведущий научный сотрудник
Лаборатории экологии древесных растений ФГБУН «Ботанический
сад УрОРАН»

Петров, А.П.

ПЗ0 Введение в дендрологию : учеб. пособие / А.П. Петров. –
Екатеринбург : Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2019. – 104 с.

ISBN 978-5-94984-709-1

В учебном пособии рассматривается история становления дендрологии как самостоятельного раздела общей биологии. Значительное внимание уделено внутривидовой изменчивости древесных растений и их экологических особенностей. Оценивается положительная и отрицательная сторона интродукционной деятельности человека. Дается дендрологическая характеристика природных зон и лесов Российской Федерации.

Предназначено для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям «Лесное дело» и «Экология и природопользование», а также для преподавателей и учащихся лесотехнических специальностей СПО.

Печатается по решению редакционно-издательского совета Уральского государственного лесотехнического университета.

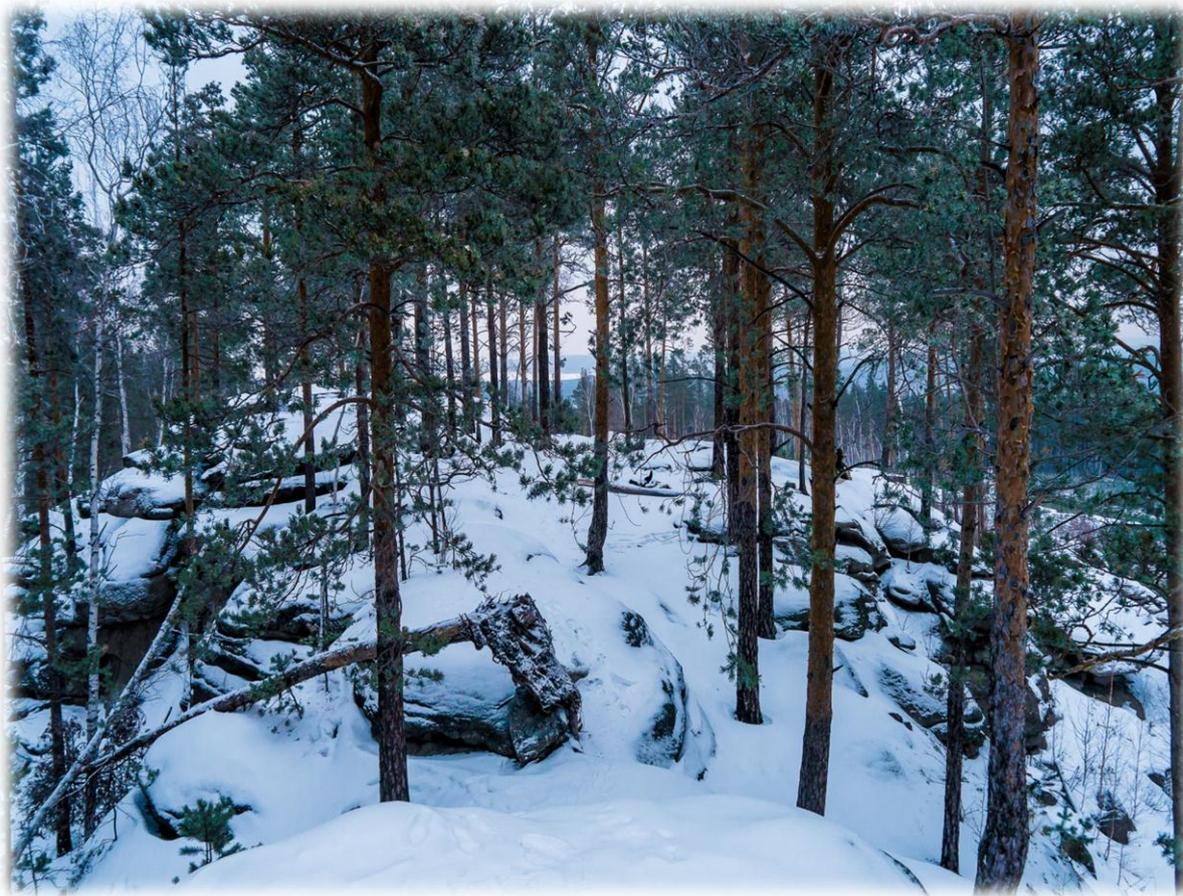
УДК 630.17+630.18

ББК 43.2я73

ISBN 978-5-94984-709-1

© ФГБОУ ВО «Уральский государственный
лесотехнический университет», 2019

© Петров А.П., 2019



ВВЕДЕНИЕ

В нашей стране основным зональным типом растительности является лес, где определяющая роль принадлежит древесным растениям. Древесные растения в лесу формируют как основной ярус, так и ярус подлеска, принимают широкое участие в образовании живого напочвенного покрова.

Знание биологических и экологических особенностей лесообразующих видов служит основой для проведения научно обоснованных мероприятий по повышению продуктивности лесов, усилению их защитных и средообразующих свойств и созданию новых лесов, защитных насаждений из хозяйственно ценных, быстрорастущих и устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды местных и интродуцированных видов. В этом большая роль отводится дендрологии как базовой дисциплине.

Дендрология (от греч. *dendron* – дерево и *logos* – слово, учение) – раздел общей биологии, изучающий древесные растения, а именно их внешнее и внутреннее строение, таксономическое положение, внутривидовую изменчивость и филогенез, физиологию, экологические особенности, географическое распространение и хозяйственное значение.

Своими корнями дендрология уходит вглубь времен. И началом ее развития следует считать то время, когда человек стал различать древесные растения, дающие ему съедобные плоды. Издревле человек использовал древесные растения как:

- источник пищевых продуктов (регулярные посадки оливковых деревьев в Древней Греции имелись уже в V в. до н.э.);
- строительный материал (так только для строительства храма Соломона в Иерусалиме потребовалось более тысячи кубометров древесины самых разных видов древесных растений (Mayer, 1967), произраставших в горных районах Ливана);
- топливо;
- лекарственное сырье;
- декоративные растения (висячие сады Семирамиды, дворцовые и храмовые посадки в Древнем Египте, посадки кленов и вязов в Древней Греции и т.д.);
- предмет культа (мировое дерево, священные рощи, календарь друидов) (рис. 1).



Рис. 1. Дерево, символизирующее Христа. Две лошади олицетворяют верующих*

Широкое использование растений, в т.ч. древесных, в хозяйственной практике на каком-то периоде развития цивилизации потребовало систематизации имеющихся знаний. Что и было сделано Теофрастом (Тиртамом), учеником и последователем Аристотеля, одним из первых ботаников древности (IV в. до н.э.). В своих ботанических сочинениях «Исследование о растениях» и «О причинах растений» он предложил первую классификацию растений, выделив среди них деревья, кустарники, полукустарники и травы.

Позднее, в I веке н.э., древнеримский писатель и агроном Луций Колумелла в своем труде «О сельском хозяйстве» приводит сведения не только по агрономии, но и по плодоводству и декоративному садоводству, посвящая одно из приложений собственно дендрологии.

Несмотря на широкое использование древесных растений в хозяйственной практике, так, например, по раскопкам средневекового Новгорода, установлено (Редько, 2002), что новгородцы использовали древесину 27 видов древесных растений, из которых только 19 видов были местными. Дендрология как отрасль ботанической науки стала интенсивно развиваться только с XVIII в.

* Римская мозаика // «Курьер ЮНЕСКО», 1989.

Бурно развивающиеся кораблестроение и промышленность требовали изыскания все более новых лесных ресурсов

Корабельные леса по важности их для Российского государства были единственной побудительной причиной не только для издания первых лесных законов, но и для приведения лесов в известность. Показательна в этом плане анкета 1737 г., рассылаемая Академией наук. В этой анкете, составленной В.Н. Татищевым, среди других были и такие вопросы: «Какие деревья разных пород в лесах с плодами и без плодов находятся, и есть такие, которых в других российских странах не находится и не знают, то оные с их листьем и плодами описать обстоятельно, и ежели есть искусный иконник или живописец, то смалевать, при том же приобщить також и деревья, хотя таких во многих местах находится, да не такой доброты, яко в Орле и тамошних местах слоеватой и твердый дуб, а в Вятке на березе кап, в Терках клен узорчатый и тому подобное, то такие також обстоятельно описать».

Начинается активное изучение флоры и лесов России. Особенно большую роль в изучении древесных растений России в это время сыграл ряд экспедиций, организованных Академией наук. Экспедиции С.П. Крашенинникова в Сибирь и Камчатку, Н.Н. Лепехина по Волге, Уралу и Северу России собрали ценнейший материал о видовом разнообразии произрастающих в России древесных растений. Выдающуюся роль в развитии отечественной дендрологии на этом этапе сыграли исследования академика П.С. Палласа и его ученика В.Ф. Зуева, впоследствии академика.

Академик П.С. Паллас, приглашенный участвовать в работе над разработкой проекта Лесного управления России, представил в 1781 г. Конференции Академии наук два доклада – «Краткую инструкцию по лесному хозяйству России» и «Обзор деревьев и кустарников, дико произрастающих в разных частях страны». В этом обзоре-перечне были кратко охарактеризованы 136 древесных видов. В следующем году появилось сообщение Академии наук о проекте издания сочинения, в котором предполагалось дать описание деревьев и кустарников России и всех заслуживающих внимания растений с изображениями их на 600 таблицах в 10–12 выпусках. В соответствии с этим в 1784 г. был издан первый том «Flora Rossica», содержащий описания 283 видов, из которых 249 древесных. Через два года вышло «Описание растений Российского государства с их изображениями» на русском языке с несколько расширенным и более популярным текстом из той же «Flora Rossica».

По материалам своих исследований в Сибири академик И.Г. Гмелин написал «Флору Сибири», которая была издана в 4 томах с 1747 по 1759 гг.

Появляются работы по лесоводственной характеристике древесных растений и их размножению. Одним из первых таких сочинений на русском языке является работа Ф.Г. Фокеля «Описание естественного состояния растущих в северных Российских странах лесов с различными примечаниями и наставлениями как оные разводить», изданная в 1766 г.

Основатель русской агрономической науки, ученый А.Т. Болотов впервые в публикациях 1766–1767 гг. высказал мысль о приуроченности тех или иных древесных растений к определенным условиям произрастания. На переувлажненных почвах он рекомендовал выращивать ясень, ольху, отчасти липу, а сосну на дренированных местоположениях с песчаными почвами.

Академик А.А. Нартов, в своих работах 1765 г., касающихся биологии лесов, отмечает отношения древесных растений к почве и их взаимоотношения между собой. К.Г. Лаксман, чл. корр. Российской академии, публикует в 1769 г. и 1774 г. свои работы о возможности искусственного культивирования как аборигенных, так и интродуцированных древесных растений в сибирских степях и в северных странах.

В 1782 г. выходит в свет уникальный «Генеральный атлас, сочиненный из имеющихся при Адмиралтействе чертежной разных годов описей всякого рода лесам». Это итог пятидесятилетних исследований по приведению в известность лесов России и соответственно первый графический материал по ареалам основных лесообразующих видов древесных растений России.

Большую роль в становлении дендрологии как специализированной учебной дисциплины сыграло открытие в 1803 г. Царскосельского лесного института, ныне Санкт-Петербургского лесотехнического университета. Появилась насущная необходимость в учебной литературе. И первые лесные учебные пособия были по своей сути своеобразными дендрологиями. Так, в изданном в 1804 г. Е.Ф. Зябловским учебнике «Начальные основания лесоводства» две трети общего объема книги отведено описанию древесных растений.

В XIX в. изучение древесных растений России шло в плане общефлористических и географических исследований, носивших более планомерный характер. Этот период связан с именами К.Ф. Ледебура, Н.С. Турчанинова, А.Л. Чекановского, Ф.Д. Миддендорфа,

Ф.И. Рупрехта, К.И. Максимовича, Э.Л. Регеля, Ф.П. Кеппена, этнографа Р.К. Маака, П.Н. Крылова, Я.С. Медведева, В.М. Пеньковского и др. В ботанике это был период накопления обширных сведений по флоре. Особенно большой вклад в ее изучение сделал К.Ф. Ледебур, опубликовавший в 1841–1853 гг. четырехтомную «Flora rossica» (6522 вида). Еще раньше, в 1829–1833 гг., вышла его «Flora altaica» с прекрасным атласом растений.

«Русская дендрология» Э.Л. Регеля, опубликованная в 1883 г., носила уже почти современные черты и охватывала не только дикорастущие виды, но и многие экзоты.

В 1891 г. профессор И.П. Бородин издает первый в России учебник по дендрологии.

Подробно исследуются леса и видовое разнообразие древесных растений отдельных регионов страны (труды Я.С. Медведева, В.М. Пеньковского, Э.Л. Вольфа и И.В. Палибина). Исследуются закономерности географического распространения древесных растений (Ф.Д. Миддендорф, Ф.П. Кеппен, Т.И. Танфильев и др.).

Окончанием этапа изучения видового разнообразия древесных растений нашей страны, их морфолого-систематического описания и географического распространения следует считать выход в свет крупнейшей шеститомной сводки по дикорастущим и интродуцированным древесным растениям СССР под редакцией С.Я. Соколова «Деревья и кустарники СССР» (1949–1962). В обработке отдельных групп видов древесных растений в этой сводке принимали участие О.А. Связева, С.И. Ванин, В.И. Грубов, А.С. Лозина-Лозинская, В.П. Малеев, О.М. Полетико, Л.Ф. Правдин, В.В. Уханов, Н.В. Шипчинский, А.В. Ярмоленко и др. Дополнительными изданиями этой дендрологической сводки явились работы С.Я. Соколова и О.Я. Связевой «Хорология древесных растений СССР» (1962), «География древесных растений СССР» (1965) и трехтомный атлас «Ареалы деревьев и кустарников СССР» (1977–1986).

Развитие дендрологии в России было тесно связано с развитием лесоведения и лесоводства, с одной стороны, и общим прогрессом общей биологии и ботаники, – с другой. Среди лесоводов, несомненно, особая роль принадлежит Г.Ф. Морозову, который понимал сложную природу леса как триаду: *«Природа леса складывается из природы пород, природы их сочетаний, природы условий местопроизрастания»*, отмечая при этом необходимость глубокого изучения внутренних, экологических свойств древесных растений, их взаимоотноше-

ний между собой и окружающей их средой (Морозов, Избранные труды, 1970).

Большое внимание Г.Ф. Морозов (1919) уделял соотношению наук. Он считал, что курс дендрологии не должен ограничиваться морфолого-систематическим описанием видов древесных растений. Поэтому он ходатайствовал перед Советом института о необходимости утверждения программы курса дендрологии, разработанной В.Н. Сукачевым (Морозов, Избранные труды, 2001). В этой программе, состоящей из четырех разделов, можно увидеть:

- географическое распределение растений, понятие об ареале, факторы, определяющие распространение видов, типы ареалов;
- топографическое распределение внутри ареала, экологические расы;
- фитосоциальная точка зрения, понятие о растительном сообществе;
- описание древесных растений.

В программе затрагиваются также вопросы изменчивости признаков растений и их наследственности.

В дальнейшем эта программа была блестяще реализована при издании под общей редакцией В.Н. Сукачева совершенно нового по своей идеологии учебника по дендрологии (1938).

Создание В.Н. Сукачевым в 1919 г. кафедры дендрологии в Лесном институте, разработанная им программа курса дендрологии ознаменовали начало нового этапа в развитии отечественной дендрологии. Идеи В.Н. Сукачева, нашедшие подтверждение в материалах Всероссийской лесной конференции 1921 г., предопределили основные направления дальнейших дендрологических исследований. Среди них основным можно назвать:

- изучение экологических особенностей древесных растений, их место и роль в образовании растительных сообществ;
- изучение внутривидовой изменчивости древесных растений и их популяционная структура;
- изучение процессов естественной гибридизации древесных растений;
- сохранение генофонда основных лесообразующих видов;
- интродукция древесных растений и круг проблем, связанных с этим.

С увеличением в стране количества ботанических садов, числа лесных вузов и биологических НИИ значительно расширилась география расположения центров комплексного изучения древесных растений. Сформировалась крупная отечественная школа дендрологов: В.Н. Сукачев, С.Я. Соколов, А.К. Скворцов, Л.Ф. Правдин, Е.Г. Бобров, П.Л. Богданов, Д.П. Воробьев, Т.Н. Встовская, О.Г. Каппер, А.И. Колесников, И.Ю. Коропачинский, Г.В. Крылов, П.И. Лапин, С.А. Мамаев, Л.И. Милютин, В.И. Некрасов, А.И. Толмачев, А.А. Цымек, М.А. Шемберг, А.А. Яценко-Хмелевский и многие другие.

Дендрология постепенно приобретает черты самостоятельного раздела общей биологии, базирующегося на ботанике, физиологии растений, экологии, генетике и географии.

1. ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Как следует из самого определения дендрологии, предметом ее изучения являются древесные растения. К древесным относятся семенные растения различных систематических групп с многолетней надземной частью и характеризующиеся следующими признаками:

- лигнификация, одревеснение клеточных оболочек;
- вторичный рост стебля и корня, связанные с активной деятельностью камбия (исключение составляют представители однодольных покрытосеменных растений);
- наличие кроны – совокупности ветвей различного порядка, удлинённых и укороченных побегов несущих листья, цветы и плоды (в более широком значении кроной называются и розетки листьев розеточных деревьев);
- наличие коры и корки у подавляющего числа видов;
- многократное цветение и плодоношение в течение жизни (исключением являются монокарпические растения, которые цветут и плодоносят раз в жизни, после чего обычно погибают – некоторые виды пальм, бамбуков и др.);
- накопление огромной биомассы на единицу площади по сравнению с травянистыми растениями.

По своему внешнему облику древесные растения весьма разнообразны, т.е. имеют разные жизненные формы.

Жизненная форма (Biomorpha, от греч. *bios* – жизнь, *morpha* – форма, образ) – это общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием его системы надземных и подземных вегетативных органов, формирующихся в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды. Жизненная форма является отражением образа жизни растений, приспособленности их к условиям среды.

У древесных растений принято выделять пять основных групп жизненных форм: дерево, кустарник, кустарничек, лиана и полудревесные формы (полукустарники и полукустарнички).

Дерево (Arbor) – растение с отчетливо выраженной главной скелетной осью – стволом, сохраняющимся до конца жизни, и кроной, образованной боковыми ветвями и побегами (дерево кронообразующее) или пучком крупных листьев (дерево розеточное). Деревья наиболее разнообразны и многочисленны во влажных тропиках.

По своему происхождению данная жизненная форма у древесных растений наиболее древняя. По степени вегетативной подвижности и внешнему облику различают деревья куртинообразующие (осина), многоствольные (кустовидные – ольха серая) и одноствольные. Деревья со стелющимися по земле скелетными осями (стволиками) называются *стланцами*.

Кустарник (Frutex) – деревянистое растение более (60) 80 см высотой, у которого главный ствол выделяется только в начале жизни, а затем отмирает или теряется среди равных ему скелетных осей, образующихся в результате надземного (кустарник аэроксильный – *Syringa vulgaris*) или подземного кущения (кустарник геоксильный, или настоящий – *Corylus avellana*). Взрослое растение всегда имеет много надземных скелетных осей (стволиков), последовательно сменяющихся в онтогенезе. Кустарники, вероятно, возникли в ходе эволюции из деревьев, в результате приспособления к неблагоприятным условиям среды (засуха, низкие температуры).

Кустарничек (Fruticulus, от лат. frutex – кустарник) – низкорослое растение (от 5–7 до 50–60, реже до 80 см высотой) с сильно ветвящимися побегами, обычно не имеющие явно выраженного главного осевого побега. Сильно разрастаясь, благодаря стелющимся и укореняющимся побегам (клюква) или длинным корневищам (черника), кустарнички образуют долгоживущие клоны. Кустарнички преобладают в растительном покрове тундр и высокогорья, образуют сплошной ярус в хвойных лесах и на сфагновых болотах. В высокогорьях и тундрах часто приобретают подушковидную форму роста.

Лиана (Liana, от лат. ligo – связывать) – лазящее растение, с длинными побегами, не способными самостоятельно сохранять вертикальное положение и использующими в качестве опоры другие растения, скалы, постройки и т.п. Стебли большинства лиан быстро растут в длину и незначительно в толщину. Иногда к лианам относят только лазящие древесные растения. Около 4/5 всех лиан сосредоточено в тропиках. В таежных лесах в диком виде встречаются лишь княжик сибирский и паслен китагавы.

Полукустарники (Sufrutex) и полукустарнички (Sufruticulus) – кустарники и кустарнички с ежегодно отмирающими верхними участками побегов. Одревесневают и сохраняются лишь приземные, базальные части побегов. Растения данных жизненных форм произрастают главным образом в засушливых, аридных областях (полыни, астрагалы, дроки, солянки, тимьяны и др.).

Деревья и кустарники широко используются в лесокультурной практике, защитном лесоразведении, озеленении, где важными экономическими категориями являются их размеры и возраст. Поэтому с чисто утилитарных подходов по средней продолжительности жизни принято подразделять деревья на следующие категории:

– особо долговечные – средняя продолжительность жизни более 500 лет (рекордсменом в этой группе является *Pinus longaeva*, отдельные экземпляры которой достигают 5000-летнего возраста);

– долговечные – средняя продолжительность жизни 250–500 лет, подавляющая часть основных лесообразователей нашей страны;

– средней долговечности – средняя продолжительность жизни 100–250 лет, например, *Abies sibirica*;

– недолговечные – средняя продолжительность жизни менее 100 лет, например, *Betula pendula* и *Populus tremula*.

По своим средним размерам деревья подразделяются:

– на особо крупные – средняя высота свыше 40 м (абсолютным рекордсменом является *Sequoia sempervirens*, выдающиеся экземпляры которой достигают более 115 м);

– деревья первой величины – средняя высота 25–40 м (все основные лесообразователи нашей страны);

– деревья второй величины – средняя высота 15–25 м;

– деревья третьей величины – средняя высота 10–15 м (*Sorbus aucuparia*);

– деревца – средняя высота менее 10 м (*Salix caprea*).

Кустарники по своей средней продолжительности жизни принято подразделять на недолговечные (продолжительность жизни до 25 лет, например виды рода *Spiraea*), средней долговечности (продолжительность жизни 25–50 лет), долговечные (продолжительность жизни 50–100 лет) и особо долговечные (продолжительность жизни свыше 100 лет, например, *Juniperus communis* и *Crataegus sanguinea*).

По своим средним размерам кустарники подразделяются на низкие (средняя высота менее 1 м, например *Daphne mesereum*), средних размеров (средняя высота 1,0–2,5 м, например *Lonicera xylosteum*) и высокие (средняя высота более 2,5 м).

В разных условиях один и тот же вид может иметь разные жизненные формы. Так *Acer platanoides* в Средней полосе России достигает размеров дерева первой величины, а на восточном пределе своего произрастания, в западных районах Свердловской области, растет в форме крупного кустарника. *Tilia cordata* под пологом леса, при недостатке освещения, растет в форме крупного кустарника,

при освещении – в форме дерева. В горах чем ближе к верхней границе леса, тем меньше становятся размеры деревьев; выше границы леса все деревья растут в форме стланцев или кустарников (рис. 2).

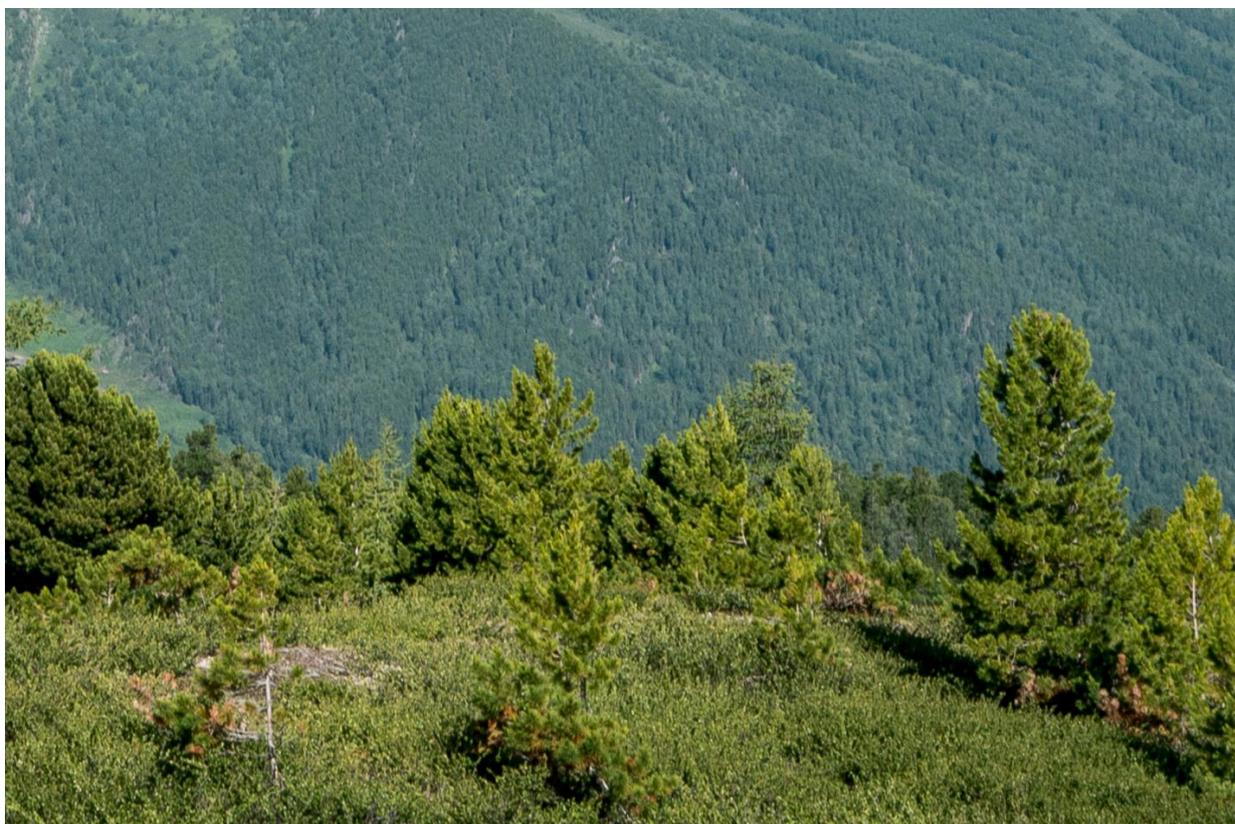


Рис. 2. *Pinus sibirica* у верхней границы леса, Алтай

Количественное соотношение жизненных форм составляет дендрологический спектр, который является своеобразным индикатором природно-климатических условий страны или региона (Соколов, Связева, 1965).

В нашей стране в зоне тундр преобладают кустарнички, в хвойных лесах, сухих степях и пустынях – кустарники, в широколиственных лесах, лесостепи и на Кавказе деревья и кустарники преобладают над другими жизненными формами. Большой удельный вес полукустарников характерен для пустынных районов Прикаспия и Кавказа. Это «пустынное влияние» имеет место в степи, лесостепи и даже в широколиственных лесах.

Равное соотношение деревьев и кустарников в лесах юга Европейской части России и Кавказа обусловлено влиянием флор Западной Европы и Средиземноморья.

В целом арборифлора нашей страны состоит преимущественно из кустарников и полукустарников. В ее составе значительно меньше

участие деревьев и еще меньше кустарничков и лиан. Это характеризует арборифлору нашей страны как вариант арборифлор умеренной климатической области Земного шара в противоположность арборифлорам субтропической и тропической областей, где господствует жизненная форма «дерево».

Приняв во внимание географию семейств, родов и видов, а также географию жизненных форм С.Я. Соколов и О.А. Связева (1965) предложили проект дендрологического районирования бывшего СССР. В зональном направлении с севера на юг предлагалось выделить следующие зоны:

- I кустарничков,
- II кустарников и деревьев,
- III полукустарников и кустарников,
- IV горные страны.

Все древесные растения, независимо от жизненных форм, в течение своей жизни проходят ряд фаз, периодов онтогенеза.

Онтогенез (Ontogenesis, от греч. on – существо, genesis – происхождение, возникновение) – генетически обусловленная последовательность этапов развития одной особи от ее зарождения в результате полового (полный онтогенез) или вегетативного размножения (сокращенный онтогенез) до ее естественного отмирания или преждевременной смерти (сокращенный или обрывающийся онтогенез) (Жмылев, 2002).

В ходе онтогенеза происходит изменение возрастного состояния растения, на основе чего выделяют периоды онтогенеза или фазы онтогенеза.

Период онтогенеза – промежуток времени индивидуального развития особи, охватывающий определенный, законченный этап возрастных изменений ее морфологического строения. Различают эмбриональный, латентный, виргинильный, генеративный и сенильный периоды онтогенеза.

Эмбриональный период (*Periodus embryonalis*, от греч. *embryon* – зародыш) – период развития зародыша растения от момента его возникновения, с образования зиготы – оплодотворенной яйцеклетки до отделения от материнской особи. Иногда в данный период включают и период латентный.

Латентный период (*Periodus latens*, скрытый, невидимый) – период жизни, в течение которого растение находится в состоянии первичного покоя в виде семени, плода или иного зачатка.

Виргинильный период (*Periodus virginalis*, от лат. *virgo* – девственный, целомудренный) – период жизни растения от прорастания

диаспоры до первого формирования генеративных органов или их видоизменений. В течение виргинильного периода морфологический облик растения существенно меняется, что связано с изменением его возрастного состояния. В связи с этим выделяют следующие возрастные состояния: проросток, растение ювенильное (*Planta juveniles*, от лат. *juvenis* – молодой, юный), растение имматурное (*Planta immature*, от лат. *im* – приставка со значением отрицания, *matures* – зрелый, взрослый) и виргинильное (*Planta virginalis*).

Ювенильное растение отличается несформированностью морфологических признаков взрослого растения: листья иной формы и расположения, отсутствие ветвления или другой тип нарастания побегов, сохранение зародышевых структур. Например, у взрослых растений *Pinus sylvestris* хвоя расположена на укороченных побегах по две в пучке, а ювенильная хвоя имеет одиночное спиральное расположение. Взрослые растения *Thuja occidentalis* имеют плоские побеги с чешуевидной супротивно-накрест лежащей хвоей, а ювенильные растения – с тонкой нежной игловидной хвоей. На взрослых деревьях *Tilia cordata* листья очередные простые цельные, а ювенильные листья супротивные лопастные. Имматурное растение сочетает признаки ювенильного и виргинильного растений: сохранение отдельных элементов первичной структуры (корень, побег) и появление взрослых черт (смена типа нарастания, начало ветвления) или формирование листьев, системы побегов переходного типа. Виргинильное растение – в морфологическом облике появляются основные черты характерные для взрослого растения.

Генеративный период (*Periodus generative*, от лат. *generare* – рождать, производить) – период жизни растения от первого до последнего формирования генеративных органов. Приобретение древесным растением способности к формированию генеративных органов означает его вступление в возраст половой зрелости, или возмужалости. Начало генеративного периода у древесных растений разных жизненных форм наступает в разном возрасте. Так, *Picea obovata* на открытых местах вступает в генеративный период в возрасте 10–15 лет, а *Spiraea japonica* начинает обильно цвести уже на втором году жизни.

Сенильный период (*Periodus senilis*, от лат. *senex* – старый, старческий) – период жизни растения от последнего цветения до полного отмирания. Этот период характеризуется ослаблением вегетативного роста, снижением устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. У долговечных деревьев этап старения оказывается очень длительным, а у недолговечных он относительно короткий.

2. БОТАНИЧЕСКИЙ ВИД И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

2.1. Понятие о виде как системе популяций

Основной структурной единицей систематики живых организмов является вид (*species*). К сожалению, вид, как отмечает А.Л. Тахтаджян (1974), как, впрочем, и все другие таксономические категории, с трудом поддается сколько-нибудь точному логическому определению. В современной науке нет единого понимания биологической сущности вида. Все существующие концепции в определении вида можно свести к двум подходам: типологическому и популяционному (Алтухов, 2003).

Согласно типологической концепции существуют истинные видовые, эталонные, признаки, по которым особи одного и того же вида должны быть тождественны друг другу и в то же время отличаться от особей других видов, т.е. *вид можно определить как совокупность особей тождественных по видовому признаку и репродуктивно изолированных от других подобных совокупностей.*

Но все организмы и жизненные явления обладают индивидуальными особенностями и в совокупности могут быть описаны только в статистических терминах. Все признаки, которые используются для разграничения видов, подвержены изменчивости. Индивидуумы или любые другие единицы жизни образуют популяции, для которых мы можем оценить изменчивость признаков. Все это хорошо учитывается при популяционном подходе в определении вида, когда *под видом понимаются группы действительно или потенциально скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких же групп.* Каждый биологический вид представляет собой сложную систему репродуктивно связанных популяций.

Популяция – это группа свободно скрещивающихся или потенциально способных к скрещиванию особей одного вида в течение большого числа поколений и обнаруживающих определенные пространственно-временные взаимоотношения.

Вид реально существует в виде популяций. Популяция – это элементарная единица эволюции.

Как велики размеры популяций у древесных растений, каковы их границы? Так, у *Pinus sylvestris* на востоке Европейской части

России размеры популяций составляют сотни тысяч гектаров, и они располагаются в границах физико-географических районов. Ширина границ между популяциями достигают 20 км (Видякин, 2004). У видов с меньшей видовой нормой реакции, чем у *Pinus sylvestris* (например, у *Quercus robur*), площадь популяций составляет десятки, сотни, иногда тысячи гектаров, и популяции формируются в границах ландшафтного урочища.

2.2. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений

В популяции нет двух абсолютно одинаковых особей древесных растений. Варьируют в значительных пределах как качественные, так и количественные признаки, что характеризует *феномен внутривидовой изменчивости*, под которой С.А. Мамаев (1972) понимал проявление разнокачественности однотипных признаков и свойств у различных индивидуумов одного вида, фиксируемое в один и тот же отрезок времени. Изменчивость организмов – итог реализации наследственной основы.

С.А. Мамаев предложил выделить шесть форм изменчивости (индивидуальная, половая, хронографическая, экологическая, географическая, гибридогенная) и три категории по группам изменяющихся признаков (изменчивость структурных признаков, изменчивость функциональных признаков и изменчивость качественных признаков).

Индивидуальная изменчивость понимается как проявление генотипической дифференциации особей в пределах популяции по структурным признакам (размерам и количеству органов, строению коры, семенных чешуй и т.д.), функциональным (интенсивность протекания физиологических и биохимических процессов, изменение устойчивости растений и т.д.) и качественным (окраска шишек, семян) (рис. 3).

Половая изменчивость проявляется в виде существования в популяции разнообразных половых форм. Все разнообразие половых типов у древесных растений укладывается в четыре основные категории:

- однодомные обоеполые гермафродиты – мужские и женские органы в одном цветке, как, например, у видов семейства *Rosaceae*.
- однодомные раздельнополые растения – мужские и женские органы в разных цветках на одном растении, как, например, у видов семейства *Betulaceae*;

– двудомные растения – мужские и женские цветки на разных особях (виды семейства *Salicaceae*);

– полигамные, или многодомные растения, – имеются мужские, женские и гермафродитные цветки, которые в различных сочетаниях встречаются на особях в популяции, как, например, у *Acer platanoides*.



Рис. 3. Индивидуальная изменчивость *Pinus sibirica* по окраске, форме и размерам шишек (Урочище «Дальний Нырис», Ханты-Мансийский округ)

Основные наши лесообразующие виды, виды семейств *Pinaceae*, *Betulaceae* и *Fagaceae* относятся к однодомным раздельнополым растениям. На примере *Pinus sylvestris* С.А. Мамаевым было установлено в зависимости от соотношения количества закладываемых мужских и женских репродуктивных органов наличие у подобных растений семи половых типов:

– женские индивидуумы, их характеризует абсолютное преобладание в кроне женских колосков и почти полное отсутствие мужских;

– мужские индивидуумы – абсолютное преобладание мужских колосков, женские встречаются единично или отсутствуют;

– индивидуумы с явным преобладанием женских колосков, мужские колоски в относительно меньшем количестве обычно в нижней части кроны, реже в средней;

– индивидуумы с явным преобладанием мужских колосков, женских колосков мало и только на верхних ветвях;

– индивидуумы с небольшим числом женских (на верхних ветвях) и мужских (обычно только на нижних ветвях) колосков;

– индивидуумы с большим количеством как женских (верхняя и средняя часть кроны), так и мужских колосков (на средней, нижней и нередко в верхней части кроны);

– нецветущие особи практически отсутствуют.

Как показали исследования, проведенные на Урале, у *Pinus sylvestris* в популяциях преобладают (45–60 %) смешаннополые особи, количество особей мужского типа сексуализации может достигать трети от общего числа растений. Деревьев, которых можно отнести к двудомным, очень мало (от 1 до 4 %), лишь в северной тайге число таких деревьев доходит до 9,3 %.

Ю.Н. Исаковым (1999) у *Pinus sylvestris* выявлен также широкий полиморфизм по уровню самофертильности, предложена классификация деревьев по этому признаку: высокосамостерильные, самостерильные, частичносамофертильные, самофертильные и высокосамофертильные.

Установлено, что в нетипичные (экстремальные по погодным условиям) годы происходит изменение структуры популяции в сторону увеличения самофертильных групп, т.е. инбридингу, как системе размножения, принадлежит важнейшая роль в адаптации растений к смене экологических условий.

Потомство разных по уровню самофертильности групп деревьев имеет разную генетико-селекционную ценность в зависимости от способа опыления материнских деревьев: наиболее быстрорастущими и устойчивыми являются при свободном опылении потомства самостерильных и частичносамофертильных деревьев (строгие перекрестники), а при самоопылении – высокосамофертильные деревья (потенциальные самоопылители).

Хронографическая (временная) изменчивость включает изменчивость возрастную и сезонную. Возрастная изменчивость связана с онтогенезом, с прохождением каждым индивидуумом определенных возрастных этапов от его зарождения до смерти.

При старении деревьев происходит не только увеличение размеров ствола, ветвей, корневой системы, но и изменяется внешний облик растения, форма его кроны, толщина корки, наблюдается сдвиг их половой дифференциации. Так, у *Pinus sylvestris* у средневозрастных и припевающих деревьев образуется относительно меньшее число мужских колосков, чем женских, тогда как у старых, перестойных, наоборот, преобладает мужской тип сексуализации.

У древесных растений на возрастную изменчивость накладывается сезонная, связанная с годовыми циклами, с повторением

определенных фаз развития. Наиболее ярким примером сезонной изменчивости является наличие у древесных растений рано- и поздне-распускающихся форм.

Экологическая изменчивость отражает воздействие на растение совокупности условий внешней среды. Яркими примерами экологических вариаций у древесных растений являются болотные формы *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica* на каменистых обнажениях, солонцовые формы *Quercus robur* и т.д.

Географическая форма изменчивости является результатом хромосомной дифференциации вида, его популяционной структуры.

Гибридогенная изменчивость наблюдается в зонах интрогрессивной гибридизации, в районах контакта ареалов двух близкородственных видов. В зоне интрогрессивной гибридизации растения одного вида скрещиваются с растениями другого вида, полученные гибриды скрещиваются как между собой, так и с исходными родительскими особями. В результате интрогрессивной гибридизации происходит таким образом взаимопроникновение генов одного вида в геном другого.

Гибридные комплексы зоны интрогрессивной гибридизации нередко описываются в ранге отдельных видов. Такими видами, например, являются *Picea × fennica* (результат интрогрессивной гибридизации *Picea abies* и *P. obovata*) и *Larix × czekanowskii* (гибридный комплекс между *Larix sibirica* и *L. gmelinii*).

Естественная гибридизация широко распространена в мире древесных растений, особенно это касается растений, культивируемых в ботанических садах. Здесь близкородственные виды, в природе географически изолированные друг от друга, произрастают на одной территории и легко скрещиваются между собой (Коропачинский, Милютин, 2006). Например, в роде *Spiraea*, из описанных 90 видов, примерно треть – гибриды, некоторые из которых широко распространены как высоко декоративные кустарники (*Spiraea × bumalda* – гибрид между *S. japonica* и *S. albiflora*, *S. × arguta* – гибрид между *S. thunbergii* и *S. multiflora*). Широко распространенный в озеленении *Populus × berolinensis* является естественно возникшим в коллекции Берлинского ботанического сада гибридом между сибирским *P. laurifolia* и местным *P. nigra*.

Приведенные примеры говорят об идущих в настоящее время в ботанических садах процессах симпатрического видообразования.

Диссимметрическая форма изменчивости, которая была выделена А.В. Хохриным, проявляется в левизне-правизне строения

метамерных органов древесных растений. Его исследованиями (Хохрин, 1977), проведенными на *Pinus sylvestris* и *P. pallasiana*, было установлено, что стереоморфы скоррелированы с важнейшими биологическими и хозяйственно ценными свойствами древесных растений, а именно их адаптивностью, устойчивостью, ростом и плодоношением.

Адаптивные свойства стереоморфных форм древесных растений к изменениям режима освещения позднее были проверены в условиях контролируемого опыта на *Larix sukaczewii* (Петров, 2000). Суть эксперимента заключалась в том, что однолетние сеянцы лиственницы были высажены как в открытом грунте (контроль), так и в специально построенных трех вегетационных домиках размером 3,0×4,0×2,5 м. Степень освещенности в домиках регулировалась частотой набивки реек, что дало возможность выращивать растения в условиях 25 %, 50 % и 75 % освещенности.

Результаты четырехлетнего опыта показали, что у лиственницы, как и у сосен в опытах А.В. Хохрина, между левизной-правизной осевых и боковых побегов существует определенная связь: левые образуют больше левых, правые – больше правых побегов. Это очень четко проявляется в условиях высокой степени освещенности.

С ухудшением условий освещения у растений лиственницы левой формы по осевому побегу происходит сокращение в кроне доли левых побегов и увеличение числа правых. У растений правой формы закономерность обратная: увеличивается доля левых и сокращается доля правых побегов. Следовательно, при недостатке света у такого светолюбивого вида, каковым является лиственница, крона становится симметричной, т.е. наступает численное равенство в кроне левых и правых побегов.

Древесные растения отличаются очень большим количеством одноименных органов: листьев, цветков, плодов, шишек, семян, побегов, корней. С увеличением возраста растения увеличивается и количество этих метамеров, обладающих определенной изменчивостью в пределах особи. Эту изменчивость С.А. Мамаев предложил назвать *эндогенной*.

Выделение эндогенной изменчивости как специальной категории необходимо в связи с тем, что ее недооценка может повлечь за собой серьезные методические просчеты при изучении внутривидовой изменчивости древесных растений. Определение уровня эндогенной изменчивости того или иного признака должно быть обязательным начальным этапом при изучении его изменчивости в популяции.

2.3. Ареал вида

Виды древесных растений закономерно распределены по земной поверхности и приурочены к определенным территориям, при этом одни виды встречаются очень широко, другие произрастают на незначительных участках. Все виды имеют свои ареалы.

Ареал (от лат. *area* – площадь, пространство) – это часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид или группа растений. Ареал вида объединяет все конкретные местонахождения его, т.е. все точки земной поверхности, где этот вид найден (Толмачев, 1974).

В зависимости от характера размещения растений в области своего произрастания ареалы могут быть сплошными, ленточными и разорванными.

Сплошных ареалов в буквальном смысле не существует. Критерием сплошного расселения вида является его регулярная встречаемость на всех соответствующих его жизненным требованиям местобитаниях. Сплошные ареалы имеют многие лесообразующие виды, например, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Quercus robur*, *Betula pendula* и многие другие. На границах сплошного расселения у древесных растений ареалы часто принимают мозаичный характер (*Quercus robur* в Предуралье) или ленточный (ленточные боры *Pinus sylvestris* на Алтае и в Северном Казахстане, пойменные дубравы *Quercus robur* по Каме и Вятке).

Ленточные ареалы характерны для видов – образователей пойменных лесов. Такие ареалы имеют чаще всего виды рода *Populus*, исключая *P. tremula*, и древовидные формы род *Salix* (рис. 4).

Разорванные, или дизъюнктивные, ареалы имеют виды древесных растений, у которых область произрастания распадается на отдельные, часто далеко географически изолированные островки. Подобные ареалы имеют, например, *Salix caprea*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Hippophaë rhamnoides*.

При длительной изоляции в островных популяциях видов с дизъюнктивными ареалами эволюционные процессы могут привести к возникновению новых видов (аллопатрическое видообразование), которые получили название викарирующих (викарных), замещающих. Так, например *Corylus avellana* замещается в лесах Забайкалья и Дальнего Востока *C. heterophylla*, викарными являются европейский *Acer platanoides* и дальневосточный *A. mono*, северо-американский

Juglans cinerea и дальневосточный *J. mandshurica*, сибирская *Spiraea salicifolia* и северо-американская *S. douglasii*.



Рис. 4. Насаждение *Populus nigra* в пойме реки Вятка

Сами древесные растения в зависимости от широты их ареалов подразделяются на эврихорные виды (от греч. *eury* – широкий, *choros* – место), стенохорные (от греч. *stenos* – узкий, тесный) и эндемики.

Растения эврихорные, растения с широким ареалом – виды, распространенные на огромных территориях одного или двух смежных континентов, часто в пределах нескольких природных зон (*Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Betula pendula*).

Растения стенохорные, растения с узким ареалом – виды ограниченного распространения на части континента со сравнительно однородным комплексом условий местопроизрастания (*Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*).

Эндемичные растения, или эндемики – это виды с очень узкими ареалами, охватывающими ограниченную территорию, приуроченную к какому-то определенному флористическому району и не произрастающие нигде более, например, *Microbiota decussate* – эндемик

Сихотэ – Алия, *Pinus pityusa* – эндемик Черноморского побережья Кавказа и Крыма, *Picea orientalis* – эндемик Западного Кавказа.

Для характеристики видов в современной ботанической географии используется несколько систем оценок ареалов.

В системе широтных поясов различают виды арктические, бореальные, неморальные, степные, пустынные и плюризональные (т. е. распространенные в нескольких широтах).

В системе долготных поясов виды разделяются на западноевропейские, центральноевропейские, восточноевропейские, дальневосточные, североамериканские, плурирегиональные (космополитные) и т. д.

В системе высотных поясов сгруппированы равнинные, субмонтанные, монтанные (т.е. горные, с подразделением их на субальпийские, альпийские и нивальные) виды.

Ареалы видов, приуроченных к арктическому поясу Северного полушария, называются *циркумполярными* (*Betula nana*, многие кустарничковые виды рода *Salix*). Ареал видов, охватывающих тропический пояс, называется *пантропическим*.

Ареалы древесных растений индивидуальны и не есть нечто застывшее. Они динамичны и находятся в постоянном движении. Размеры и формы ареалов зависят от многих факторов, среди которых можно назвать биологические особенности видов, климатические и физико-географические особенности региона, деятельность человека.

Биологические особенности видов. В качестве примера можно взять два вида тополя: *Populus nigra* – вид с ленточным ареалом и *Populus tremula* со сплошным. У обоих видов семенное возобновление возможно только на обнаженных и влажных субстратах, не имеющих травяного покрова. Подобные условия тополя находят в поймах рек, после окончания половодья, когда обнажаются свежие песчано-илистые отложения. Время созревания плодов и рассеивания семян как раз совпадает со сходом паводковых вод. Отсюда тесная связь тополей с поймами рек и ленточный характер их ареалов. Но почему тогда у *Populus tremula* ареал сплошной? Это объясняется тем, что данный вид в природе во многих случаях размножается вегетативным путем, дает многочисленные корневые отпрыски с последующим образованием клоновых насаждений. Семенное поколение появляется только на горячих, что позволило осине покинуть поймы рек и выйти на водоразделы.

Климатические факторы. Огромное влияние на формирование ареалов древесных растений имел ледниковый период и изменение климатических условий в послеледниковую эпоху (в голоцене).

В зависимости от стадии формирования климата М.И. Нейштадт (1957) выделяет:

– *поздний голоцен* – 0–2500 лет тому назад (0–500 лет слои с господством пыльцы видов рода *Picea*, *Betula* и *Pinus sylvestris*, 500–2500 лет слои с господством пыльцы видов рода *Picea* в верхних слоях отложений – субатлантический период развития климата);

– *средний голоцен* – 2500–7700 лет (слои с наибольшим содержанием пыльцы широколиственных видов и видов рода *Alnus* – суббореальный и атлантический период развития климата);

– *ранний голоцен* – 7700–9800 лет (слои с господством пыльцы *Pinus sylvestris* и видов рода *Betula* – бореальный период);

– *древний голоцен* – 9800–12000 лет тому назад (слои с господством пыльцы видов рода *Picea* в нижних слоях отложений – субарктический и часть арктического периода).

За весь послеледниковый период ареалы древесных растений сильно менялись. У одних видов размеры ареалов увеличивались (прогрессирующие ареалы), у других сокращались (регрессирующие ареалы), у третьих оставались без изменения (ареалы статичные).

В древнем голоцене *Pinus sylvestris* занимала не более половины своего современного ареала. Центрами ее массового распространения были Русская равнина и Западно-Сибирская низменность. Начавшееся в Восточной Сибири в раннем голоцене её продвижение к Тихому океану продолжается до настоящего времени. Следовательно, распространение сосновых лесов в России происходит в направлении с запада на восток. Со среднего голоцена началось усиленное распространение в Западной Сибири *Pinus sibirica*, продвигавшегося с юга. Максимального обилия он достиг здесь в позднем голоцене. С конца среднего голоцена начал энергично продвигаться к северу и *Pinus koraiensis*. Наибольшее его обилие также приходится на поздний голоцен. В естественных условиях он продолжает распространяться и сейчас.

Picea abies в древнем голоцене имела прогрессирующий ареал, в раннем голоцене – регрессирующий и затем снова, в позднем голоцене – прогрессирующий.

Весьма показательна история изменения ареалов широколиственных древесных растений. Ареалы данных видов в среднем голоцене начали расширяться и обилие их видов в составе лесов увеличиваться. В середине этого периода (около 6 тыс. лет назад) в приполярье температура воздуха не снижалась ниже нуля градусов по

Цельсию, они достигли максимального распространения и обилия, после чего к концу среднего голоцена началось сокращение их ареалов и роль в лесообразовании. Так, например, ареал *Quercus robur* начал расширяться в раннем голоцене (Восточноевропейские леса..., 2004) и доходил на севере до Кольского полуострова и верховьев Печоры; на юге до Южного Урала. В среднем голоцене ареал его еще больше расширился; на севере до севера Кольского полуострова, низовий рек Мезени и Печоры, на востоке до Тобола. В позднем голоцене дуб исчезает на Кольском полуострове. За последние 500 лет ареал дуба существенно сократился. Дуб отсутствует на территории Карелии, Архангельской области и Коми, нет его и в долине реки Тобол (рис. 5).

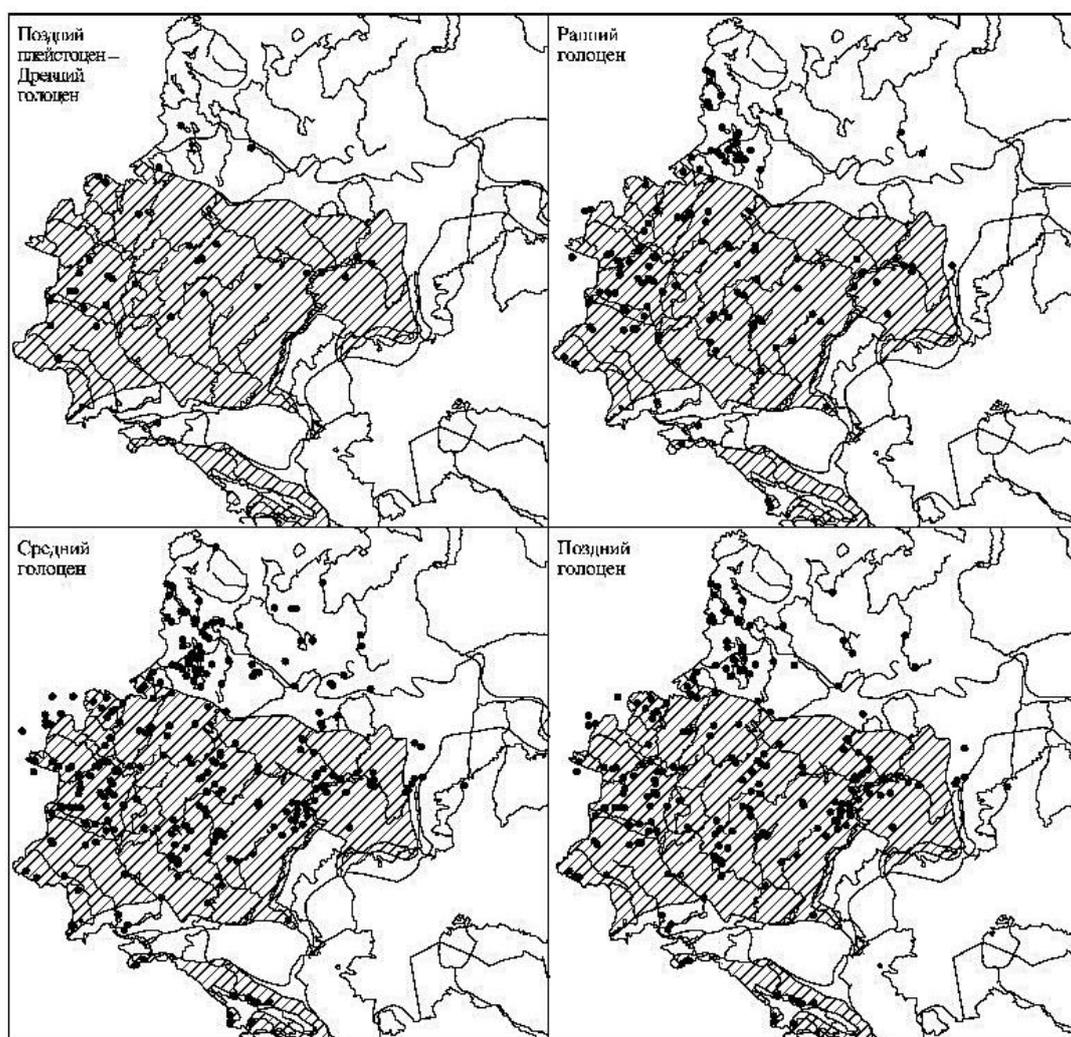


Рис. 5. Распространение дуба в голоцене: кружки – месторасположение находок; косая штриховка – современный ареал*

* Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность, 2004.

Таким образом, к видам с прогрессирующим в настоящее время ареалом относятся *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *P. koraiensis*, *Picea abies* и многие другие. Регрессирующие ареалы имеют *Quercus robur*, *Q. mongolica*, *Corylus avellana* и др. Ареалы дубов были прогрессирующими в раннем и среднем голоцене, а регрессирующие – в позднем голоцене, то же касается и типичных спутников дуба – видов *Tilia*, *Ulmus* *Corulus*.

Ареал *Abies sibirica* в древнем голоцене простирался от Забайкалья до Среднего Урала. Лишь в среднем голоцене произошло заметное ее продвижение к западу от Урала: на правобережье Камы и в районе верхнего течения Печоры. В среднем же голоцене пихта достигла своей современной восточной границы. В позднем голоцене границы ареала стабилизировались и остались практически без изменения. *Abies sibirica* – вид со статичным типом ареала.

Ареал *Abies sibirica* в древнем голоцене простирался от Забайкалья до Среднего Урала. Лишь в среднем голоцене произошло заметное ее продвижение к западу от Урала: на правобережье Камы и в районе верхнего течения Печоры. В среднем же голоцене пихта достигла своей современной восточной границы. В позднем голоцене границы ареала стабилизировались и остались практически без изменения. *Abies sibirica* – вид со статичным типом ареала.

Физико-географические условия региона. Мозаичный и ленточный характер расселения видов со сплошными ареалами на их границе во многом определяется как их биологическими особенностями, так и физико-географическими условиями территории. Например, ленточный характер ареала *Quercus robur* на северном пределе его распространения объясняется отепляющим влиянием крупных рек на температурный режим их поймы. Это позволяет сравнительно теплолюбивому виду по долинам крупных рек продвинуться далеко на север (рис. 6).

Ареал *Picea abies* в Европе дизъюнктивный и состоит из трех крупных, разделенных между собой частей: равнинной, охватывающей Восточную Европу до Урала, карпатской и альпийской. Равнинная часть ареала отделена от карпатской долинами Вислы, Буга и Припяти, карпатская в свою очередь отделена от альпийской долиной Дуная. Разъединение ареала в Европе объясняется климатическими (степень увлажнения территории) и почвенно-гидрологическими условиями полос дизъюнкции (Юркевич и др., 1971).



Рис. 6. Дубрава в пойме реки Вятка

На мозаичность ареалов на границах расселения видов могут влиять крупные формы рельефа. Так, своеобразным лесным островом недалеко от слияния Иртыша с Обью среди плоской равнины (ширина долины Оби и Иртыша здесь от 20 до 50 км, а притоков – до 15–35 км) возвышаются так называемые Ханты-Мансийские холмы (Самаровский останец), своеобразный оазис в среднетаежных условиях. Здесь на нетипичных для данного региона дерновых почвах при отепляющем влиянии вод Оби и Иртыша (среднемесячная температура воды летом оказывается на 2–4 градуса выше температуры воздуха) сформировались растительные сообщества с участием видов растений более характерных для южной тайги, например, таких видов, как *Alnus incana* и *Cotoneaster melanocarpus*.

Значительное влияние на размеры ареалов древесных растений в настоящее время оказывают антропогенные факторы. Так, благодаря интродукционной деятельности мы сохраняем редкие виды от их полного исчезновения и увеличиваем область их произрастания (экземпляров *Cotoneaster lucidus*, краснокнижного вида, эндемика Прибайкальской тайги в озеленении Екатеринбурга значительно больше, чем в дикой природе). Но при неправильном, неграмотном подходе к использованию природных ресурсов с каждым годом увеличивается список видов нуждающихся в охране. Мы всегда должны помнить высказывание А. Гумбольдта «*Человеку предшествуют леса, его сопровождают пустыни*». Так основной причиной, определяющей южную границу ареала дуба, по представлению многих авторов (Восточноевропейские леса..., 2004), является воздействие человека.

В зависимости от влияния человека различают *ареалы первичные, или естественные*, неизмененные деятельностью человека и *ареалы вторичные*, сформировавшиеся в результате случайного заноса или интродукции.

Отрицательная деятельность человека, как правило, усиливает воздействие на растения природных катаклизмов. Показательна в этом плане история Мортговской корабельной дубравы на крайнем востоке республики Татарстан. Здесь когда-то росли деревья *Quercus robur* в четыре обхвата, но хищническая вырубка деревьев с последующим неграмотным ведением хозяйства привели к резкому сокращению площади дубравы. Суровые зимы 1941–1942 гг. и 1978–1979 гг. довершили «хозяйственную» деятельность человека и привели практически к полной гибели дубравы (Гаянов, 2001). Общая площадь первичного ареала вида заметно сократилась.

3. ИНТРОДУКЦИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Под *интродукцией* (от лат. *introduction* – введение) понимается целенаправленная деятельность человека по введению в культуру в данном естественно-историческом районе, где они ранее не произрастали, новых родов, видов, сортов и форм растений.

Интродуцированные растения называются *интродуцентами*, или экзотами, в свою очередь местные – *аборигенными*, или *автохтонными*.

Интродукция как деятельность человека своими корнями уходит в глубокую древность, она ровесница земледелия и всегда предшествовала началу культивирования того или иного растения. Современное разнообразие культивируемых растений – результат осуществлявшейся на протяжении тысячелетий интродукции растений. Ярким примером интродукции в древности может служить завоз древними египтянами декоративных растений из страны Пунт (территория современной Эфиопии) с последующим их выращиванием в дворцовых и храмовых садах.

Интродукция – это практическая деятельность человека, связанная с конкретными утилитарными задачами. В целом интродукционная деятельность человека в настоящее время направлена на обогащение видового, сортового и формового разнообразия культивируемых видов растений, а также на сохранение генофонда растительного мира в искусственных резерватах (ботанических садах, арборетумах и т.д.). Что касается интродукции древесных растений, то здесь основными задачами являются повышение продуктивности лесов, создание устойчивых лесомелиоративных насаждений, расширение ассортимента декоративных видов в садово-парковом и ландшафтном строительстве, подбор ассортимента видов древесных растений, пригодных для рекультивации нарушенных земель.

Используемые в практике лесного хозяйства с целью повышения продуктивности лесов, интродуценты могут быть объединены в три группы.

1. Интродуценты, которые превосходят аборигенные виды своими размерами и накапливаемыми запасами древесины. В этой группе несомненно лидируют по площади создаваемых лесных культур в Европейской части нашей страны *Larix sukaczewii*, *L. sibirica* и *L. decidua*. Старейшие культуры *Larix sukaczewii* в нашей стране – это знаменитая Линдуловская роща под Петербургом, созданная

Ф.Г. Фокелем посевом в 1738 г. По данным сплошного учета 1994 г., эти культуры в возрасте 256 лет (1,9 га, на момент учета 1,5 га) имели среднюю высоту – 41,0 м, средний диаметр – 52,4 см, число деревьев на 1 га – 339 и запас древесины 1284 м³/га. Состав 10 Лц. Из пересаженных Ф.Г. Фокелем лиственниц посева 1732 г. одна, названная в 1995 г. его именем, имеет размеры: высота 51,5 м, диаметр 100 см (Редько, 2002). В возрасте 186 лет запас этого насаждения составлял 1600–1700 м³/га (Редько, 1984).

В Среднем Поволжье культуры *Larix sibirica* в возрасте 45 лет имеют запас древесины более 700 м³/га (Дерюга, Мурзов, 1977).

В Средней полосе России очень удачными оказались лесные культуры *Larix decidua*, созданные К.Ф. Тюрмером. На некоторых участках этих культур в 123-летнем возрасте деревья достигали высоты 43 м и диаметра 72 см, запас древесины 1500 м³/га (Дроздов, 1989).

В этой группе весьма перспективны также сортовые тополя.

2. Интродуценты, отличающиеся своей скороспелостью, у которых кульминация приростов по запасу приходится на более ранний возраст по сравнению с аборигенными видами. Примером таких интродуцентов может служить североамериканская *Pinus contorta*. Опыт массового культивирования данного вида в Скандинавских странах и опытные посадки на северо-западе Европейской части России показал, что интродуцент в одних и тех же условиях местопроизрастания в первые 35–40 лет обладает большей, чем аборигенная *Pinus sylvestris*, энергией роста. В возрасте 40 лет она накапливает запас древесины до 400 м³/га, что в среднем на 15–20 % превышает запасы *Pinus sylvestris*. Это обстоятельство позволяет рекомендовать *Pinus contorta* для выращивания в культурах плантационного типа с возрастом рубки 40 лет (Калуцкий и др., 1986).

3. Интродуценты по своим общим характеристикам (высота и диаметр ствола, накапливаемые запасы древесины и ее качество) явно не превосходят аборигенные виды, но отличаются от них степенью своей устойчивости к условиям среды, к воздействию, грибов, насекомых и т.д. Хорошим примером интродуцентов данной группы может служить североамериканский *Quercus rubra*, который в отличие от европейского *Q. robur*, практически не повреждается мучнистой росой, вызываемой сумчатым грибом *Microsphaera alphitoides*. Во многих регионах, в частности в странах Прибалтики, в Белоруссии и Украине, по этой причине при создании лесных культур отдают предпочтение *Q. rubra*.

В защитном лесоразведении среди используемых древесных растений преобладают интродуценты, особенно в лесостепной и степной зонах.

Но наиболее широко используется интродукция для обогащения ассортимента культивируемых декоративных растений. В садово-парковом и ландшафтном строительстве, любительском декоративном садоводстве интродуценты по своей численности и широте использования явно превосходят аборигенные виды. Например, удельный вес интродуцентов в составе городских зеленых насаждений в центральной части г. Екатеринбурга более 75 %, а в некоторых лесопарках более 50 %. Также велика доля интродуцентов среди древесных растений, используемых при рекультивации нарушенных земель.

Интродуценты, культивируемые вне своего естественного первичного ареала, часто попадают в новые для них условия окружающей среды (на поверхности планеты в принципе нет двух мест с буквально сходными почвенно-грунтовыми и природно-климатическими условиями), к которым они должны приспособиться, акклиматизироваться.

Акклиматизация – суммарная реакция интродуцированных растений на изменившиеся условия, которая позволяет им закрепиться в новом месте произрастания, адаптироваться к местным условиям среды.

Растения считаются акклиматизировавшимися, когда они цветут, плодоносят и дают всхожие семена, что позволяет нам получить растения из семян местной репродукции.

Некоторые акклиматизировавшиеся виды способны размножаться и формировать устойчивые популяции в районе интродукции, входить в состав природной флоры новой родины, возобновляясь без помощи человека. Этот процесс «дичания», спонтанного вхождения в состав растительных сообществ района интродукции, называется *натурализацией* (Лапин, 1972).

Натурализация интродуцентов свидетельствует об их полной акклиматизации в новых для них условиях и чаще всего происходит на антропогенно нарушенных территориях (рис. 7). Поэтому количество натурализовавшихся видов может служить оценкой степени деградации растительных сообществ.

Как явление натурализация может быть оценена как положительно, так и отрицательно. В случаях, когда интродуценты занимают свободные экологические ниши и не конкурируют с аборигенными видами, их натурализация приводит к обогащению видовой разнообразия растений, например в лесопарковой зоне крупных городов. Так,

в лесопарках г. Екатеринбурга в сосновых лесах ярус подлеска выражен слабо. И широко распространившиеся в подлеске и нижнем ярусе древостоя *Cotoneaster lucidus* и *Malus baccata*, не конкурируя с аборигенными *Sorbus aucuparia* и *Viburnum opulus*, которые встречаются сравнительно редко, существенно повышают эстетические и санитарно-гигиенические свойства насаждений.



Рис. 7. Заросли *Hippophaë rhamnoides* в сосновых молодняках в пригородных лесах г. Чайковский, Пермского края

Отрицательная сторона натурализации связана с тем, что многие натурализовавшиеся виды с увеличением антропогенного пресса на растительные сообщества начинают вытеснять аборигенные виды и занимать ключевые экологические ниши в природных сообществах, содействуя дальнейшей их деградации. Подобное активное распространение чужеродных видов получило название *инвазии*. Наиболее ярким примером типичного инвазионного вида является *Acer negundo* (рис. 8). Данный вид встречается не только как типичный сорняк в урбанизированных условиях, но и он активно расселяется, например, в поймах рек и в лесных культурах. Так же себя ведет в Волго-Ахтубинской пойме *Fraxinus pennsylvanica*, который иногда в пойменных лесах вытесняет *Salix alba*. Практически все сорные растения превратились в *Amelanchier spicata* и *Hippophaë rhamnoides*. Последнюю можно встретить по нарушенным территориям в Западной Сибири до северных границ средней тайги. На черноморском побережье Кавказа нежелательными являются целые рода древесных растений, таких как *Amorpha* и *Pueraria* (Карпун, 2004).



Рис. 8. *Acer negundo* совместно с *Corylus avellana* в подлеске смешанных лесов Нижнего Прикамья. Республика Татарстан

Все возрастающее число инвазионных видов растений представляет в настоящее время угрозу для исходного биоразнообразия отдельных регионов.

Общий ущерб от инвазионных видов различных групп живых организмов составляет в настоящее время порядка 5 % мировой экономики. В нашей стране 52 наиболее злостных и широко распространенных инвазионных вида растений, включая 9 видов древесных, занесены в Черную книгу флоры Средней России (Виноградов и др., 2009).

Интродукция, как и любая другая деятельность человека в природных экосистемах из каких бы благих пожеланий она не исходила, всегда несет элемент нарушения хода естественных процессов.

При интродукции растений всегда велик также риск заноса с исходным материалом новых для региона вредителей и болезней растений, что иногда приводит к экологическим катастрофам. Так, интродукция китайского *Castania moliissima* в Северной Америке привела к гибели аборигенного *C. dendata*, так как с интродуцентом был занесен грибок *Endotia parasitica*, к которому американский вид оказался не резистентен. Все попытки борьбы с грибком оказались безуспешными. За период с первого обнаружения поражения каштанов (в 1904 г. до, примерно, 1954 г.) заболевание распространилось по всему ареалу каштана. Вымирание этого вида считается величайшей ботанической катастрофой в истории человечества (Небел, 1993).

Не менее показательна также современная история практической гибели на Черноморском побережье Кавказа эндемичного самшита колхидского (*Buxus colchica*), пораженного бабочкой-огневкой (*Cydalima perspectalis*), родом из Восточной Азии (рис. 9). У нас она обитает на Дальнем Востоке.

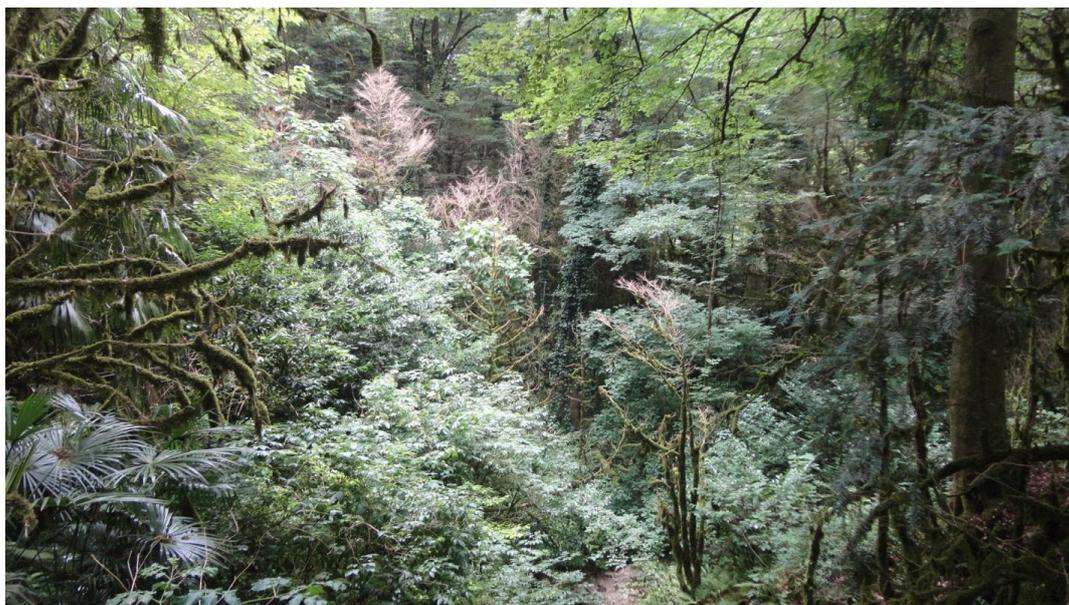


Рис. 9. Гибель самшита в Хостинской Тисо-самшитовой роще

В Европу бабочка предположительно попала в 2006 г. с завезенным в Южную Германию посадочным материалом из Китая. И уже через 2–4 г. самшитовая огневка стала экологической проблемой на всей территории произрастания и культивирования *Vixus sempervirens*. В 2012 г. огневка попала на территорию Краснодарского края. Её появление связано с завозом саженцев самшита из Италии для озеленения объектов Олимпиады в Сочи. Здесь на Черноморском побережье Кавказа бабочка, не имея естественных врагов, успевает за год давать 3–4 поколения, и уже в 2016 г. из 1528 локальных популяций самшита южного макросклона Кавказа выжили лишь отдельные группы растений в долине реки Шахе (Демидова, Ерёмкин, 2017).

В естественных, ненарушенных деятельностью человека экосистемах взаимоотношения «паразит – хозяин» являются одним из важных факторов поддержания равновесия в системе, так как в процессе длительной коэволюции (взаимоприспособления) паразитов и хозяев вырабатываются специальные механизмы, которые позволяют им устойчиво сосуществовать совместно. При заносе же паразитов в новые районы, где у их потенциальных хозяев отсутствуют механизмы защиты от паразитов, мы как раз наблюдаем подобные, выше описанным, биологические катастрофы. Этим же объясняется устойчивость *Quercus rubra* к мучнистой росе по сравнению с *Q. robur*. Американский вид иммунен к мучнистой росе, это его «родной» патоген, а европейский оказался к нему неустойчив. И в настоящее время мы видим кое-где постепенное замещение в лесах *Q. robur* на *Q. rubra*.

4. ЭКОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Любой живой организм в среде своего обитания подвергается одновременному воздействию самых разнообразных факторов внешней среды различной природы.

Раздел биологии, изучающий взаимоотношения живых организмов с их окружающей средой, называется *экологией*, а факторы внешней среды, оказывающие воздействие на живые организмы, соответственно *экологическими*.

Общая экология занимается изучением экологических систем разного уровня организации и принято ее подразделять на несколько отраслей, среди которых нас в первую очередь интересуют вопросы аутэкологии и синэкологии.

Аутэкология изучает взаимоотношения представителей конкретного вида с окружающей его средой, определяет пределы устойчивости и предпочтения вида по отношению к различным экологическим факторам и исследует действие среды на морфологические и физиологические особенности организмов.

Синэкология анализирует отношения между сообществами живых организмов и комплексов факторов внешней среды (иногда рассматривается как синоним биогеоценологии).

В данном разделе курса дендрологии рассматриваются в основном вопросы уровня аутэкологии.

В природе все экологические факторы, воздействующие на древесные растения, представляют собой сложный взаимосвязанный комплекс и создают *условия местопроизрастания* для того или иного вида. А амплитуда варьирования экологических факторов, при которых определен вид растения может существовать, называется *условием существования* вида, областью его устойчивости. Последний термин в общей экологии часто определяется как *экологическая валентность*.

Минимально и максимально переносимые значения фактора, при которых возможно существование вида, называются *кардинальными точками*, ограничивающими область устойчивости вида по отношению к данному фактору. Внутри этой области выделяется зона оптимума, в пределах которой значение рассматриваемого фактора является оптимальным для растений данного вида. Отклонение значений фактора от зоны оптимума определяет зону угнетения (зону

пессимума), условия среды становятся экстремальными для жизнедеятельности растения.

Если в комплексе взаимосвязанных факторов, определяющих условия существования вида, значение какого-либо из них будет находиться в зоне пессимума, то этот фактор обуславливает угнетение жизнедеятельности растения вплоть до невозможности его произрастания, даже при оптимальных значениях остальных факторов. Такой фактор, определяющий возможность нормального роста и развития растения, называется *лимитирующим*.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно и среди которых большую роль играет какой-либо лимитирующий фактор, называется *комплексным градиентом*. Комплексные градиенты, как правило, формируются косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря или географической широте.

Комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру растительных сообществ в большей степени, чем другие, называются *ведущими*.

В лесной зоне основу ведущего градиента составляет обеспеченность почв питательными веществами, в зоне тундры – количество тепла, в степи – комплексный градиент объединяет экологические факторы, связанные с увлажнением (Миркин и др., 2001).

В зависимости от широты области устойчивости, величины экологической валентности наши древесные растения можно подразделить на *стенотопные и эвритопные виды*. Стенотопные виды – виды с низкой экологической валентностью, способны выносить лишь ограниченные вариации экологических факторов. Типичным стенотопным видом является *Alnus glutinosa*, произрастающая только на богатых почвах с избыточным и проточным увлажнением (рис. 10). Примером эвритопного вида является *Pinus sylvestris*, произрастающая в широком диапазоне условий местопроизрастания от верховых болот до сухих песчаных почв, от лесотундры до степи.

Совокупность всех экологических факторов, воздействующих на растения с учетом конкурентных взаимоотношений в сообществах и местах конкретного вида в сообществе, определяет *экологическую нишу* вида древесного растения. *Экологическая ниша – величина интегральная*.

Различают три вида ниши – фундаментальная, реализованная и регенерационная (Миркин и др., 2001).

Фундаментальная – ниша, занимаемая видом при отсутствии конкуренции, теоретически возможная. Фундаментальные ниши очень широкие.

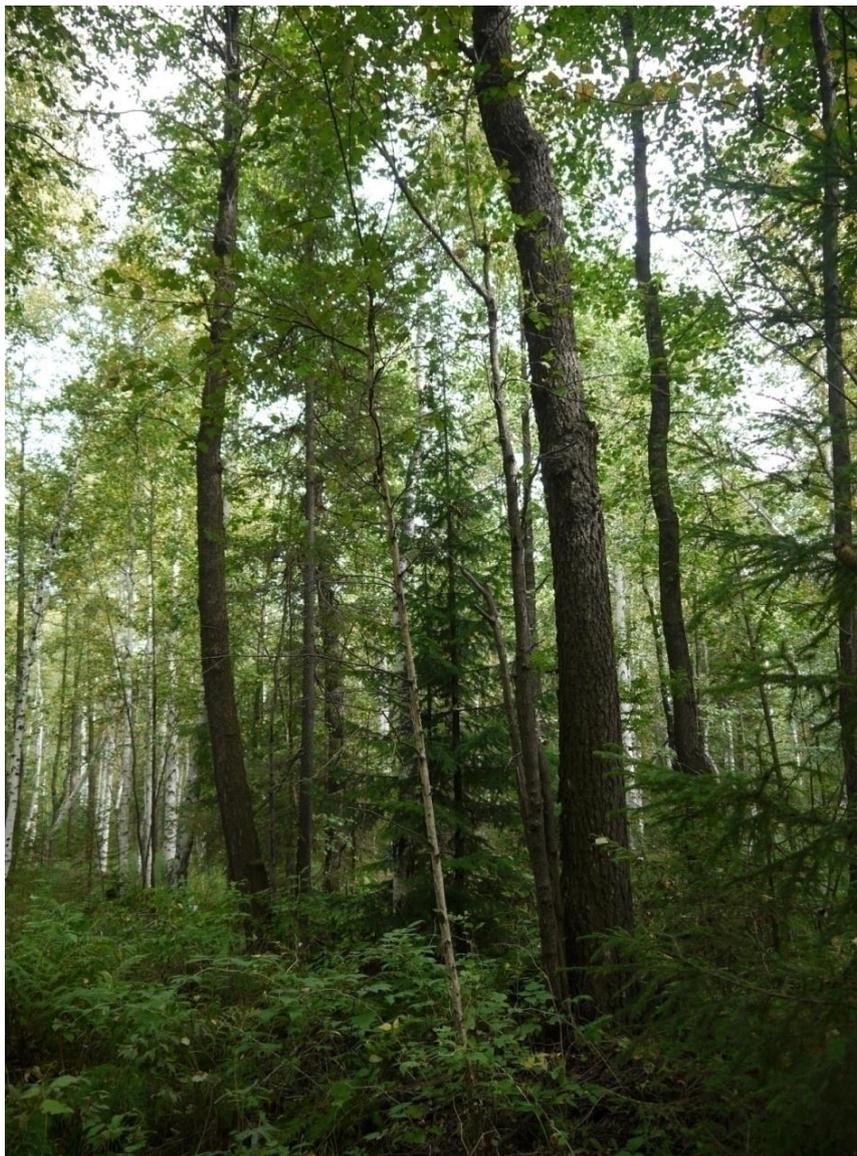


Рис. 10. *Alnus glutinosa* – типичный стенотопный вид

Реализованная ниша – часть фундаментальной, которую вид занимает при наличии конкуренции с прочими видами, действительно реализованная в природе. У видов стенотопных часто реализованная и фундаментальная ниши совпадают, как, например, у *Fraxinus excelsior*, *Fagus orientalis* и *Alnus glutinosa*. У эвритопных видов (*Pinus sylvestris*) реализованная ниша значительно уже фундаментальной.

Регенерационная ниша – набор условий, позволяющий развиваться из семени новому растению. (Например, у пойменных видов родов *Populus* и *Salix* регенерационная ниша – свежие влажные отложения аллювия вдоль берега рек. При формировании здесь травяного покрова легкие семена древесных растений не смогут достичь почвы и прорасти).

По своей природе и специфике действия на растения все экологические факторы принято подразделять на три основные группы (табл. 1).

Таблица 1

Классификация экологических факторов

Группы экологических факторов		Экологические факторы
I	Абиотические 1. Климатические 2. Эдафические 3. Орографические	Свет, тепло, вода, воздух. Механический состав почвы, температурный режим и режим влажности, плодородие, реакция почвы Факторы рельефа
II	Биотические	Фитогенные, зоогенные, грибы и микроорганизмы
III	Антропогенные	Факторы среды, связанные с деятельностью человека

4.1. Климатические факторы

Свет – один из важнейших для жизни древесных растений абиотических факторов среды, что определяется его ролью в процессах фотосинтеза.

В умеренных широтах Земного шара сквозь атмосферу проникает и доходит до листового аппарата растений порядка 47 % солнечной радиации (в тропиках до 70 %). Все остальное частично отражается от верхних слоев атмосферы и уходит в космическое пространство (порядка 34 %) и поглощается облаками и самой атмосферой. С видимой частью солнечной радиации почти полностью совпадает фотосинтетически активная радиация (длина волны от 380 до 710 нм), которая является энергетическим фактором фотосинтеза (Лархер, 1978).

Максимальная активность фотосинтеза у разных видов древесных растений наблюдается при различном уровне освещенности (табл. 2).

Все наши древесные растения, исходя из данных выше приведенной таблицы, мы можем условно подразделить на *светлюбивые* и *теневыносливые*. У светлюбивых древесных растений (гелиофитов) максимальная активность фотосинтеза наступает при полной солнечной освещенности. У теневыносливых (факультативных гелиофитов) максимальная активность фотосинтеза наблюдается при 30–50 % степени освещенности. *Тенелюбивых растений (сциофитов) среди древесных нет.*

Таблица 2

Влияние света на интенсивность фотосинтеза у древесных растений
(мг CO₂ на 1 г сырого веса листьев)*

Виды древесных растений	Освещение от полного солнечного света, в %		
	1	30	100
<i>Pinus sylvestris</i>	-0,08	2,1	3,3
<i>Larix sibirica</i>	-0,06	3,1	4,4
<i>Picea abies</i>	-0,06	1,6	1,7
<i>Abies sibirica</i>	0,13	3,4	2,6
<i>Betula pendula</i>	0,18	6,0	9,4
<i>Salix alba</i>	0,03	4,2	8,0
<i>Acer platanoides</i>	0,54	4,9	5,0
<i>Tilia cordata</i>	0,69	6,3	8,3

* Б.А. Рубин, 1971

Свет является формообразующим фактором (сравним форму дерева *Pinus sylvestris*, выросшего в лесу и на открытом месте), поэтому по внешним морфологическим признакам мы довольно хорошо можем оценить степень светолюбия того или иного вида древесного растения. Этими признаками являются: степень ажурности кроны и густота облиствения (охвоения), степень очищения ствола от сучьев, толщина коры и корки и степень ее трещиноватости. Также светолюбие можно оценить по степени угнетения подроста и быстроты самоизреживания молодняков. С возрастом древесные растения становятся более светолюбивыми. На более богатых почвах степень светолюбия снижается.

У светолюбивых древесных растений более светлая окраска листьев, меньшее общее содержание хлорофилла. Листья более ксероморфные с более развитой палисадной паренхимой. Приспособленность растений к свету малой интенсивности находит свое выражение в значительно более высоком содержании хлорофилла. В среднем у светолюбивых древесных растений содержание хлорофилла (в г/кг сырого веса листьев) составляет 1,08 у хвойных и 1,38 у лиственных, а у теневыносливых 2,04 у хвойных и 5,43 у лиственных (Рубин, 1971). Большое содержание пигментов в листьях и хвое позволяет теневыносливым растениям лучше использовать малое количество света. Так, у *Picea abies* теневыносливого вида в тени и хвое содержание хлорофилла почти такое же, как у светолюбивой *Larix sibirica* на свету.

Степень светолюбия является одной из важнейших характеристик древесных растений, определяющих уровень, частоту и интенсивность проведения многих работ по уходу за лесом, например процент выборки деревьев при различных промежуточных рубках и т.д. Поэтому лесоводы так много внимания уделяли и уделяют реакции древесных растений на изменение освещенности (еще Г. Котта, саксонский лесовод, в начале XIX в. разделял древесные растения на светолюбивые, теневыносливые и индифферентные).

Для практических целей лесоводы составляют различные варианты шкал светолюбия. Примером одной такой шкалы может служить шкала, предложенная М.К. Турским (1892), в порядке убывания светолюбия: лиственница, береза, сосна обыкновенная, осина, ива, дуб, ясень, клен, черная ольха, ильм, крымская сосна, белая ольха, липа, граб, ель, бук, пихта. Многие процессы роста и развития древесных растений определяются не только общей освещенностью, но и ее изменением в течение суток.

Реакция живых организмов на чередование и продолжительность светлых и темных периодов суток называется *фотопериодизмом*.

Фотопериодическая реакция имеет большое приспособительное значение. Под фотопериодическим контролем находятся практически все метаболические процессы, связанные с развитием и размножением древесных растений.

Длина светового дня определяется как временем года, так и географической широтой местности. Все растения в зависимости от их фотопериодической реакции могут быть разделены на три группы: короткодневные, длиннодневные и нейтральные к длине дня. Короткодневные виды произрастают в низких широтах, а длиннодневные – в умеренных и высоких. У древесных растений с обширными ареалами особи северных популяций по своей фотопериодической реакции существенно отличаются от особей южных популяций, что приходится учитывать при интродукционных и селекционных работах.

В географических культурах *Pinus sylvestris*, созданных в центральной части Кировской области (Видякин, 1978), разница в сроках окончания периода роста растений между северными и южными происхождениями составляла 13–17 дней. Первыми заканчивали рост растения северных популяций, затем местных и самыми последними южных.

При централизованном выращивании посадочного материала из семян, собранных с обширной географической территории, трудно обеспечить каждой партии своевременную остановку роста и запуск

закаливания. Осеннее дозревание южных, более короткодневных растений, запаздывает, и они подвержены поражениям осенними заморозками. Сокращение светового дня до 8–12 часов на три недели раньше останавливает рост и стимулирует закаливание многих видов древесных растений (Рикала, 2000).

Тепло является одним из важнейших экологических факторов. Все физиологические и биохимические процессы в растениях протекают в довольно узком диапазоне температур, что определяется свойствами цитоплазмы. Этот диапазон в период вегетации находится в интервале температур от -5 до +55 градусов. За пределами данного интервала происходит разрушение ферментов и коагуляция белков.

К биологическим процессам в какой-то степени применимо правило Вант-Гоффа. Согласно этому правилу скорость химических реакций возрастает в 2–3 раза при повышении температуры на каждые 10 градусов (Радкевич, 1997). Отсюда следует, что оптимальные значения температур для большинства процессов ближе к максимально переносимым. Так процессы роста у *Pinus sylvestris* происходят в интервале температур от +7 до +34 градусов. Оптимум приходится к 25–28 градусам. Такая же закономерность характерна и для процессов фотосинтеза.

Сумма тепла и его режим в течение года в различных районах земной поверхности подчинены определенной закономерности. В равнинных условиях увеличение тепла приводит к температурной зональности и происходит закономерно от полюсов к экватору на 0,5 градуса на каждый градус географической широты. В горных странах при подъеме на каждые 100 м абсолютной высоты средние температуры снижаются на 0,5 градусов, что приводит к вертикальной температурной зональности. В целом на планете принято выделять тропический, субтропический, умеренный и холодный тепловые (температурные) пояса.

Фактор тепла имеет большое значение в географическом распространении древесных растений. Составляя существенную часть климатических условий, он тем самым определяет северные и южные границы ареалов. Например, северная граница распространения *Quercus robur* близка к годовой изотерме +3 градуса, *Fagus sylvatica* +7 градусов, северная граница лесотундры – к июльской изотерме +10 градусов.

По степени адаптации к низким температурам, основным лимитирующим факторам в лесной зоне нашей страны древесные

растения можно разделить на холодостойкие, морозоустойчивые и зимостойкие.

Холодостойкие древесные растения способны переносить незначительное понижение температур. Они сильно повреждаются или гибнут вследствие переохлаждения или образования льда в тканях растений. (Лир и др., 1974). К этой группе древесных растений относятся многие виды Черноморского побережья Кавказа, например, *Cupressus sempervirens*, *Quercus pubescens*, *Acacia dealbata* и многие другие.

Морозоустойчивые, или льдоустойчивые древесные растения в зимнее время промерзают, в тканях появляются кристаллики льда, но растения сохраняют свою жизнеспособность. Примерами морозостойких растений являются *Fraxinus excelsior*, *Robinia pseudoacacia*, *Quercus robur* и другие.

Непосредственной причиной повреждений от мороза является разрушение структуры цитоплазмы, а отмирание под влиянием переохлаждения происходит вследствие инактивации ферментов и нарушения обмена веществ (Лир и др. 1974).

Зимостойкие древесные растения являются не просто морозоустойчивыми, они способны переносить весь комплекс прямых и косвенных повреждений, обусловленных условиями продолжительного зимнего периода (промерзание тканей, зимняя засуха и т.д.). Зимостойкими являются все виды древесных растений континентального и резко континентального климата. Это все основные лесообразующие и подлесочные виды таежных лесов нашей страны.

Зимостойкость одних и тех же видов древесных растений в разных регионах, отличающихся климатическими условиями, может быть различной. Так, при интродукции в Центральную и Западную Европу сибирские виды древесных растений (*Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*) в условиях мягкого климата при частом чередовании оттепелей и морозных периодов теряют свою зимостойкость. Все эти виды в коллекциях ботанических садов Европы имеют весьма неказистый вид, часто многовершинные и с искривленными стволами.

Сильные морозы вызывают образование на стволах морозобойных трещин. Трещины образуются вследствие сжатия внешних слоев древесины от охлаждения, тогда как внутренние слои, имея более высокую температуру, остаются без изменения. При сильном охлаждении в древесине возникают внутренние напряжения и стволы разрываются. Наиболее подвержены морозобою лиственные древесные растения: виды родов *Quercus*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Populus*.

Опасными для древесных растений, особенно в молодом возрасте, являются и поздние весенние заморозки. Особенно они опасны для ювенильных растений темнохвойных видов, таких как *Abies sibirica* и *Picea obovata*. Устойчивость к низким температурам в зимнее время и заморозоустойчивость с возрастом древесных растений увеличиваются.

Являясь экологическим фактором первостепенной важности, тепло, однако, не оказывает формирующего влияния на внешний облик древесного растения в такой мере, как свет. Поэтому отношение древесных растений к варьированию количества тепла можно оценить лишь по косвенным признакам. Чаще всего для этого используют балльные системы. Так, например, Лапин П.И. (1972) зимостойкость интродуцентов предлагает оценивать после их перезимовки по восьмибалльной шкале: 1 – повреждений нет, 2 – обмерзает 25 % длины однолетнего побега, 3 – обмерзает более 25 % однолетнего побега, 4 – однолетние побеги обмерзают на 100 %, 5 – обмерзают приросты двух и более лет, 6 – растение обмерзает до уровня снегового покрова, 7 – обмерзание до корневой шейки, 8 – растение вымерзает целиком.

Вода, наряду со светом и теплом, является жизненно определяющим экологическим фактором. Значение воды для древесных растений многогранно:

- сырье для фотосинтеза;
- среда, в которой протекают все процессы метаболизма у растений;
- важнейшая составная часть содержимого растительных клеток, обуславливающая тургорное давление и соответственно поддерживающая внешнюю форму растений (в процессе фотосинтеза расходуется лишь 0,5 % поступающей в растение воды, все остальная часть идет на восполнение испарения и поддержание тургора);
- транспортное средство – минеральные соединения из почвы и продукты синтеза транспортируются по растению в виде водных растворов;
- транспирация.

Вода является основной составной частью древесных растений в период их активной жизнедеятельности. В листьях и хвое содержание воды доходит до 79–82 % сырой массы (в мягких листьях до 90 %), в древесине до 55 %, в корнях до 70–95 %. Даже в зрелых семенах на долю воды приходится порядка 10–15 %.

Древесные растения постоянно расходуют и теряют воду и нуждаются в регулярном ее пополнении. Источниками воды для них являются грунтовые воды, запасы которых определяются атмосферными осадками. Количество выпадающих осадков определяется взаимным расположением океанов и континентов. Так на Европейском континенте наибольшее количество осадков выпадает в западных районах, вблизи от Атлантического океана. По мере движения на восток количество выпадаемых осадков постепенно уменьшается. Особенно это характерно для территорий за Уральскими горами, являющимися естественным барьером для западных ветров, несущих влажный и теплый воздух с Атлантики. Одной из важных характеристик водообеспеченности региона является соотношение количества осадков и испаряемости влаги. Области, где осадков выпадает меньше величины испаряемости, называются *аридными*, а где не наблюдается дефицита влажности (испаряемость меньше количества осадков) – *гумидными* областями планеты. Переходные, промежуточные условия увлажнения определяются как *семиаридные* (полуаридные).

По приуроченности к местообитаниям с различными условиями увлажнения древесные растения подразделяют на три основные экологические группы (экоморфы): гигрофиты, ксерофиты и мезофиты.

Гигрофиты (гелофиты) – растения, произрастающие на избыточно увлажненных почвах, часто по берегам водоемов, сырым лугам и лесам. Это так называемая «земноводная» группа растений более обычна в гумидных областях. Среди наиболее широко распространенных древесных растений к гигрофитам можно отнести *Alnus glutinosa*, *Salix triandra*, *Salix acutifolia*. У многих гигрофитов при повышенной влажности воздуха для улучшения водного обмена излишки воды выделяются с помощью гидатод (водяных устьиц), расположенных по краям листьев, в виде, как у *Salix fragilis*, небольших капелек.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переносить недостаток как почвенной, так и атмосферной влаги. В основном это растения аридных областей. Они обладают рядом анатомо-морфологических и физиологических особенностей, позволяющих им, уменьшив испарение, экономно расходовать воду или «добывать» воду из глубоких почвенных горизонтов. У многих ксерофитов листья мелкие, часто чешуевидные или редуцированные, как у *Juniperus sabina*, *Ephedra distachya*. Признаками ксероморфности являются также густое опушение листьев (*Quercus pubescens*), покрытие их звездчатыми чешуйками (*Elaeagnus angustifolia*), слоем кутикулы, или восковым налетом (*Pinus sylvestris*, *Amygdalus nana*).

Ксероморфность присуща также древесным растениям верховых болот, произрастающих в условиях физиологической засухи.

У многих пустынных и полупустынных ксерофитов развивается мощная и глубокая (до 15 м в глубину), как у *Alhagi maurorum*, корневая система.

Мезофиты – растения свежих, нормально увлажненных почв. Самая многочисленная группа древесных растений гумидных областей. В этой группе много основных лесобразующих видов (*Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Populus tremula*).

Кроме названных экологических групп выделяют еще ряд промежуточных: *ксеромезофиты* (*Pinus pallasiana*, *Ulmus pumila*), *мезоксерофиты* (*Betula pendula*, *Caragana frutex*). *Мезогигрофиты* (*Betula pubescens*, *Radus avium*) и *гигромезофиты* (*Salix alba*).

Pinus sylvestris и *P. mugo*, обладающие очень широкой экологической валентностью по отношению к воде, выделяют иногда в отдельную группу – ксерофиты-гигрофиты.

Воздух как экологический фактор. Важность данного экологического фактора определяется, с одной стороны, своим химическим составом, с другой, – своим движением (ветер). Атмосферный воздух содержит такие органогенные вещества, как азот (78 %), кислород (21 %) и углерод (в форме углекислого газа 0,033 %). Молекулярный азот, содержащийся в атмосфере, растениям практически недоступен, содержание кислорода так велико, что варьирование его концентрации в воздухе никоим образом не сказывается на жизнедеятельности растений. А вот концентрация углекислого газа в атмосфере настолько мала, что ее многократное увеличение интенсифицирует процесс фотосинтеза и благотворно сказывается в целом на росте растений.

Нижний порог концентрации углекислого газа для осуществления фотосинтеза определяется в пределах 0,008–0,01 %, ниже депрессия или полная остановка фотосинтеза. Верхний порог в зависимости от видов растений достигает 1 %, иногда и более (Рубин, 1971). Содержание углекислого газа в атмосфере, таким образом, находится на уровне минимально необходимого количества и является лимитирующим фактором активности фотосинтеза.

Увеличить концентрацию углекислого газа в естественных условиях невозможно. Это становится возможным лишь в закрытом грунте. В теплицах при повышении температуры и влажности воздуха и почвы усиливается деятельность сапрофитных микроорганизмов, что приводит к увеличению количества углекислого газа в воздухе. В некоторых опытах содержание углекислого газа в замкнутом

объеме теплиц увеличивалось в 2–7 раз по сравнению с открытым воздухом (количество выделяемого газа зависело от содержания органики в субстрате). Повышенное содержание углекислого газа усиливало активность фотосинтеза в 1,5–2,5 раза (Мочалов, 1976) и соответственно увеличивало размеры выращиваемых растений почти вдвое. Этим во многом объясняется ускоренное выращивание посадочного материала древесных растений в теплицах.

Многогранна в жизни древесных растений роль ветра. Основные лесообразующие виды нашей страны (представители семейств Pinaceae, Betulaceae) – это анемофильные и анемохорные растения. Велика роль движения воздуха в усилении или ослаблении процессов транспирации и фотосинтеза.

При полном безветрии процесс ассимиляции углекислого газа идет медленнее, чем при некоторой скорости ветра, поставляющего воздух, обогащенный углекислым газом. Интенсивность ассимиляции обычно растет по мере усиления ветра, вплоть до скорости ветра до 100 м/мин. При дальнейшем усилении ветра она падает (Лир и др., 1974).

В регионах, где дуют сильные ветры одного направления, ветер является формообразующим фактором, способствует образованию флагообразных крон, деревья часто принимают стелющиеся или приземистые формы. Ураганы и бури вызывают ветровалы и буреломы.

Ветер вызывает межкронное и внутрикронное охлестывание, которое существенно влияет на формирование крон деревьев, на продуктивность и технические качества стволов, на развитие корневых систем, на состояние здоровья деревьев, а следовательно, и на устойчивость против вредителей, плодоношение, а уменьшая сомкнутость, глубину и густоту полога, вносит существенные изменения в фито-климат, в подстилку и почвенные процессы, что в конечном счете отражается на развитии подпологовой флоры и фауны (Сукачев, 1972).

Кроме органогенных элементов и инертных газов атмосферный воздух в настоящее время содержит большое количество промышленных выбросов. Загрязнение атмосферы, а также почвы и воды могут рассматриваться сейчас как новый экологический фактор.

Оценивая устойчивость древесных растений к новому для них фактору внешней среды, необходимо отметить, что у них в процессе эволюции не сформировались адаптационные механизмы, позволяющие им успешно произрастать в техногенных условиях. Поэтому способность противостоять к повреждающему действию промышленных эмиссий основывается у растений на механизмах устойчивости к другим неблагоприятным, часто экстремальным (высокие температуры,

дефицит воды) факторам. У газоустойчивых растений явно присутствуют признаки ксероморфности в строении листьев, большое число устьиц на единицу поверхности листа, большая толщина кутикулы, у них большая экологическая валентность, повышенная регенерационная способность и другие особенности (Николаевский, 1979).

По степени газоустойчивости у древесных растений принято выделять устойчивые виды, среднеустойчивые и неустойчивые. Хвойные древесные растения менее устойчивы, чем лиственные. Устойчивыми к фтористым и сернистым соединениям являются *Populus balsamifera*, *Acer negundo*, *Crataegus sanguine*, *Sambucus racemosa*, *Cotoneaster lucidus*, *Elaeagnus angustifolia*, *Elaeagnus argentea*, *Syringa vulgaris*, *Swida alba*, *Rosa rugosa* и другие. Устойчивыми к промышленным выбросам, содержащим фенольные соединения и аммиак, относятся *Betula pendula*, *Betula pubescens*, *Acer negundo*, *Populus balsamifera*, *Malus baccata* и другие (Кулагин, 1974).

Оценку устойчивости чаще всего производят по внешним морфологическим нарушениям, например размеру площади некрозов листьев или хвои, продолжительности жизни хвои и т.д. Степень поражения неустойчивых видов может быть использована в биоиндикации загрязнения среды.

4.2. Зональность растительности и ее причины

Распределение растений на планете зависит от целого комплекса экологических факторов, ведущими из которых являются два климатических фактора, имеющих закономерное распределение. Это тепло и вода. Сочетание данных экологических факторов приводит к зональному распределению растительности и соответственно в сочетании с другими факторами образованию природных зон, что хорошо иллюстрируется разными вариантами схем «идеального континента».

Для европейской части России влияние закономерного распределения тепла и осадков с учетом испаряемости на распределение растительности и типов почв отражено на профиле Г.Н. Высоцкого – Г.Ф. Морозова (Сукачев, 1938). На профиле весьма наглядно показано, что с продвижением на юг закономерно возрастает количество тепла и испаряемость, понижается соответственно и уровень грунтовых вод, меняется количество выпадающих осадков. Все это приводит в конечном счете к изменению типов растительности и почв (рис. 11).

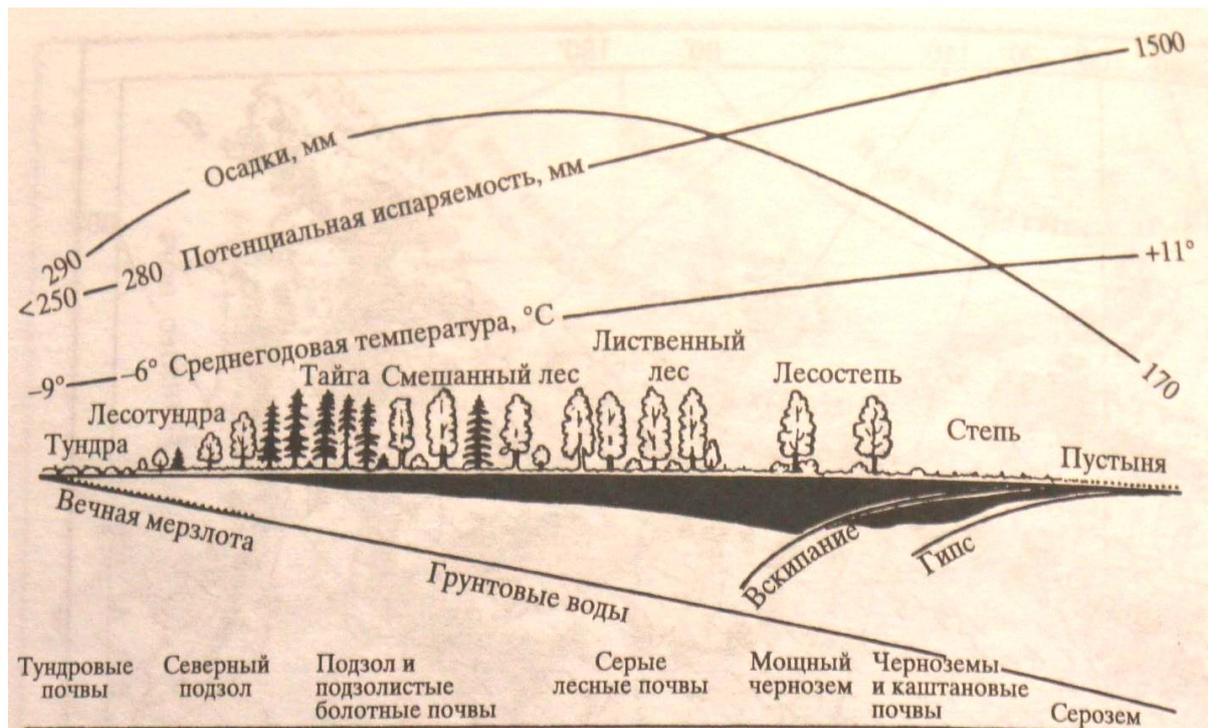


Рис. 11. Схематический профиль через растительный покров и почвы с севера на юг по Европейской части России*

Распределение растительности «на идеальном континенте» определяется уменьшением количества тепла от экватора к полюсам, постоянными, дующими с океана на материк, влажными ветрами (уменьшением количества осадков от побережья вглубь континента) в умеренных широтах и сухими ветрами (пассатами), дующими с материка на океан в районе 30 градуса географической широты.

В горных районах закономерное распределение тепла и количества выпадающих осадков в зависимости от высоты над уровнем моря приводит к вертикальной поясности растительности.

Для характеристики климатических условий того или иного региона в экологических работах широко применяются климадиаграммы, принцип построения которых предложен Г. Вальтером (Радченко и др., 2015). Для их построения необходимо иметь многолетние данные о среднемесячных температурах и количестве осадков (рис. 12).

По оси абсцисс откладываются месяцы, по оси ординат слева – температуры, справа – количество осадков в масштабе, при котором 10 градусов соответствуют 20 мм осадков. В аридных районах кривая осадков лежит ниже температурной кривой, в гумидных закономерность иная: кривая осадков ниже кривой температур.

* По Г.Н. Высоцкому и Г.Ф. Морозову (с некоторыми изменениями по В. Лархер, 1978)

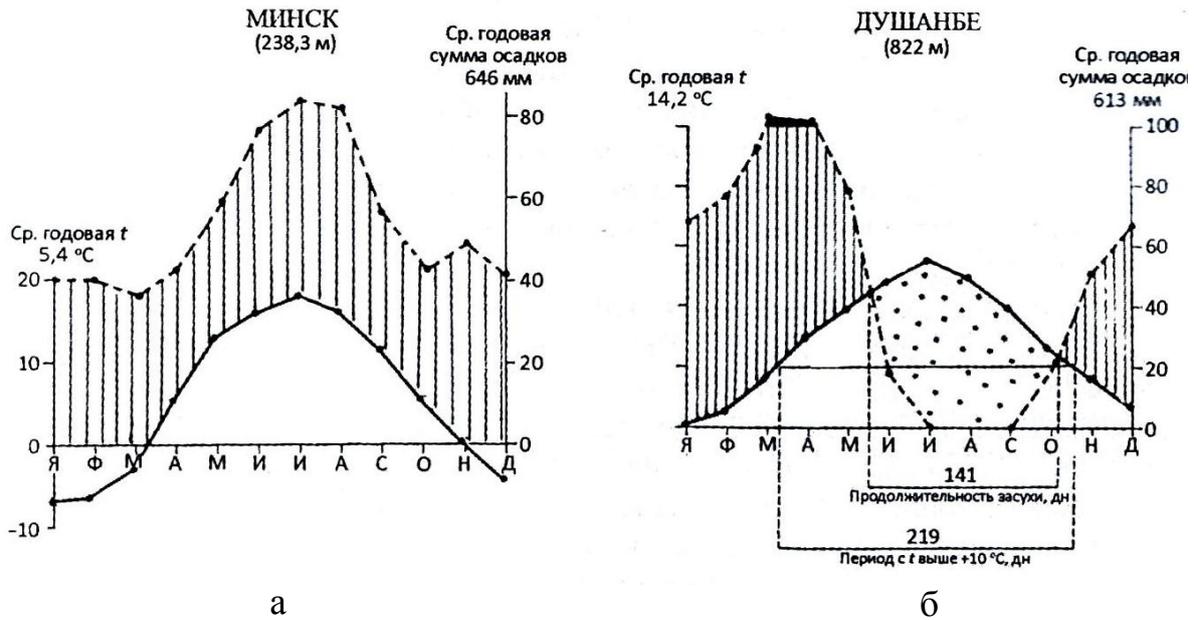


Рис. 12. Климатодиаграммы районов: а – гумидного; б – аридного*
--- - кривая осадков; -- - термическая кривая

Климатодиаграмма позволяет наглядно показать продолжительность засушливых и влажных периодов года, а также ряд других важных для древесных растений характеристик климата: средняя продолжительность безморозного периода, среднегодовая температура, минимальные и максимальные температуры, время заморозков и общее количество осадков.

4.3. Эдафические факторы

Эдафические, или почвенно-грунтовые, факторы определяются плодородием почвы, ее механическим составом, структурой и увлажнением, особенностями подстилающей горной породы. При этом почва сама является продуктом взаимодействия горных пород, живых организмов, среди которых основную роль играют растения, и климатических факторов и обладает таким важным свойством, как плодородие. Под плодородием понимается свойство почвы снабжать растения водой и минеральными веществами.

* Агаханянц, 1986; Петров, Терехина, 2013.

Минеральные вещества в зависимости от их количественного содержания в тканях растений и соответственно от их потребности принято делить на следующие группы:

– макроэлементы, содержание их в тканях растений от сотых долей процента до десятков процентов (помимо органических элементов: углерода, кислорода, водорода и азота, в эту группу входят калий, кальций, фосфор, сера, железо, магний, кремний);

– микроэлементы, содержание – от тысячных до сотысячных долей процента (марганец, бор, медь, цинк, кобальт, молибден, йод).

По своему отношению к плодородию почв, содержанию в них макро- и микроэлементов древесные растения подразделяют на олиготрофы, эутрофы (мегатрофы) и мезотрофы.

Олиготрофы – древесные растения, способные расти на бедных минеральными веществами почвах. Примерами таких видов являются *Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. banksiana*, *Larix gmelinii*, *Ledum palustre* и другие.

Эутрофы – виды древесных растений, произрастающих только на богатых почвах. В подавляющей своей массе это широколиственные древесные растения: *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Castanea sativa*, *Ulmus glabra*, *Alnus glutinosa* и другие.

Мезотрофы – виды древесных растений, произрастающих на почвах среднего плодородия, это большая часть видов древесных растений лесов России. Наиболее широко распространенные виды этой группы: *Pinus sibirica*, *Picea abies*, *P. obovata*, *Larix sibirica*, *L. sukaczewii*, *Populus tremula*, *P. nigra*, *P. alba*, *Sorbus aucuparia* и многие другие виды.

Многие древесные растения занимают промежуточное положение между данными основными тремя группами. Так, *Betula pendula* по своим требованиям к плодородию почв занимает промежуточное положение между мезотрофами и олиготрофами, она относится к мезоолиготрофам, а *Betula pubescens*, *Abies sibirica* и *Padus avium* – к мезоэутрофам.

Очень важной характеристикой древесных растений является их отношение к кислотности почв. Таежные виды (*Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*) – это в основном древесные растения, которые способствуют развитию кислых подзолистых почв. Они избегают почв с щелочной реакцией и являются *кальцефобами*. Древесные растения, предпочитающие известковые почвы (*P. pallasiana*, *P. nigra*, *Quercus pubescens*, а также меловая форма *Pinus sylvestris*), часто

растущие на выходах известняков, относятся к *кальцефилам*. Почвы, формируемые на известняках в гумидных условиях, отличаются высоким плодородием. Поэтому часто некоторые виды эутрофов (*Fraxinus excelsior*, *Fagus orientalis*), растущие в этих условиях, ошибочно относят к кальцефилам. Образователи широколиственных лесов в основном предпочитают нейтральные или слабощелочные почвы.

Особую группу представляют растения, способные произрастать на засоленных почвах (*галофиты*). К этой группе в основном относятся древесные растения аридных областей (*Haloxylon persicum*, *Salsola richteri*, *Halimodendron halodendron*).

Растения, предпочитающие произрастать на голых песках, относятся к *псаммофитам* (*Salix acutifolia*, *S. daphnoides*, *Ammodendron conolii*). Эти виды широко используются для закрепления и последующего облесения подвижных песков. В этом качестве могут быть использованы также отдельные виды хвойных. Так для закрепления песчаных дюн Куршской косы широко использовалась *Pinus mugo*. Некоторые виды древесных растений могут служить индикаторами идущих в почве процессов нитрификации – растения нитрофилы (*Rubus idaeus*).

4.4. Дендрохронология

Наши древесные растения обладают благодаря наличию камбия вторичным ростом. Камбий ежегодно откладывает годичные слои прироста древесины. Ширина и структура годичных слоев определяется многими факторами, среди которых основными являются климатические и эдафические.

На глубоких богатых почвах годичные кольца широкие, на бедных, а также на каменистых или болотистых почвах – узкие. На величине годичного прироста сказывается также местоположение дерева в насаждении: у деревьев господствующих годичные кольца широкие, а у угнетенных – узкие. Во влажные годы величина годичного прироста больше, чем в сухие. Варьирует также соотношение размеров ранней и поздней древесины в структуре годичного прироста в связи с изменением погодных условий в течение вегетационного периода. Наши древесные растения, таким образом, являются уникальными регистраторами как условий местопроизрастания, так и изменений природно-климатических факторов.

На основе изучения информации, содержащейся в годовых слоях древесины, можно провести абсолютную и относительную их датировку, событий в природных экосистемах, а также реконструкцию многих важных параметров внешней среды за длительные интервалы времени (сотни и тысячи лет) с высоким временным разрешением (сезон, год). Извлечением всей данной информации, заключенной в наших древесных растениях, занимается дендрохронология.

Под *дендрохронологией* С.Г. Шиятов и др. (2000) понимают науку, которая занимается датировкой годовых слоев прироста древесины и связанных с ними событий, изучением влияния экологических факторов на величину прироста древесины, анатомическую структуру годовых слоев и их химический состав, а также анализом содержащейся в годовых слоях информации для целей реконструкции условий окружающей среды.

Методы дендрохронологии позволяют нам определить возраст археологических объектов, реконструировать климатические и гидрологические условия в далеком прошлом, произвести датировку катастрофических событий в лесу (пожары, ветровалы, вспышки массового размножения насекомых, паразитирующих на древесных растениях) и т.д.

4.5. Орографические факторы

Орографические, или топографические факторы, определяемые рельефом территории, являются косвенными факторами среды. Они оказывают воздействие на древесные растения через изменение климатических и эдафических факторов в различных формах рельефа.

В горных районах (макрорельеф) изменение тепла и количества выпадающих осадков, определяемых высотой над уровнем моря, приводит к вертикальной поясности распределения растительности. При этом большую роль играет направленность горных хребтов. Так, на Урале, имеющем четко выраженное меридиональное направление и являющимся своеобразной преградой для западных влажных атлантических воздушных масс, западные склоны более увлажненные, чем восточные, находящиеся в «дождевой тени». Это приводит к разновысотности поясов западного и восточного склона Урала и различии в видовом составе лесообразующих видов, что очень четко проявляется в более высокой южной части хребта.

На западном склоне до 800 м над уровнем моря поднимаются горные широколиственные леса с участием *Quercus robur*, *Acer platanoides* и *Tilia cordata*, которые на восточном, более сухом склоне заменяются горными лесами из *Pinus sylvestris* и производными от них остепненными лесами из *Betula pendula*, поднимающимися до 1000 м над уровнем моря. Выше оба пояса постепенно переходят в горные южнотаежные леса из *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Выше 1100 м располагается подгольцовый пояс с парковыми лесами из *Picea obovata* и *Abies sibirica* в комплексе с луговыми полянами, постепенно переходящий в горнотундровый пояс (Горчаковский, 1968).

В условиях менее крупных форм рельефа (холмы, увалы, балки, долины рек) изменение растительности с высотой выражено очень слабо. Здесь, в условиях *мезорельефа*, большое значение имеет не высота над уровнем моря, а крутизна и экспозиция склонов и связанное с ними изменение почвенно-гидрологических и температурных условий в пределах небольших территорий. Южные склоны более теплообеспеченные чем северные, крутые склоны более сухие, чем пологие. Поздние весенние заморозки часто приурочены к низинам («морозобойным ямам»), где застаивается более тяжелый холодный воздух, в то время как в повышенных местах их не бывает. Это приводит, в конечном счете, к локализации произрастания тех или иных видов древесных растений. Поэтому в условиях холмисто-увалистого рельефа, как, например, на Среднем Урале, на крутых южных склонах мы видим практически чистые насаждения из *Pinus sylvestris*, после вырубki которых здесь формируются вторичные сообщества с доминированием *Betula pendula*. На северных склонах в образовании лесов большую роль начинают играть *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Larix sukaczewii* и *Tilia cordata*, вторичные сообщества формируются с доминированием *Populus tremula*.

При создании лесных культур приходится учитывать особенности микрорельефа территории, который определяет локальный режим увлажнения поверхности почвы. В условиях избыточного увлажнения в микропонижениях происходит вымокание и последующая гибель высаженных молодых растений. На тяжелых по своему механическому составу почвах в микропонижениях при таких условиях происходит также выжимание семян морозом. На микроповышениях, особенно на сухих песчаных почвах, высаженные семена древесных растений при длительном отсутствии осадков гибнут от иссушения почвы.

4.6. Биотические факторы

Биотические факторы – это факторы среды, которые связаны с воздействием на древесные растения живых организмов. Они определяют биоценотические связи между древесными растениями друг с другом и другими живыми организмами.

Взаимодействие древесных растений друг с другом. Взаимодействие древесных растений между собой в сообществе многогранно и сложно. Выделяют несколько форм взаимодействия древесных растений (Сукачев, 1972, Колесниченко, 1976, Миркин и др., 2001).

Конкуренция – это соревнование растений за ресурсы, находящиеся в дефиците, и является основным типом взаимоотношений между растениями при их совместном произрастании. Уровень ее снижается между видами, имеющими разные экологические ниши. Конкуренция может быть внутри- и межвидовой, симметричной и асимметричной, диффузной, парциальной и интегральной.

Симметричная конкуренция возникает между видами с одинаковыми конкурентными способностями (*Quercus robur* и *Tilia cordata*), асимметричная между растениями с разными конкурентными способностями (между процветающими и угнетенными деревьями одного или разных видов).

Диффузная конкуренция является основным типом конкуренции в природе – конкуренция нескольких видов растений одновременно за несколько ресурсов.

Парциальная конкуренция – конкуренция за один фактор среды, а интегральная за несколько (на богатых почвах растения конкурируют главным образом за свет, на бедных за почвенные ресурсы, в мезофитных условиях – за свет и почвенные ресурсы).

Физиологическое взаимодействие проявляется в срастании корневых систем древесных растений одного вида, а также в самопрививках в надземной части. Порядка трети всех деревьев одного вида в сообществе срастаются своими корнями и образуют единую систему. Пни многих видов могут оставаться живыми в течение многих лет благодаря питанию, получаемому от соседних деревьев. Спилы пней, например у *Abies alba* и *Larix sukaczewii*, постепенно зарастают, и у них возобновляется рост в толщину (рис. 13).

Срастание корней может содействовать переносу заболеваний от одного дерева к другому. Так, вторичное заражение корневой

губкой *Fomitopsis annosa* происходит у хвойных через срастание корней больных и здоровых деревьев, что приводит к очаговому, куртинному характеру заболевания.

Биохимическое (аллелопатическое) взаимодействие происходит в результате выделения растениями различных физиологически активных веществ, которые оказывают на древесные растения либо токсичное, либо стимулирующее действие. Способность растений синтезировать и выделять в окружающую среду физиологически активные вещества называется аллелопатической активностью.



Рис.13. Зарастающий пеня *Larix sukaczewii*

В составе выделений растений в условиях умеренного климата обнаружены: таннины, полифенолы, гликозиды, углеводы, аминокислоты, альдегиды, фенолкарбоновые кислоты, спирты, кетоны, витамины, ферменты, масла, терпены, антибиотики, ростовые вещества и т.д.

Установлено, что под влиянием аллелопатически активных веществ происходит вымывание из корнеобитаемого слоя почвы фосфора, калия и гумуса, что, естественно, приводит к существенному ограничению обеспечения растений питательными веществами

и водой. Растительные выделения, таким образом, накапливающиеся в среде, являются важным биогенным экологическим фактором (Матвеев, 1996).

В целом ряде случаев в развитии растений наибольшее значение имеют не прижизненные выделения, а комплекс тех веществ, которые поступают в среду в результате разложения опада древесных растений, лесной подстилки, отмерших корней и вызывают так называемое почвоутомление. Некоторые виды древесных растений (*Fraxinus excelsior*) обладают такой высокой аллелопатической активностью, что в их насаждениях происходит угнетение собственного подроста из-за накопления в почве токсичных веществ. Почвоутомление является, вероятно, одной из причин смены видового состава растений в сообществах.

Биофизическое взаимодействие проявляется в формировании древесными растениями специфической среды, отличающейся отсутствием под пологом деревьев резких колебаний температуры и влажности воздуха и почвы по сравнению с открытыми пространствами. Под пологом деревьев создаются оптимальные условия для роста молодого поколения многих лесообразующих видов, особенно темнохвойных (*Picea obovata*, *Abies sibirica*), подрост которых на открытых местах часто страдает от поздних весенних заморозков.

Механическое взаимодействие – это результат прямого контакта древесных растений друг с другом. Проявляется механическое взаимодействие чаще всего в форме охлестывания кроны древесного растения одного вида ветвями другого (классический пример – охлестывание кроны *Pinus sylvestris* гибкими ветвями *Betula pendula*) и в форме давления корневых систем.

Некоторые виды древесных растений (виды семейства Grossulariaceae) являются промежуточными хозяевами гриба *Cronartium rubicola*, вызывающего пузырчатую ржавчину отдельных видов рода *Pinus*, приводящую их к отмиранию.

Среди древесных растений есть также полупаразитические кустарники. Так, *Viscum album* поражает многие виды лиственных деревьев в южных районах Европейской части России, а *Arceuthobium oxycedri* виды рода *Juniperus* на Кавказе.

Взаимодействие древесных растений с травами. Данное взаимодействие наблюдается между молодым поколением древесных растений и трав, т.е. когда их размеры сопоставимы друг с другом. Между древесными растениями и травами наблюдается конкуренция,

а также биохимическое, биофизическое и механическое взаимодействия.

Биохимическое взаимодействие проявляется в том, что травянистые растения, как и древесные, выделяют в окружающую среду аллелопатически активные вещества. Выделения некоторых видов трав, в основном это злаки, оказывают ингибирующее влияние на прорастание семян древесных растений.

Высокие травы, образующие рыхлый травостой, например такие, как *Chamaenerion angustifolium*, создают под своим пологом оптимальные условия для успешного возобновления хвойных древесных растений. Механическое взаимодействие чаще всего опосредованное, косвенное: высокие травы, особенно зонтичные, весной, ломаясь от тяжести подтаявшего снега, скопившегося зимой на остатках соцветий, повреждают самосев, а иногда при отсутствии своевременных уходов и лесные культуры древесных растений.

Среди травянистых растений встречаются виды, которые паразитируют на древесных растениях и ослабляют их рост. Наиболее широко распространен петров крест (*Lathraea squamaria*), который паразитирует на корнях многих видов древесных растений. Чаще всего данный вид поражает виды *Corylus* и *Tilia*. Некоторые виды трав являются промежуточными хозяевами ржавчинных грибов, поражающих древесные растения. В лесах Урала и Сибири довольно часто можно встретить раковое заболевание *Abies sibirica*, вызываемое ржавчинным грибом *Melampsorella cerastii*, промежуточными хозяевами которого являются виды трав семейства Caryophyllaceae.

Взрослые древесные растения, являясь в лесу средообразующими элементами, сильно влияют на видовой состав живого напочвенного покрова. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха и почвы. Разложение хвои обедняет лесные почвы вследствие образования кислот, способствующих вымыванию питательных элементов в нижележащие почвенные горизонты.

Взаимодействие древесных растений и животных весьма многообразны. Связи между ними сложные, противоречивые и часто неочевидные. Так большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*) летом уничтожает большое количество личинок стволовых и коровых вредителей древесных растений, зимой питается в основном семенами хвойных, уменьшая возможность их возобновления, весной пьет сок берез и других деревьев, пробивая в коре ряды отверстий, в которые

попадают споры дереворазрушающих грибов. Заселившиеся грибы прижизненно начинают утилизировать биомассу дерева, ускоряют общий процесс ее разложения и соответственно кругооборот веществ в природе.

Кабаны при высокой численности приносят заметный вред своей роющей деятельностью древесным растениям (при добычании корней, корневищ и кладовых грызунов они роют ямы до 1 м глубиной и до 2 м в диаметре). Но при этом эта роющая деятельность (один кабан за год «вспахивает» до 4–5 га лесных и луговых территорий) оказывает благотворное влияние на физические и химические свойства почвы, ее воздушный, температурный режим и водопроницаемость. Взрыхление земли при последующем втаптывании и зарывании большого количества семян способствует лесовосстановлению (Бобров и др. 2008).

Лоси при плотности численности свыше 12–18 особей на 1000 га повреждают лиственные древесные растения (*Salix sp.* и *Populus tremula*) на 80–90 %. При контролируемой численности лосей (плотность не более 3–5 особей на 1000 га) происходит лишь частичное угнетение лиственных древесных растений, что способствует росту хвойных (Бобров и др., 2008).

Так, дятел, кабан и лось – это полезные или вредные животные?

Природа не оперирует категориями полезности и вредности. Она просто этого не знает!

Деление животных на полезные и вредные – это чисто человеческий утилитарный подход к природе. Если живой организм является конкурентом за какой-либо природный ресурс (кедровые «орешки», древесину и т.д.), объедает листья и цветки декоративных растений и уменьшает их эстетическую оценку, то с точки зрения человека это вредное животное.

Среди древесных растений очень много энтомофильных. Многие лесообразующие виды (*Quercus robur*, *Pinus sibirica*) являются зоохорными растениями. У многих видов (*Juniperus communis*) семена хорошо прорастают только после их прохождения через пищеварительную систему птиц и зверей.

Очень многие животные оказывают на древесные растения косвенное воздействие через изменение условий произрастания. Так, роющие животные (кабаны, черви, муравьи, мышевидные грызуны и др.) улучшают структуру почвы, повышают ее плодородие.

Взаимодействие древесных растений и грибов. По отношению к древесным растениям грибы можно подразделить на паразитические (фитопатогенные), сапрофитные и грибы – микоризообразователи.

Паразитические грибы (трутовики, губки), поражая древесину живых деревьев, вызывают гнили стволов и корней и приводят к усыханию и гибели растений. Но паразитические грибы совместно с сапрофитными дереворазрушающими грибами, последовательно поселяясь на одном растении и сменяя друг друга, являются звеньями единой цепи разложения огромной биомассы, которую создают древесные растения. Совместно эти две группы грибов усиливают интенсивность кругооборота веществ в лесных биогеоценозах.

Большую роль в жизни древесных растений играют грибы-симбионты, грибы – микоризообразователи. Взаимоотношения между древесными растениями и микоризообразователями сложные и многообразные. Грибы (среди них хорошо знакомые всем съедобные лесные шляпочные грибы) получают от растений растворимые углеводы и некоторые другие вещества, синтезировать которые самостоятельно без растений не могут. Микоризные грибы без симбиоза с корнями древесных растений не способны образовывать плодовые тела. В свою очередь древесные растения, благодаря огромной всасывающей поверхности мицелия грибов, получают возможность более интенсивного поглощения воды и минеральных соединений. Грибы-микоризообразователи способствуют усвоению корнями древесных растений труднорастворимых соединений фосфора, а также сложных органических соединений. Так, например, сеянцы *Pinus sylvestris*, зараженные микоризными грибами, способны усваивать азот пептона и нуклеиновых кислот, чего не могут делать без микоризы (Рубин, 1971).

Среди древесных растений в зависимости от обязательности наличия у них микоризы на корнях выделяют облигатные и факультативные микотрофы, а также немикотрофные виды. У древесных растений образуется в основном эктотрофная микориза. *Облигатные микотрофы* – виды древесных растений, которые нормально растут и развиваются только при наличии симбиоза с грибами. К этой группе растений относятся основные лесообразующие виды (виды семейств Pinaceae и Fagaceae). *Факультативные микотрофы* в лесу имеют, как правило, микоризу. В городских парках и скверах, в лесомелиоративных насаждениях в лесостепной и степной зонах могут расти без ее наличия. Это в основном сопутствующие виды и образователи вторичных сообществ (виды родов *Populus*, *Salix*, *Betula*, *Tilia*, *Ulmus*,

Acer и др.). *Немикотрофные виды* – это древесные растения, у которых эктотрофная микориза не образуется (подлесочные виды, образователи кустарниковых зарослей, а также виды семейства *Fabaceae*, рода *Alnus* из семейства *Betulaceae*).

Взаимодействие древесных растений и микроорганизмов. Паразитические и сапрофитные микроорганизмы, образуя последовательную цепочку, так же как и соответствующие группы грибов, способствуют ускорению разложения общей биомассы древесных растений. В конечном счете обе эти группы микроорганизмов совместно с грибами выполняют в лесных биогеоценозах функцию редуцентов.

Но среди микроорганизмов имеются виды, которые вступают в симбиотические связи с древесными растениями и образуют на их корнях азотфиксирующие клубеньки.

На корнях древесных растений семейства *Fabaceae* фиксация атмосферного азота происходит с помощью *Bacterium radicicola*. У видов рода *Alnus* и представителей семейства *Elaeagnaceae* образование коралловидных азотфиксирующих клубеньков является результатом симбиоза с актиномицетами разных видов.

4.7. Антропогенные факторы

Антропогенные факторы объединяют факторы среды, определяемые хозяйственной деятельностью человека или непосредственного общения людей с окружающей средой. По своей значимости и силе воздействия они в настоящее время выходят на одно из первых мест среди экологических факторов, определяющих условия произрастания древесных растений, а иногда и существования вида на планете*.

Можно выделить четыре основные формы воздействия человека на биосферу:

– изменение структуры земной поверхности: распашка земель, осушение болот, вырубка леса, сооружение искусственных водохранилищ;

* Красная книга. URL: www.sevin.ru

- изменение состава биосферы, кругооборота и баланса входящих в нее веществ: добыча полезных ископаемых, выброс различных веществ в атмосферу;

- изменение энергетического и, в частности, теплового баланса отдельных регионов и планеты в целом;

- изменения, вносимые в мир живых организмов.

По отношению к древесным растениям все данные формы можно подразделить на факторы прямого воздействия (вырубка леса, создание лесных культур, интродукция древесных растений, лесная мелиорация, рекультивация нарушенных земель и т.д.) и косвенного (создание водохранилищ, промышленные эмиссии, изменение теплового баланса территории, особенно в крупных мегаполисах и т.д.).

Особенно сложной по своим последствиям и трудности их предсказания является косвенная форма воздействия человека.

Строение водохранилищ в равнинных условиях (Рыбинское водохранилище на Волге) приводит к повышению уровня грунтовых вод на огромной прилегающей территории. Это приводит к отмиранию старовозрастных насаждений темнохвойных видов с последующей из заменой на мелколиственные.

Крупные водохранилища (Красноярское водохранилище на Енисее) приводят также к смягчению климатических условий в регионе.

В мегаполисах средние температуры выше региональных, здесь, в сравнении с пригородной зоной, отсутствуют поздние весенние и ранние осенние заморозки, что позволяет использовать в озеленении более теплолюбивые виды интродуцентов.

Крупные металлургические и химические предприятия своими выбросами определяют жизнеспособность древесных растений на огромных территориях. Так только техногенные пустоши вокруг некоторых промышленных центров (Норильск, Карабаш) занимают сотни квадратных километров (рис. 14).



Рис. 14. Техногенные пустоши Карабаша, Челябинская область

Увлечение монокультурами хвойных в Европе привело практически к исчезновению зональных лесов, к упрощению их структуры и сокращению видового состава растительных сообществ.

5. ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЗ И ЕГО КОМПОНЕНТЫ

5.1. Понятие о биогееценозе

В лесу древесные растения, как и все слагающие его компоненты, взаимодействуют между собой и с окружающей их средой. Поэтому любой участок леса представляет собой природное единство, где вся растительность, фауна, грибы, микроорганизмы, почва и комплекс климатических факторов находятся в тесном взаимодействии и взаимообусловленности. Этот комплекс взаимосвязанных между собой элементов в границах определенного пространства В.Н. Сукачев (1972) предложил называть *биогееценозом* (рис. 15).

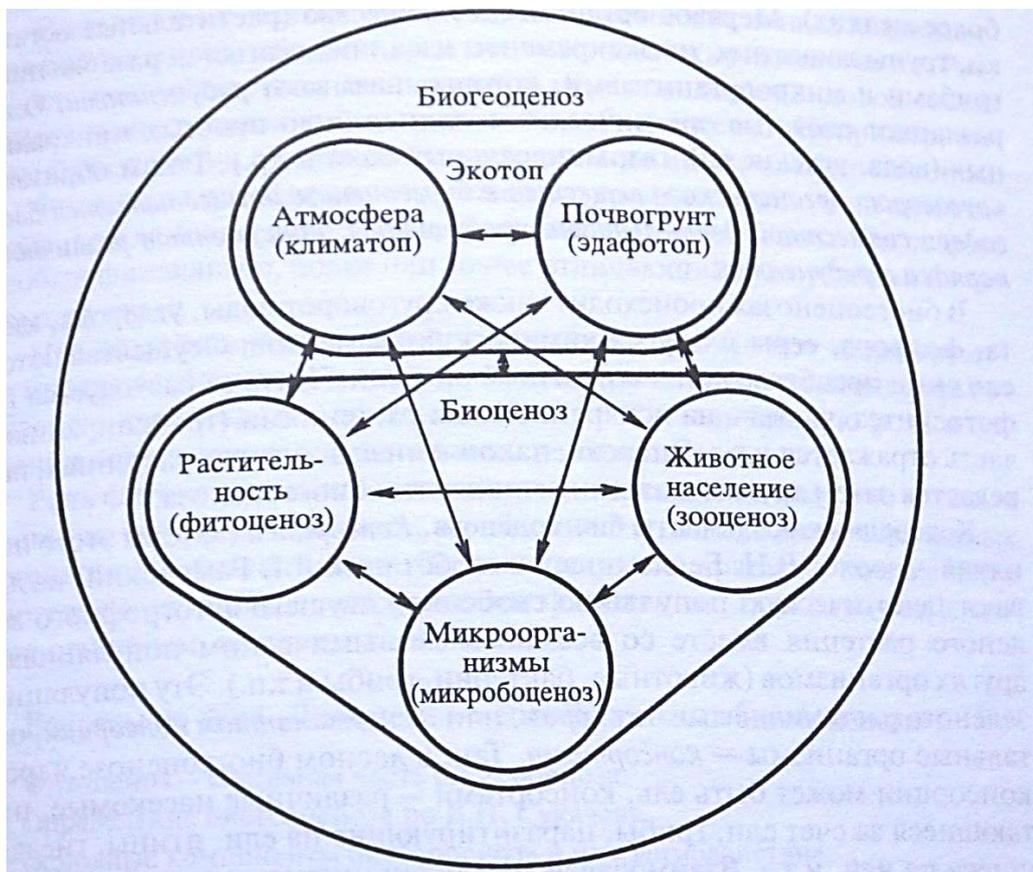


Рис. 15. Схема биогееценоза

Под биогееценозом В.Н. Сукачев понимал «...совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий),

имеющая особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществ и энергией: между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении и развитии». Другими словами, *биогеоценоз* – это открытая экологическая система взаимодействующего путем обмена веществом и энергией комплекса абиотических и биотических факторов в пределах однородного участка земной поверхности.

Любой биогеоценоз, и лесной в частности, состоит из экотопа и биоценоза. Экотоп включает в себя всю совокупность абиотических экологических факторов и состоит из климатопа (совокупность климатических факторов) и эдафотопа (совокупность почвенно-грунтовых условий конкретного участка). Биоценоз объединяет всю совокупность живых организмов в системе биогеоценоза (фитоценоз, зооценоз и микробиоценоз).

Вообще биогеоценозы, как отмечал сам В.Н. Сукачев, состоят из четырех категорий взаимодействующих слагаемых: абиотической части, продуцентов – автотрофных организмов, создающих органическое вещество; консументов – гетеротрофных организмов; главным образом животных и редуцентов – гетеротрофных организмов, главным образом бактерий и грибов. Биогеоценоз – это саморегулирующаяся экологическая система со своей историей возникновения и развития.

Биогеоценозы имеются на поверхности Земли всюду, где есть живые организмы, и они образуют биогеоценотический покров планеты. Биогеоценоз, занимая определенное пространство, является элементарной единицей биосферы, в пределах которой наблюдается единство живой и неживой природы.

В системе биогеоценоза определяющая роль принадлежит растительному сообществу, фитоценозу как основному энергетическому центру, который ассимилирует солнечную энергию, создает и накапливает органическую массу и является первым звеном в кругообороте веществ и энергии. В связи с этим биогеоценозы в природе выделяют в границах фитоценоза.

5.2. Фитоценоз, его структура и динамика

Фитоценоз является, как это отмечено выше, существенной частью биогеоценоза. И его определение вытекает из самого понятия биогеоценоза.

Фитоценоз – это исторически сложившаяся совокупность растений на определенном пространстве, однородная по видовому составу, структуре и взаимодействиями между растениями и между ними и средой.

Фитоценоз – это структурно-функциональная система, характеризуется видовым составом, структурой своего строения и сложения, динамикой своего развития.

Видовое богатство. Видовой состав растений в сообществе колеблется в очень больших пределах и определяется богатством флоры региона, экологическими условиями биотопа, в которых формируется фитоценоз (видовое разнообразие уменьшается с ухудшением почвенно-грунтовых условий), и отношениями между растениями. Большую роль в настоящее время играют антропогенные факторы.

Растения одного вида в пределах фитоценоза образуют ценопопуляции. Ценопопуляции являются основным структурно-экологическим элементом сообщества, формой приспособления вида к условиям местопроизрастания.

Структура фитоценоза. Под структурой фитоценоза (синморфологией) понимается количественное соотношение слагающих его видов, их разморасположение в пространстве и изменение этих параметров во времени в результате обратимой (циклической) сезонной и разногодичной изменчивости. Соответственно различают пространственную и временную структуру фитоценоза (Миркин и др., 2001).

В пространственной структуре различают вертикальную и горизонтальную структуру, а во временной – сезонные и разногодичные изменения.

Вертикальная структура лесного фитоценоза проявляется в ярусности, этажности размещения растений, в их разновысотности. В лесах умеренного пояса можно четко выделить ярус деревьев (иногда их может быть выделено 2–3), подлеска и подроста и живого напочвенного покрова, в котором также может быть выделено несколько ярусов. Подобная ярусность характерна и для распределения корневых систем.

Горизонтальная структура фитоценоза. Однородность участка, на котором произрастает то или иное сообщество растений, является довольно относительной. Это связано с наличием на участке микропонижений и микроповышений, неравномерности размещения растений верхних ярусов и соответственно варьирования степени

освещения и других фитоценологических причин. Все это приводит к мозаичности фитоценоза, к куртинности его сложения, наличию микрогруппировок растений, синузий.

Временная структура фитоценоза. Фитоценоз постоянно изменяется во времени. В составе фитоценозов есть группы видов, имеющих разные циклы сезонного развития, неодновременность прохождения тех или иных фенологических фаз, поэтому внешний облик фитоценоза в течение сезона многократно изменяется (смена аспектов). Эти изменения цикличны, обратимы и не затрагивают изменение видового состава сообщества и его структуры.

Динамика растительности. Помимо сезонных изменений, которые обратимы, существуют направленные (векторизированные) необратимые изменения, определяемые как динамика фитоценоза. Эти изменения затрагивают видовой состав и структуру сообщества. Различают три основных класса динамики фитоценозов (Миркин и др., 2001).

Нарушения. При нарушениях (пожар, вырубка леса, разлив большого количества нефти и т.д.) за короткое время уничтожается весь фитоценоз или его часть. В последнем случае нарушения имеют локальный характер, например вывал деревьев в лесу под влиянием ветра.

Сукцессии. Это последовательные смены одних фитоценозов другими, вызываемые внутренними (взаимоотношения растений, отношения растений и условий среды) или внешними по отношению к фитоценозам причинами. Первые сукцессии называются автогенными, вторые – аллогенными.

Эволюция. Эти изменения подобны сукцессиям, так как состав фитоценозов изменяется постепенно. Отличие заключается в том, что в результате сукцессии новые фитоценозы не возникают и формируются сочетания видов, уже существовавшие в данном районе, а в ходе эволюции возникают новые фитоценозы. Эволюция – не обязательно прогресс и формирование более богатых видами фитоценозов, чем существующие.

Автогенные сукцессии очень разнообразны, они могут быть первичными и вторичными. Как правило, автогенные сукцессии необратимы и протекают постоянно. Несмотря на спонтанность этих сукцессий, их может вызвать человек, нарушающий растительность. На месте нарушений начинаются восстановительные автогенные сукцессии. Первичные сукцессии приводят к образованию первичных, или

пионерных сообществ. В образовании этих сообществ, особенно на промышленных отвалах, часто принимает участие *Hippophaë rhamnoides* как пионерный вид. Образователями вторичных сообществ, образовавшихся в результате вторичной сукцессии, в лесной зоне нашей страны чаще всего являются *Betula pendula*, *Betula pubescens*, *Alnus incana* и *Populus tremula* (рис. 16).

Аллогенные сукцессии обусловлены влиянием внешнего фактора, действующего на фитоценоз. В его отсутствии аллогенная сукцессия сменяется автогенной восстановительной.



Рис. 16. Вторичное сообщество из *Betula pendula*

Аллогенные сукцессии обусловлены влиянием внешнего фактора, действующего на фитоценоз. В его отсутствии аллогенная сукцессия сменяется автогенной восстановительной.

Последовательная смена фитоценозов приводит к возникновению относительно стабильного состояния сообщества, находящегося в подвижном динамическом равновесии с условиями среды. Подобные сообщества принято называть климаксовыми, или коренными. Образователями светлохвойных коренных сообществ являются *Pinus*

sylvestris и виды рода *Larix*. Виды родов *Picea*, *Abies* и *Pinus sibirica*, *Pinus koraiensis* являются образователями коренных темнохвойных сообществ. Образователями широколиственных коренных сообществ являются в основном виды семейства Fagaceae (*Quercus robur*, *Fagus orientalis* и др.). Основная причина смены древесных растений в лесных сообществах в результате сукцессий – это противоречие между требовательностью растений к среде и возможностями удовлетворения их средой, с одной стороны, и изменениями среды посредством жизнедеятельности лесной растительности, фауны и человека, – с другой.

Говоря о развитии сообществ, В.Н. Сукачев (1972) отмечал, что «следует избегать терминов, указывающих на законченность сукцессий, желательно не употреблять терминов, выражающих какую-либо степень завершенности сукцессии».

6. ПРИРОДНЫЕ ЗОНЫ И ЛЕСА РОССИИ

Ранее нами отмечалось (см. раздел 4.2), что распределение растений на планете зависит от целого комплекса экологических факторов, ведущими из которых являются два климатических фактора, имеющих закономерное распределение, а именно тепло и вода. Сочетание данных экологических факторов приводит к зональному распределению растительности и почвы, системе последовательно сменяющихся природных зон.

Природная зона – часть земной поверхности, опоясывающая в виде широкой полосы материка и характеризующаяся таким сочетанием тепла и влаги, которое обуславливает развитие в её пределах определенных типов почв и растительности (Мильков, 1977).

6.1. Зона полярных пустынь

В этой зоне лежат острова Северного Ледовитого океана. Из древесных растений здесь лишь внутри острова Врангеля встречаются небольшие группировки кустарничковых ив.

6.2. Зона тундры

Характеризуется безлесьем (*тундра – из языка саами – безлесные вершины гор и им подобные места*). Климат субарктический. Зима длительная и холодная. Среднегодовая температура ниже нуля. В теплое время года температура не выше +5–6 градусов на севере зоны и +10–12 градусов на юге. Безморозного периода в году нет. (Лето, как таковое, когда среднесуточные температуры поднимаются выше +15 градусов, в фенологическом смысле отсутствует). Южная граница зоны проходит по июльской изотерме +10 градусов. Распределение годовых сумм атмосферных осадков меняется с запада на восток: 600–800 мм на побережье Кольского полуострова, 400–600 мм на северо-востоке Европейской части России и в Западной Сибири, 200–300 мм в Восточной Сибири и на Чукотском полуострове вновь увеличивается до 400–600 мм (Петров, Терехина, 2013). Избыточное увлажнение при наличии многолетней мерзлоты приводит к заболачиванию.

Почвы переувлажненные, маломощные, от торфянисто-глеевых до тундровых слабоподзолистых.

Основным фактором, определяющим спектр жизненных форм древесных растений в тундре, является недостаток тепла. Здесь встречается порядка 40 видов кустарничков (*Salix polaris*, *S. Reticulate*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum nigrum* и др.) и только в южной части зоны около 20 видов кустарников (*Betula nana*, *B. exilis*, *B. middendorffii*, *Salix lapponum*, *S. glauca*, *Duschekia fruticosa* и др.).

6.3. Зона лесотундры

Это переходная зона от тундры к лесной. Лесотундра протягивается полосой от 20 до 200 км от Кольского полуострова до бассейна Индигирки, восточнее распространена фрагментарно. Летний период теплее и продолжительнее, чем в тундре. Средняя температура воздуха в июле +10–12 градусов. Количество осадков варьирует от 200 до 350 мм. Положительный баланс увлажнения при наличии многолетнемерзлых грунтов способствует широкому развитию заболачивания территории.

Почвы переходные от тундровых к таежным: торфянисто-глеевые, торфяно-болотные, а под редколесьями – глеево-подзолистые. Деревья образуют редины и редколесья. Видовой состав древесных растений уже значительно богаче, чем в тундре (встречается до 90 видов).

С увеличением континентальности климата меняется видовой состав основных лесообразователей. На Кольском полуострове северный предел распространения деревьев образует *Betula tortuosa*, южнее доминирует *Pinus sylvestris*, восточнее увеличиваются площади, занятые *Picea obovata*. За Уралом северную окраину тундролесий образует преимущественно *Larix sibirica*. Южнее к ней примешивается *Picea obovata*, затем *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*. В Средней Сибири (Петров, Терехина, 2013) безраздельно господствует *Larix gmelinii*, которая далее на восток замещается *L. cajanderii*, а на Дальнем Востоке – *L. ochotensis*. Существенным отличием лесотундры восточнее Верхоянского нагорья является широкое распространение в подгольцовом поясе *Pinus pumila*, а по долинам рек – *Chosenia arbutifolia*.

Из кустарников широко представлены от западных границ до Таймыра *Betula nana*, далее на восток до Аляски *B. exilis*, ареал (*B. divaricata*) практически совпадает с ареалом *Pinus pumila*.

В лесотундре широко представлен также *Ledum palustre*, кустарничковые виды рода *Salix* и тундровые кустарнички.

Южная граница редколесий, разделяющая субарктический и умеренный широтные пояса, является северной границей сомкнутых лесов, т.е. лесной зоны в целом (Петров, Терехина, 2013).

6.4. Лесная зона

Лесная зона является самой обширной природной зоной нашей страны. Общая площадь лесов России по данным ГОЛР ФАО на 2010 год составляла 1146 млн га

Климат в лесной зоне более теплый, летний период достаточно продолжительный, средняя температура июля варьирует в значительных пределах: от +13 до +23 градусов. Осадков выпадает до 600–700 мм в год. Почвы подзолистые, дерново-подзолистые, на юге серые лесные.

В лесной зоне основу ведущего экологического градиента составляет обеспеченность почв питательными веществами в отличие от тундры и лесотундры, где основным лимитирующим фактором и, соответственно определяющим ведущий градиент, является количество тепла.

Лесная зона в зависимости от ведущей роли тех или иных групп древесных растений в лесообразовании подразделяется на три подзоны: таежных, или хвойных лесов, хвойно-широколиственных лесов и широколиственных лесов. Очень часто все эти подзоны выделяются в ранге отдельных природных зон. Таежная подзона, самая северная и самая большая по площади, идет сплошной широкой полосой от западных до восточных границ страны. Подзоны хвойно-широколиственных и широколиственных лесов располагаются южнее и хорошо выражены только в европейской части страны до Урала и на Дальнем Востоке. В Сибири эти две южные подзоны из-за суровости и резкой континентальности климата отсутствуют.

Таежная подзона. Климат подзоны в европейской части и в Западной Сибири слабо и умеренно континентальный, осадков выпадает от 600 до 800 мм в год. Далее на восток количество осадков уменьшается до 200 мм в Восточной Сибири, климат резко континентальный. На Дальнем Востоке количество осадков возрастает до 700 мм.

Тайгу принято подразделять на северную, среднюю и южную.

Северная тайга непосредственно граничит с лесотундрой, много заболоченных лесов и болот. Почвы бедные глеево-подзолистые. Насаждения низко продуктивные IV–V бонитета. В живом напочвенном покрове доминируют мхи долгомошники.

Средняя тайга. Почвы типично подзолистые. Продуктивность лесов более высокая – бонитет III. В живом напочвенном покрове доминируют кустарнички и зеленые мхи.

Южная тайга. Отличается более теплым климатом. Почвы более плодородные – дерново-подзолистые. Леса высоко продуктивные, бонитет II, нередко насаждения I бонитета. В живом напочвенном покрове доминирует разнотравье. Площадь южной тайги в настоящее время значительно сократилась: до 70 % этой территории занимают сельскохозяйственные угодья.

Таежные леса европейской части страны. И.С. Мелехов (1966) предложил подразделить на леса Европейского северо-запада и Европейского северо-востока. Границу между территориями этих лесов можно условно провести по реке Онеге, где появляются первые насаждения с участием *Larix sukaczewii* на выходах известняков и мергелей. Северо-восточные леса в основном и отличаются от северо-западных присутствием, а кое-где и доминированием в составе сибирских видов: *Larix sukaczewii*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*.

Леса Европейского севера, особенно северо-запада, подвергаются интенсивной эксплуатации в течение нескольких столетий и далеко не всюду сохранили девственный характер.

Основными лесообразователями в европейской тайге являются *Picea abies*, *P. ×fennica* и *P. obovata*. Восточнее реки Ветлуги большое участие в составе еловых лесов принимает *Abies sibirica*. *Pinus sibirica* появляется в основном в еловых лесах Коми, где произрастает небольшими группами или одиночными деревьями. Леса из *Pinus sylvestris* наиболее часто встречаются в северной тайге, а также образуют большие массивы на древнеаллювиальных террасах крупных рек и их притоков. Большие площади вырубок и гарей занимают березняки и осинники.

Южная тайга находится в полосе мозаичного появления широколиственных видов: *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *Quercus robur*. Находясь на северном пределе своего произрастания, они чаще всего имеют кустовидную форму и входят в состав подлеска, в более благоприятных условиях произрастают в нижнем ярусе древостоев.

Таежные леса Западной Сибири. Данные леса простираются от Урала до Енисея. Огромные территории заняты болотами. Основными лесообразующими видами являются сибирские виды *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*. В северной тайге доминируют елово-кедровые низкобонитетные насаждения. Сфагновые болота безлесные или с редкой сосной *Pinus sylvestris*, кедром или лиственницей. Средняя тайга елово-кедровая и елово-кедрово-пихтовая, в долинах рек – березово-кедровая согра. В южной тайге увеличивается роль пихты: леса елово-кедрово-пихтовые и осиново-пихтовые. Леса из *Pinus sylvestris* произрастают на дренированных песках (Крылов, 1969). К южной тайге примыкает полоса осиново-березовых лесов, которые являются своеобразным аналогом европейских широколиственных лесов. С дубравами их роднит преобладание здесь серых лесных почв. На юге также спорадически встречается липа, которую некоторые дендрологи выделяют в ранге отдельного вида – *Tilia sibirica*. Вторичные леса образованы в основном березами *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Populus tremula*.

Таежные леса Восточной Сибири. Занимают огромную территорию от Енисея до восточных границ таежной подзоны. Господствующее положение занимают здесь леса из лиственниц, последовательно сменяющих друг друга по мере увеличения суровости климатических условий: *Larix sibirica* – *L. × czekanowskii* – *L. gmelinii* – *L. cajanderii*. Одновременно постепенно снижается роль в лесообразовании сибирских темнохвойных видов: *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, северная граница расселения которых на востоке ограничивается южной тайгой и южными районами средней тайги. Основные площади лесов из *Pinus sylvestris* приурочены к бассейнам крупных рек, например знаменитые сосновые леса Приангарья. На северо-востоке региона большие площади занимают своеобразные стланцевые леса из *Pinus pumila*. Пойменные леса образуют *Populus laurifolia*, *P. suaveolens* и *Chosenia arbutifolia*.

Охотские леса и леса Камчатки. Континентальная область распространения этих лесов протянулась от побережья залива Шелихова на севере до северных отрогов хребта Сихотэ-Алинь на юге. В северной части региона преобладают лиственничные леса из *Larix gmelinii*, которые к югу сменяются темнохвойной тайгой из *Picea ajanensis* с участием *Abies nephrolepis*. *Pinus pumila* нередко образует особенно в северных районах густые чистые заросли или входит в состав подлеска. На Камчатке самым распространенным видом – лесообразователем является *Betula ermanii*, которая образует

каменноберезовые леса. Большие площади занимают стелющиеся леса из *Pinus pumila*. Хвойные леса произрастают в основном в бассейне р. Камчатки (получили образное название «Остров хвойных лесов»): *Picea ajanensis* образует темнохвойную тайгу, а светлохвойные леса – *Larix kamtschatica*.

Подзона европейских хвойно-широколиственных лесов. На севере подзоны преобладают сложные ельники, где широколиственные виды встречаются во втором ярусе – это, по мере продвижения на юг, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *Quercus robur* и *Fraxinus excelsior*. В южной части подзоны преобладают широколиственно-хвойные леса. Здесь ель и широколиственные виды содоминируют в первом ярусе древостоев (Петров, Терехина, 2013). На водоразделах, а также по южным склонам на богатых и хорошо дренированных почвах произрастают широколиственные леса с доминированием *Quercus robur*. На песчаных и супесчаных почвах произрастают сосновые леса. В подлеске преобладает *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus* и др.

Значительная часть лесов подзоны давно уже вырублена. Лесистость в лучшем случае достигает 30 %. На смену сложных ельников и дубрав пришли березняки и осинники.

Подзона европейских широколиственных лесов. Это самая южная подзона в лесной зоне. Она узкой полосой протянулась, выклиниваясь к Уралу, южнее линии Калининград – Москва – Уфа – Западные склоны Южного Урала. Здесь господствуют леса из *Quercus robur*, которому сопутствуют *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *U. glabra* и *Fraxinus excelsior*. *Tilia cordata* в приволжских, а особенно в приуральских широколиственных лесах, выступает часто в роли доминанта или субдоминанта.

В настоящее время широколиственные леса сохранились в виде небольших островов среди окультуренных территорий. Они с давних времен вырубались под посевы сельскохозяйственных культур, так как серые лесные почвы дубрав более благоприятны для земледелия, чем таежные подзолы.

Подзона хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Хвойно-широколиственные леса дальнего Востока произрастают на равнинах и предгорьях Среднего и отчасти Нижнего Приамурья и Приморья по широким долинам рек, озерным террасам и низким

предгорьям Сихотэ-Алиня, Буреинского и других хребтов региона (Петров, Терехина, 2013). Наибольшую площадь здесь занимают кедрово-широколиственные леса, где основным лесообразователем является *Pinus koraiensis*. Они отличаются сложным строением и составом древостоев, видовым богатством подлеска. Леса имеют южный облик с обилием лиан и эпифитов. Среди древесных растений много эндемичных видов. В первом ярусе долинных лесов доминирует *Pinus koraiensis* (до 70 % общего запаса), *Ulmus japonica*, *Picea ajanensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Tilia amurensis*, *Populus maximowiczii*, *Phellodendron amurense*, *Juglans mandshurica*. Во втором ярусе *Acer mono*, *A. ukurunduense*, *A. tegmentosum*, *Abies nephrolepis*, *Maackia amurensis*, *Malus mandshurica*, *Syringa amurensis*. В подлеске *Corylus mandshurica*, *Philadelphus latifolius*, *Viburnum sargentii*, *V. burejaeticum*. Из лиан *Vitis amurensis*, *Scisandra chinensis*, *Actinidia kolomikta* (Цымек и др., 1969).

Подзона широколиственных лесов Дальнего Востока охватывает южную часть Приамурья, Сихотэ-Алиня и Приморья. Основными лесообразователями широколиственных лесов Дальнего Востока являются *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *T. mandshurica*, *T. taquetii*, *Fraxinus mandshurica*. Обычны в составе так же, как и в предыдущей подзоне, *Phellodendron amurense*, *Juglans mandshurica*, *Acer mono*, *A. ukurunduense*, *A. tegmentosum*. В лесах богатый по числу видов подлесок, а также много лиан. Нередко в состав дубово-липовых лесов входят *Betula costata* и *B. davurica*. На крайнем юге Приморья встречаются леса с участием *Abies holophylla*. Современные дубняки часто растут на месте вырубленных хвойно-широколиственных лесов.

6.5. Лесостепная зона

Это зона неустойчивого увлажнения, здесь проходит важная биоклиматическая нулевая полоса соотношения выпадающих осадков и испаряемости. К северу, т.е. в лесной зоне, осадков выпадает на 100–200 мм больше испаряемости, а южнее, в степи, осадков на 100–200 мм меньше испаряемости (Давыдова и др., 1989). Осадков выпадает от 600 мм на западе до 300 мм на востоке зоны. Почвы под лесами серые лесные.

Леса имеют островной характер и приурочены в настоящее время к балкам и берегам рек, например Хреновской бор в Воронежской

области протянулся лентой вдоль р. Битюг. В европейской части леса в основном широколиственные, где доминирует *Quercus robur*. Вместе с ним произрастают *Acer platanoides*, *Ulmus laevis* и *Fraxinus excelsior*. В подлеске встречаются *Acer tataricum*, *Viburnum lantana*, *Crataegus sp.*, *Prunus spinosa*, *Cerasus fruticosa*. В азиатской части зоны лесостепь мелколиственная, березово-осиновая, где доминируют *Betula pendula*, *B. Pubescens* и *Populus tremula*, а на песчаных почвах на западе и за Уралом – *Pinus sylvestris*.

6.6. Степная зона

По характеру увлажнения степь является зоной неустойчивого и недостаточного увлажнения. Годовой баланс осадков по отношению к испаряемости всегда отрицательный. Леса встречаются по долинам рек, как, например, Бузулукский бор, находящийся в обширной приречной котловине, редко на водоразделах рек, как, например, дубравный Шипов лес у водораздела р. Осередь и р. Битюг.

Древесные растения являются также образователями так называемой кустарниковой степи. Это особый тип растительности, приуроченный к западинам и склонам балок. В состав зарослей кустарников входят разнообразные виды. В основном это бобовые *Caragana sp.*, *Chamaecytisus sp.*, *Genista sp.* и розоцветные *Crataegus sp.*, *Spiraea sp.*, *Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *Prunus spinosa*, из хвойных *Juniperus sabina*.

В степи, как и в лесостепной зоне создано много защитных насаждений разного предназначения: полезащитные полосы, защитные полосы вдоль железных и автомобильных дорог, приовражно-балочные насаждения. В составе этих насаждений, наряду с аборигенными видами, широко используются и интродуценты. Из аборигенных видов чаще всего это *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Betula pendula*; из интродуцентов – *Ulmus pumila*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fraxinus lanceolata*, *Larix sibirica*, *Robinia pseudoacacia* и многие другие виды.

6.7. Полупустынная и пустынная зоны Русской равнины

Это зоны с хроническим недостатком влаги: испаряемость превышает количество осадков на 400–700 мм. Расположены они в Прикаспийской низменности, в низовьях Волги. Растительный

покров несомкнутый. Среди древесных растений преобладают полукустарники и кустарники. Наиболее распространенными являются сообщества с белой полынью *Artemisia lerchiana* и песчаной *A. arenaria*. На бугристых песках с ними произрастают тамарикс многоветвистый *Tamarix ramosissima* и джужгун безлистный *Calligonum aphyllum*. На засоленных почвах произрастают полынь малоцветковая *Artemisia pauciflora*, солянка-биюргун *Anabasis salsa* и сарсазан шишковатый *Halocnemum strobilaceum*.

Вдоль русел рек и протоков произрастают галерейные леса. В северной части это *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Salix alba*, *Ulmus laevis*. В низовьях Волги встречаются лишь *Salix alba* и *S. triandra*.

6.8. Горные леса

В горных системах четко проявляется высотная поясность растительности, которая определяется тем, что при подъеме в горы снижается температура, соответственно уменьшается испаряемость, сокращается вегетационный сезон.

Леса Кавказа. Наиболее богат видовым составом лесов Западный Кавказ. При подъеме в горы от Прикубанской низменности можно четко выделить несколько поясов растительности, где доминирующую роль играют разные виды древесных растений.

В предгорьях в поясе от 200–250 м от уровня моря до 500–600 м располагается лесостепной пояс. В образовании лесов участвуют *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus* и *Ulmus carpinifolia*. Во втором ярусе встречаются *Acer campestre*, *Pyrus communis*, *Malus orientalis*. В подлеске произрастают *Corylus avellana*, *Prunus divaricata*, *Cornus mas*, *Crataegus monogyna*/*Viburnum lantana*.

Выше до 1400 м располагается пояс широколиственных лесов, где до 900 м произрастают леса с доминированием дубов *Quercus petraea* и *Q. robur*, выше произрастают буковые леса из *Fagus orientalis*. В составе дубовых лесов, кроме вышеперечисленных видов, заметное участие принимает *Castanea sativa*. В поясе буковых лесов встречается также *Acer pseudoplatanus*.

На высоте от 1400 до 2200 м находится пояс темнохвойных лесов из *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*, к которым примешивается *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Pinus kochiana*.

Выше пояса темнохвойных лесов располагается субальпийский пояс с березовым криволесьем, зарослями *Rhododendron ponticum* и высокотравьем с участием кустарничков: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* *Arctostaphylos uva-ursi* (Петров, Терехина, 2013).

Леса Крыма. Основные массивы лесов сосредоточены на северном склоне Крымских гор. Нижний пояс (до 350 м над уровнем моря) образован низкоствольными лесами из *Quercus pubescens*, *Q. robur*, *Q. petraea* с участием *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*. На высотах от 350 до 800 м располагаются высокоствольные леса с доминированием *Quercus petraea*. В этом поясе в нижней части встречается также *Q. pubescens*, в верхней – появляется *Fagus orientalis* и *Pinus pallasiana*. Выше 700 м постепенно начинают доминировать насаждения из *Fagus orientalis*.

На южном склоне в нижнем высотном поясе до 300–350 м распространены низкорослые леса из *Quercus pubescens* и *Q. petraea* с участием *Carpinus orientalis*. Встречаются весьма характерные для южного побережья *Juniperus excelsa*, *Arbutus andrachne* и *Pistacia turtica*. На некотором удалении от побережья на высотах от 300–400 м произрастают леса из *Pinus pallasiana*, которые в верхнем поясе выше 800–900 м сменяются постепенно лесами из *Pinus sylvestris* и *Fagus orientalis*.

Прибрежная зона Южного склона Крымских гор настолько сильно преобразована человеком, что определить основной тип естественных лесов не представляется возможным.

Горные леса Урала. Уральские горы протянулись с севера на юг более чем на 2,5 тыс. км. Меридиональное положение хребта оказывает влияние на характер увлажнения западных и восточных склонов. Восточные склоны, находящиеся в «дождевой тени», более сухие: осадков выпадает на 150 мм меньше, чем на западном склоне. Все это сказывается на особенностях лесов на склонах разной экспозиции. Верхняя граница леса при движении к югу повышается. Так, на Приполярном Урале верхняя граница леса проходит в среднем на высоте 500 м над уровнем и моря, на Северном Урале – 900 м, на Южном – 1250 м (Горчаковский, 1968).

Наиболее четко выражена вертикальная поясность на Южном Урале. Здесь на западном склоне до 600–700 м поднимаются горные широколиственные леса с *Quercus robur*, *Tilia cordata* и *Acer platanoides*. Выше произрастают горные пихтово-еловые южнотаежные

леса с *Abies sibirica* и *Picea obovata*. На более низких вершинах встречаются подгольцовые дубовые криволесья с луговыми полянами. На восточном склоне пояс широколиственных лесов замещают горные лесостепи (до 200 м над уровнем моря) и горные сосновые и производные из них березовые остепненные леса. Они поднимаются в горы до 1000 м. В наиболее повышенной части хребта горные сосновые леса сменяются узкой полосой горной темнохвойной тайгой. Выше 1000–1100 м над уровнем моря начинается как на западном, так и восточном склоне подгольцовый пояс, где произрастают парковые пихтово-еловые леса в комплексе с луговыми полянами. Горнотундровый пояс выше 1200 м (Горчаковский, 1968, 1975).

На Среднем Урале (самом низком, мы на западном, более влажном склоне) видим доминирование пихтово-еловых и елово-пихтовых среднетаежных и южнотаежных лесов, тогда как на восточном склоне доминируют сосновые леса.

Леса Алтая и Саян. В горных лесах Алтая и Саян наряду с *Pinus sylvestris* доминируют сибирские виды. В горах четко выражена вертикальная поясность растительности. Спектр высотных поясов включает сосново-березовую лесостепь (300–350 м над уровнем моря), узкий во многих местах пояс светлохвойных и лиственных лесов, обширный мощный пояс темнохвойных лесов (от 350–500 м до 1500–1800 м). Выше субальпийские леса и горные тундры. Пояс темнохвойных лесов образуют *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*. *Picea obovata* не входит в состав основных лесообразователей.

Уникальными в горах Южной Сибири являются черневые леса, располагающиеся на высотах от 350 до 900 м. Это леса осиново-пихтовые, пихтово-осиновые, пихтово-кедровые. Кедрово-пихтовые черневые леса отличаются большой продуктивностью. Уникальны также осиновые леса, которые в комплексе с осиново-пихтовой чернью по своему живому напочвенному покрову, типам и плодородию почв схожи с широколиственными лесами. Из широколиственных лесов здесь встречаются небольшие реликтовые липовые рощи из *Tilia sibirica*, которые сохранились в Кузнецком Алатау и в Предгорьях Саян. Лиственничные леса приурочены более всего к сухим южным склонам.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431с.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий «КМК», 2008. 232 с.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.

Видякин А.И. Влияние географического происхождения семян на рост сосны обыкновенной в таежной зоне Кировской области: автореф. дис. канд. с/х. наук. Минск, 1978.

Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России: автореф. дис. д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2004.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 т. Т.1. М.: Наука, 2004. С. 118–120.

Гаянов А.Г. Леса и лесное хозяйство республики Татарстан. Казань: Идель Пресс, 2001. 240 с.

Горчаковский П.Л. Растительность // Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 452 с.

Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала М.: Наука, 1975. С. 28–36.

Давыдова М.И., Раковская Э.М., Тушинский Г.К. Физическая география СССР. Т.1. М.: Просвещение, 1989. С. 143–145.

Демидова А., Ерёмкин Г. Сжигающая без огня. Наука и жизнь, 2017, № 10. С. 58–63.

Деревья и кустарники СССР. Т. I–VI. М.-Л., 1949–1962.

Дерюга Е.С., Мурзов А.И. Особенности роста и развития некоторых интродуцированных деревьев и кустарников в Раифском лесном массиве // Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977.

Дроздов И.И. Хвойные экзоты в лесном хозяйстве // Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНТИ, 1989. С. 95–150.

Избранные труды Морозов Г.Ф. М.: МГУЛ, 2001. С. 114–118.

Исаков Ю.Н. Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: автореф. дис. д-ра биол. наук. СПб., 1999.

Биоморфология растений: иллюстрированный словарь: учеб. пособие / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. М.: МГУ, 2002. 240 с.

Калуцкий К.К., Крылов Г.В., Михайленко Д.М. Древесные экзоты и их насаждения. М.: Агропромиздат, 1986. 271 с.

Карпун Ю.Н. Основы интродукции растений // Hortus botanicus, 2004. № 2. С. 17–32.

Колесниченко М.В. Биохимические взаимодействия древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1976. 184 с.

Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2006. 223 с.

Крылов Г.В., Крылов А.Г. Леса Западной Сибири: В кн. Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969. С.157–246.

Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 125 с.

Лапин П.И. О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений // Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 83. М.: Наука. 1972. С. 10–18.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1974. 424 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.

Матвеев Н.М. Аллелопатические исследования в бывшем СССР за последнее 40-летие и их перспективы в аспекте охраны экологической среды и повышения биологической продуктивности сообществ // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара: Самарский университет, 1996. С. 54–77.

Мелехов И.С. Леса севера Европейской части СССР: В кн. Леса СССР. Т. 1. М.: Наука, 1966. С. 60–77.

Милюков Ф.Н. Природные зоны СССР; Изд. 2-е, доп и перераб. М.: Мысль, 1977. 294 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности: учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.

Морозов Г.Ф. Избранные труды. В 2 т. Т. 1. М.: Лесн. пром-сть, 1970. С. 8–20.

Мочалов Б.А. Содержание углекислого газа в полиэтиленовых теплицах и влияние его на рост сеянцев сосны и ели // Вопросы лесовосстановления на Европейском Севере. Архангельск, 1976. С. 116–126.

Небел Б. Наука об окружающей среде: как устроен мир. Т. 1. М.: Мир, 1993. С. 109–111.

Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.

Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 280 с.

Петров А.П. Стереоморфизм лиственницы Сукачева // Научные труды УГЛТА, Екатеринбург, 2000. С. 25–27.

Петров К.М., Терехина Н.В. Растительность России и сопредельных стран. СПб.: Химиздат, 2013. 328 с.

Радкевич В.А. Экология: учебник. Минск: Вышэйшая школа, 1997. 159 с.

Радченко Т.А., Михайлов Ю.Е., Валдайских В.В. Биогеография: курс лекций. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. 164 с.

Редько Г.И. Линдуловская лиственничная роща. Л.: ЛТА, 1984. 94 с.

Редько Г.И., Редько Н.Г. История лесного хозяйства России. М.: МГУЛ, 2002. 458 с.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная пром-сть, 1967. 276 с.

Рубин Б.А. Курс физиологии растений. М.: Высшая школа, 1971. 672 с.

Рукала Р. Производство посадочного материала в Финляндии // Лесовосстановление на Европейском Севере. Материалы финляндско-русского семинара. Бюллетень научно-исследовательского института леса Финляндии. Хельсинки, 2000.

Соколов С.Я., Связева О.А. Хорология древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 38 с.

Соколов С.Я., Связева О.А. География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 265 с.

Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. I–III. Л.: Наука, 1977–1986.

Дендрология с основами лесной геоботаники / В.Н. Сукачев, П.Л. Богданов, С.Я. Соколов, А.П. Шенников. Л.: Гослестехиздат, 1938. 576 с.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 419 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Турский М.К. Лесоводство. М.: Издание В.Н. Маракуева, 1892. 359 с.

Хохрин А.В. Внутривидовая дисимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией: автореф. дис. д-ра биол. наук. Свердловск, 1977. 49 с.

Цымек А.А., Соловьев К.П., Чумин В.Т. Леса Хабаровского края. В кн. Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969. С. 553–620.

Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учеб.-метод. пособие / С.Г. Шиятов, Е.А. Ваганов, А.В. Кирдянов, В.Б. Круглов, В.С. Мазепа, М.М. Наурзбаев, Р.М. Хантемиров. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.

Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск: Наука и техника, 1971. 351 с.

Mayer H. Das Bauholz des Tempels Solomos. Biblische Zeitschrift, Neue Folge, 1967, Heft 1. S. 53–66.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Древесные растения Красной книги Российской Федерации

Голосеменные

Семейство Кипарисовые – Cupressaceae

Можжевельник прибрежный – Juniperus conferta Parl.

Произрастает на Сахалине на рыхлых песках побережья, вне России встречается в Японии. Статус 3.

Можжевельник высокий – J. excelsa Vieb.

Произрастает в Крыму и по Черноморскому побережью Краснодарского края. Вне России распространен на Балканах и в Малой Азии. Статус 2.

Можжевельник вонючий – J. foetidissima Wild.

Произрастает в Крыму и по Черноморскому побережью Краснодарского края. Вне России встречается на Балканах, Малой Азии и в Сирии. Статус 2.

Можжевельник твердый – J. rigida Siebold et Zucc. subsp. *litoralis* Urussov.

Произрастает на юге Приморского края. Вне России встречается в Китае, на Корейском полуострове и в Японии. Статус 2.

Можжевельник Сарженца – J. sargentii (A. Henry) Takeda ex Koidz.

Встречается на островах Сахалин, Монерон, Кунашир, Шикотан и Итуруп, вне территории России в Японии и на Корейском полуострове. Статус 3.

Микробиота перекрестнопарная – Microbiota decussate Kom.

Эндемик Сихотэ-Алиня (юг Хабаровского края и Приморье). Статус 2.

Семейство Сосновые – Pinaceae

Лиственница ольгинская – Larix olgensis A. Henry

Произрастает в Приморском крае. Вне России встречается в Китае и на Корейском полуострове. Статус 2.

Ель Глена – Picea glehnii (Fr. Schmidt) Mast.

Произрастает на юге Сахалина и Курильских островах (Кунашир и Итуруп). Статус 3.

Сосна густоцветная – *Pinus densiflora*. Siebold et Zucc.

Встречается на крайнем юге Приморского края (Хасанский район), вне пределов России на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 2.

Сосна пущундская – *P. pityusa* Stev.

Один из подвидов сосны калабрийской. Произрастает на Южном берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа. Статус 2.

Сосна меловая – *P. sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.

Встречается в отдельных районах Воронежской и Белгородской областях на меловых обнажениях или супесчано-карбонатных почвах по берегам рек, на Украине в Донецкой области. Статус 3.

Семейство Тисовые – Taxaceae

Тис ягодный – *Taxus baccata* L.

Произрастает в Крыму, на Кавказе и Калининградской области; вне России встречается от южной Скандинавии до Средиземноморья, Малой Азии и северных районов Сирии и Ирана. Статус 2.

Тис остроконечный – *T. cuspidata* Siebold et Zucc ex Endl.

Дальневосточный вид: произрастает на юго-востоке Хабаровского края, в Приморье, Сахалине и южных Курильских островах. Вне территории России встречается на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Покрытосеменные

Семейство Кленовые – Aceraceae

Клен японский – *Acer japonicum* Thunb.

Единственное местонахождение в России находится в южной части острова Кунашир, вне России в Японии на островах Хоккайдо и Хонсю. Статус 1.

Семейство Сумаховые – Anacardiaceae

Фисташка туполистная – *Pistacia tatica* Fisch. et C.F. Mey.

Произрастает в Крыму и на Черноморском побережье Краснодарского края. Вне России – Восточное и Южное Закавказье, Западный Иран, Турция и прилегающие крупные острова Греции. Статус 3.

Семейство Падубовые – Aquifoliaceae

Падуб Сугероки – Plex sugerokii Maxim.

Южнокурильский вид. Произрастает на Кунашире и Итурупe, вне России в Японии. Статус 3.

Семейство Аралиевые – Araliaceae

Аралия материковая – Aralia continentalis Kitag.

Произрастает на юге Приморья, южной части Сахалина, на Кунашире и Итурупe, вне России в Японии. Статус 2.

Аралия сердцевидная – A. cordata Thunb.

Произрастает в средней и южной части Сахалина, соседних островах Монерон и Тюлений, а также на южных Курильских островах. Вне России встречается в Японии. Статус 2.

Плющ Пастухова – Hedera pastuchowii Woronow.

В России встречается только в Дагестане. Основная часть ареала находится в Азербайджане и Восточной Грузии. Статус 2.

Калопанакс семилопастный (диморфант) – Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz.

Встречается на юге Приморья, южной части Сахалина, а также на Кунашире и Итурупe. Вне России произрастает на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Заманиха высокая – Orlonanax elatus (Nakai) Nakai.

Встречается на юге Приморского края, вне России на Корейском полуострове. Статус 2.

Семейство Курказоновые – Aristolochiaceae

Курказон маньчжурский – Aristolochia manshuriensis Kom.

Встречается на юге Приморского края, вне России на Корейском полуострове и в Китае. Статус 1.

Семейство Березовые – Betulaceae

Береза Максимовича – Betula maximowicziana Regel.

В России встречается в небольшом числе экземпляров только на острове Кунашир. Основной ареал расположен в Японии. Статус 1.

Береза Радде – B. raddeana Trautv.

Эндемик Кавказа. Статус 3.

Береза Шмидта – D. schmidtii Regel.

В России проходит северная граница расселения вида (юг Приморского края). Основная часть ареала на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Орех медвежий, лещина древовидная – Corylus colurna L.

Встречается в Краснодарском крае (Северо-западный Кавказ и Закавказье). Вне России произрастает в Закавказских республиках, Иране, Малой Азии и на Балканах. Статус 2.

Хмелеграб обыкновенный – Ostrya carpinifolia Scop.

Спорадически встречается в горных лесах Кавказа. Вне России распространен в Закавказье, Малой Азии, Средиземноморье и в Центральной Европе. Статус 2.

Семейство Самшитовые – Вихасеae

Самшит колхидский – Vixis colchica Pojark.

Произрастает в горной части Краснодарского края, вне России растет в Грузии и Малой Азии. Статус 2.

Семейство Жимолостные – Caprifoliaceae

Жимолость этруская – Lonicera etrusca Santi.

Произрастает на Черноморском побережье Краснодарского края, вне России в Средней Европе, Средиземноморье, Малой Азии и на Балканах. Статус 3.

Жимолость Толмачева – L. tolmatschevii Pojark.

Эндемик Сахалина. Статус 2.

Семейство Бересклетовые – Celastraceae

Бересклет карликовый – Euonymus nana Vieb.

Встречается в Ставропольском крае, Крыму. Вне России произрастает в Молдавии, на Украине, в Румынии и в Китае. Статус 1.

Семейство Ладанниковые – Cistaceae

Солнцецвет арктический – Helianthemum arcticum (Grosser) Janch.

Эндемик Кольского полуострова. Статус 1.

Семейство Кизилловые – Cornaceae

Ботрокариум спорный – Bothrocaryum controversum (Hemsl. ex Prain) Pojark.

Растет на острове Кунашир, вне России встречается на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Семейство Волчелистниковые – Daphniphyllaceae

Волчелистник низкий – Daphniphyllum humile Maxim. ex Franch. et Savat.

Растет на острове Кунашир, вне России в Японии и на Корейском полуострове. Статус 2.

Семейство Эбеновые – Ebenaceae

Хурма обыкновенная – Diospyros lotus L.

Встречается в Краснодарском крае на Черноморском побережье Кавказа. Вне России ареал охватывает Закавказье, Малую Азию, Иран, Афганистан, Северо-западную Индию, Северный Китай и Японию. Статус 3.

Семейство Вересковые – Ericaceae

Рододендрон Фори – Rhododendron fauriei Franch.

Встречается на юге Приморского края и на островах Кунашир и Итуруп. Распространен в горных лесах Японии и в северной части Корейского полуострова. Статус 3.

Рододендрон Шлиппенбаха – R. schlippenbachii Maxim.

Растет на крайнем юге Приморского края. Вне России распространен на Корейском полуострове и прилегающих районах Китая. Статус 2.

Рододендрон Чоносского – R. tschonoskii Maxim.

В России встречается только в одном месте на острове Кунашир. Основная часть ареала охватывает северные острова Японии (Хоккайдо и Хонсю) и южную часть Корейского полуострова. Статус 3.

Семейство Молочайные – Euphorbiaceae

Лептопус колхидский – Leptopus colchicus (Fisch. et C.A. Mey. ex Boiss) Pojark.

Встречается по Черноморскому побережью в районе Большого Сочи, а также в Северной Осетии. Основная часть ареала находится в Западной Грузии, отмечен в Северном Иране. Статус 3.

Семейство бобовые – Fabaceae

Астраканта колючковая – Astracantha arnacantha (Vieb.) Podlech.

Встречается в Краснодарском крае и Крыму, вне России в Болгарии. Статус 2.

Дрок беловатый – Genista albida Willd.

Встречается в Краснодарском крае и Крыму, вне России в Малой Азии. Статус 3.

Дрок распростертый – G. humifusa L.

Черноморское побережье Краснодарского края, вне России в Грузии и Турции. Статус 3.

Дрок сванетский – *G. suanica* Schischk.

Черноморское побережье Краснодарского края, вне России в Грузии и на северо-востоке Малой Азии. Статус 3.

Дрок донской – *G. tanaitica* P.A.Smirn.

Произрастает в Курской, Воронежской, Белгородской, Ростовской и Волгоградской областях по Дону, Северскому Донцу и их притокам, на Украине. Статус 3.

Леспедеца кривокистевая – *Lespedeza cyrtobotrya* Miq.

Северный предел распространения – юг Приморского края. Основная область произрастания на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Леспедеца войлочная – *L. tomentosa* (Thunb.) Maxim.

Встречается на юге Приморского края. Вне России растет на Корейском полуострове, в Китае, Индии и Японии. Статус 3.

Пуэрария дольчатая – *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi

Встречается на юге Приморского края. Вне России растет на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Семейство Буковые – Fagaceae

Дуб зубчатый – *Quercus denticata* Thunb.

Растет на юге Приморского края. Вне России встречается на Корейском полуострове, в Китае и Японии. Статус 3.

Семейство Гортензиевые – Hydrangeaceae

Дейция гладкая – *Deutzia glabrata* Kom.

Растет на юго-западе Хабаровского края и юге Приморья. Вне России встречается в Китае и Корейском полуострове. Статус 2.

Гортензия черешчатая – *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zuss.

Встречается на юге Сахалина и на южных Курильских островах. Вне России – в Японии и Корейском полуострове. Статус 3.

Схизофрагма гортензиевидная – *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zuss.

Растет на острове Кунашир, вне нашей страны на Корейском полуострове. Статус 1.

Семейство Ореховые – Juglandaceae

Орех айлантолистный – *Juglans ailanthifolia* Carr.

Произрастает на Южном Сахалине и на Кунашире, распространен в Японии и Корейском полуострове. Статус 3.

Лапина крылоплодная – *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex Пjinsk.

Встречается на двух изолированных участках: Черноморское побережье Краснодарского края и Дагестан. Вне России произрастает в Иране и Турции. Статус 3.

Семейство Магнолиевые – Magnoliaceae

Магнолия снизу-белая – *Magnolia hypoleuca* Siebold. et Zuss.

В России встречается только на Кунашире. Произрастает в Китае и Японии. Статус 1.

Семейство Восковниковые – Myricaceae

Восковница болотная – *Myrica gale* L.

В России встречается в Ленинградской области (по берегу Финского залива и северо-западной части Ладожского озера). Вне России в Прибалтике, Северной и Западной Европе по побережью и в Северной Америке. Статус 2.

Семейство Розовые (Розоцветные) – Rosaceae

Миндаль черешковый – *Amygdalus pedunculata* Pall.

Встречается на территории Бурятии, вне России в Монголии. Статус 3.

Абрикос маньчжурский – *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) B.Skvortsov.

Произрастает в южных районах Приморского края. Распространен также в северо-восточном Китае и на севере Корейского полуострова. Статус 3.

Кизильник алаунский – *Cotoneaster alaunicus* Golitsin

Эндемик Среднерусской возвышенности. Статус 3.

Кизильник киноварнокрастный – *C. cinnbarinus* Juz.

Эндемик Кольского полуострова и Северной Карелии. Статус 3.

Кизильник блестящий – *C. lucidus* Schltr.

Эндемик юга Центральной Сибири (южная часть Байкальского побережья и северный макросклон Восточного Саяна). Статус 3.

Экзохорда пильчатолистная – *Exochorda serratifolia* S. Moore

Единственное место произрастания в России в окрестностях с. Дворянка Ханкайского района Приморья. Основной ареал произрастания расположен в Китае и Корейском полуострове. Статус 1.

Принсеня китайская – *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Bean

Встречается на юге Приморского края, вне России в Китае и Корейском полуострове. Статус 2.

Рябинник сумахололистный – *Sorbaria rhoifolia* Kom.

Эндемик Сихоте-Алиня. Статус 3.

Рябинокизильник Позднякова – *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*
Rojarkov

Узколокальный эндемик южной Якутии. Статус 3.

Семейство Иглицевые – Ruscaceae

Иглица колхидская – *Ruscus colchicus* P.F. Yeo

Встречается в Краснодарском крае, вне России в Грузии и Северо-Восточной Турции. Статус 2.

Семейство Ивовые – Salicaceae

Ива Гордеева – *Salix gordejewii* Chang et B. Skvortsov

Локальная популяция численностью не более 500 экземпляров в Забайкальском крае. Вне России – в Китае и Монголии. Статус 1.

Семейство Клекачковые – Staphyleaceae

Клекачка колхидская – *Staphylea colchica* Stev.

Эндемик Кавказа. Статус 3.

Клекачка перистая – *S. pinnata* L.

Черноморское побережье. Вне России в Закавказье, на Украине, в Молдавии, на юге Центральной и Южной Европы. Статус 3.

Семейство Волчниковые – Thymelaeaceae

Волчник алтайский – *Daphne altaica* Pall.

Ареал дизъюнктивный. Встречается в Белгородской области, Крыму и на Алтае. Статус 0.

Волчник баксанский – *D. baksanica* Pobed.

Эндемик Центрального Кавказа. Статус 1.

Волчник боровой – *D. sneorum* L.

Встречается в Курской области, вне России на Украине, в Белоруссии, Западной Европе и Малой Азии. Статус 3.

Стеллеропсис алтайский – *Stelleropsis altaica* (Thieb.) Pobed.

Встречается на Алтае, растет также в Средней Азии и на западе Китая. Статус 3.

Стеллеропсис кавказский – *S. caucasica* Pobed.

Эндемик Центрального Кавказа. Статус 3.

Семейство Липовые – Tiliaceae

Липа Максимовича – *Tilia maximowicziana* Shirasawa

Произрастает на Кунашире, вне России в Японии. Статус 1.

Семейство Вербеновые – *Verbenaceae*

Орехокрыльчик монгольский – Caryopteris mongholica Bunge

Встречается на территории Бурятии, вне России в Монголии и Китае. Статус 3.

Семейство калиновые – *Viburnaceae*

Калина Райта – Viburnum wrightii Miq.

Вид обычен на южных Курильских островах, редок на юге Сахалина. Основная часть ареала в Японии. Статус 3.

Семейство Виноградовые – *Vitaceae*

Виноградовник японский – Ampelopsis japonica (Thunb.) Makino

Произрастает на юго-западе Приморского края, вне России в Монголии, Китае, Японии и Корейском полуострове. Статус 1.

Девичий виноград триостренный – *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold. et Zuss.) Planch.

Встречается на юго-западе Приморского края, вне России в Китае, Японии и Корейском полуострове. Статус 1.

Категории статуса редкости видов Красной книги в связи с необходимостью обеспечения их специальной охраны определяются по следующей шкале:

0 – Вероятно исчезнувшие. Таксоны, известные ранее на территории Российской Федерации, нахождение которых в природе не подтверждено в последние 50 лет, но возможность их сохранения нельзя исключить.

1 – Находящиеся под угрозой исчезновения. Таксоны, численность особей которых уменьшилась до такого уровня или число их местонахождений настолько сократилось, что в ближайшее время они могут исчезнуть.

2 – Сокращающиеся в численности. Таксоны с неуклонно сокращающейся численностью, которые при дальнейшем воздействии факторов, снижающих численность, могут в короткие сроки попасть в категорию находящихся под угрозой исчезновения:

а) таксоны, численность которых сокращается в результате изменения условий существования или разрушения местообитаний;

б) таксоны, численность которых сокращается в результате чрезмерного использования их человеком и может быть стабилизирована специальными мерами охраны (лекарственные, пищевые, декоративные и др. растения).

3 – Редкие. Таксоны с естественной малой численностью, встречающиеся на ограниченной территории или спорадически распространенные на значительных территориях, для выживания которых необходимо принятие специальных мер охраны:

- а) узкоареальные эндемики;
- б) имеющие значительный ареал, в пределах которого встречаются спорадически и с небольшой численностью популяций;
- в) имеющие узкую экологическую приуроченность, связанные со специфическими условиями произрастания (выходами известняков или других пород, засоленными почвами и др.);
- г) имеющие значительный общий ареал, но находящиеся в пределах России на границе распространения;
- д) имеющие ограниченный ареал, часть которого находится на территории России.

4 – Неопределенные по статусу. Таксоны, которые относятся к одной из предыдущих категорий, но достаточных сведений об их состоянии в природе в настоящее время нет либо они не в полной мере соответствуют критериям других категорий, но нуждаются в специальных мерах охраны.

5 – Восстанавливаемые и восстанавливающиеся. Таксоны, численность и область распространения которых под воздействием естественных причин или в результате принятых мер охраны начали восстанавливаться и приближаться к состоянию, когда не будут нуждаться в специальных мерах по сохранению и восстановлению.

Приложение 2

**Инвазионные виды древесных растений
в экосистемах Средней России***

Боярышник однопестичный (*Crataegus monogyna* Jacq).

В России встречается в Калининградской области, в чернозёмной полосе европейской части (Воронежская, Белгородская области и южнее), в Предкавказье и в Крыму. Вполне натурализовавшиеся популяции встречаются в центральных и северных регионах Средней России.

Ирга колосистая (*Amelanchier spicata* (Lam.) С. Koch).

Вид гибридного происхождения. Есть две гипотезы появления этого вида: первая, что исходными видами являются европейская *A. Ovalis* Medik и завезенная в Европу *A. canadensis* (L.) Medik и вторая, что, *A. spicata* возникла при гибридизации североамериканских *A. canadensis* и *A. stolonifera* Weig.

Естественный ареал предка *A. spicata* занимает восточную часть Канады и США. Вид обладает высокими адаптационными свойствами и натурализовался по всей европейской части России, вплоть до Архангельска и Мурманска, известен на Урале, в Западной Сибири, на Алтае, в Забайкалье (Иркутск) и на Дальнем Востоке. Везде зимостоек и плодоносит.

Ирга ольхолистная (*Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt.).

Обширный ареал вида занимает западную часть Северной Америки: в Канаде – провинции Юкон и Британская Колумбия, в США – штат Аляска и регионы Великих Равнин и Скалистых гор от штатов Вашингтон и Орегон до Небраски и Колорадо.

Ирга ольхолистная отмечена в качестве натурализовавшегося вида в Московской, Тверской, Калужской, Смоленской, Ивановской и Ярославской областях. Обнаружена под пологом естественных лесных фитоценозов в Орловской области. По-видимому, распространена в Средней России гораздо шире, но при сборах принимается за *A. spicata*.

Во вторичном ареале оба вида ирги произрастают на опушках и освещённых участках в садах, парках и лесах среди кустарникового подлеска совместно с различными аборигенными видами.

* Виноградов и др., 2009.

Клен ясенелистный (Acer negundo L.).

Клен ясенелистный в природе произрастает в Северной Америке. Сплошной ареал простирается от Скалистых гор до Атлантического побережья и от Канады до Флориды. В России клён ясенелистный известен с конца XVIII в. (в ботаническом саду Санкт Петербурга имелись уже взрослые экземпляры клёна в 1796 г.) В 1897 г. *A. negundo* впервые появился на Урале. Он возделывался в питомнике при Талицкой лесной школе, заложенном под руководством О.Г. Вронского.

Дичание *A. negundo* в России началось во второй половине XX в. Всюду размножается самосевом и во многих регионах считается самым обычным, часто сорным растением. Чрезвычайно широкий диапазон местообитаний — результат высокой толерантности к дефициту почвенной влаги и нехватке питательных веществ в почве. Местообитания, которые этот вид занимает в естественном и во вторичном ареалах, весьма сходны. Он в изобилии населяет прибрежные фитоценозы (например, пойменные леса) вдоль как мелких речушек, так и широких рек до высоты 1 000 метров над уровнем моря. Он найден в мезофитных дубравах, сосновых лесах, особенно вдоль опушек. Также он внедряется в естественные фитоценозы (леса и степи), *A. negundo* колонизирует и огромный диапазон полуестественных местообитаний — заброшенные парки, посёлки, заброшенные пахотные поля, обочины дорог, железнодорожное полотно, свалки и даже крыши домов.

Лох узколистный (Elaeagnus angustifolia L.).

E. angustifolia издревле широко культивируется, поэтому точно установить его естественный ареал едва ли возможно. Происхождение лоха обычно связывают с Малой и Средней Азией.

В Европейской России *E. angustifolia* разводится как декоративное растение. Широко используется в лесомелиорации в южных аридных областях как засухо- и солеустойчивая культура. На территории средней полосы Европейской России лох узколистный является инвазионным видом лишь на юге территории, особенно в юго-восточных областях. В северной части вид известен преимущественно в культуре, но изредка встречается как заносное растение.

Облепиха крушиновидная (Hippophae rhamnoides L.).

В диком виде растёт в приатлантических и южно-скандинавских районах Западной Европы, на Балканах, в Турции, Иране, Афганистане, Пакистане, гималайских районах Индии, Китае, в том числе в Тибете, Монголии, почти во всех горных районах по южной границе

России (на Кавказе, в предгорной и горной частях Средней Азии, Казахстане), а также на юге Сибири и в Забайкалье. Вид подходит к западной границе Европейской России – встречается от островов в Балтийском море на севере до Чёрного моря на юге. На Украине растёт дико в устье Дуная.

Благодаря декоративности и лечебным свойствам плодов облепиха получила значительное распространение в лесной и лесостепной зоне России, куда она интродуцирована в начале XIX в. В начале XX в. облепихой заинтересовались уже как плодовым растением, и её начали разводить в европейской части России. Однако особо популярной облепиха стала в 1960-е гг. В процессе дичания вид произрастает в местах, сходных по условиям с природными, – на прибрежных песках и наносах, золоотвалах, в стыках бетонных плит на набережных, а также успешно осваивает придорожные и сорные места обитания: обочины шоссе и железных дорог, улицы, пустыри, дворы, скверы, лесополосы, окрестности дачных участков.

Рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun.).

Область естественного произрастания рябинника рябинолистного охватывает Западную (Томская область и Красноярский край) и Восточную Сибирь (Иркутская, Читинская область, Бурятия, Якутия), Дальний Восток, Камчатку, Северную Монголию, Японию, Корею, Китай, Гималаи и Центральную Азию.

В настоящее время широко распространился в культуре вне пределов своего естественного ареала как декоративное растение. Дичает во всех областях Средней России. В культуре семенами размножается с трудом, дичает посредством разрастания, образуя обильные корневые отпрыски, самосев редок.

Тополь белый (*Populus alba* L.).

Естественно произрастает на юге Европейской части России, в Крыму, на Кавказе, на юге Западной Сибири, в Средней Азии, в южной части Средней и Западной Европы, в Средиземноморье, на Балканах и в Малой Азии.

Во всех областях Средней России тополь белый известен с XIX столетия. В этот период вид уже широко использовался в качестве неприхотливого декоративного растения, а также для закрепления песчаных дюн. Семенное возобновление тополя за пределами природного ареала в Орловской, Тульской и Московской областях отмечено в 1980-е гг. Вероятно, именно наличие или отсутствие семенного возобновления определяет характер и скорость распространения *P. alba* в Средней России. Если в Ивановской области

в большинстве случаев встречаются лишь клоны, то в Московской, Тульской областях и южнее *P. alba* прекрасно возобновляется самосевом.

Ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.).

Североамериканский вид ясеня с самым обширным ареалом. Его естественный ареал охватывает восточные и центральные районы Северной Америки. В области естественного распространения широко культивируется как быстрорастущий и устойчивый вид древесного растения.

Данный вид в Европе стал широко использоваться с первой половины XX в. наряду с *Acer negundo*, *A. saccharinum* и гибридными тополями.

В России *F. pennsylvanica* широко используется в городском озеленении, в лесостепных и степных областях применяется для создания полезащитных и придорожных лесных полос.

В южных областях высоко активен как инвазионный вид, на севере территории дичание отмечено преимущественно в пределах городов и посёлков, реже в пригородных лесах. Натурализация отмечена во всех регионах средней полосы России.

В районах вторичного ареала приурочен к рудеральным местобитаниям, растёт на городских пустырях, в оврагах, на дорогах и обочинах, выемках грунта, у фундаментов. В последние годы все чаще отмечается в речных долинах. Особенно активно *F. Pennsylvanica* внедряется в пойменные леса Нижней Волги, где вытесняет местные виды.

Приложение 3

Интенсивность фотосинтеза у различных по газоустойчивости видов древесных растений*

Вид	Повреждаемость, %	Фотосинтез, имп./мин. на 1дм ²	Активность S ³⁵ В 1г, имп/мин
Вяз гладкий	8,2	3 045	32 928
Жимолость татарская	8,2	8 360	98 792
Бересклет европейский	11,9	2 250	150 114
Клен ясенелистный	26,6	3 650	54 537
Черемуха обыкновенная	26,2	16 750	161 745
Ясень пенсильванский	21,0	3 550	57 130
Снежногодник белый	22,5	1 270	159 850
Облепиха крушиновидная	23,0	2 000	85 018
Бузина красная	24,2	2 620	122 837
Сирень обыкновенная	25,9	1 500	81 302
Вишня	26,3	3 640	105 202
Тополь черный	28,6	4 860	95 505
Тополь бальзамический	29,0	843	125 211
Свидина белая	29,0	5 300	212 193
Чубушник венечный	31,1	5 720	144 136
Сирень мохнатая	31,1	1 800	91 330
Кизильник блестящий	34,1	2 520	61 445
Клен остролистный	35,0	5 200	74 752
Клен татарский	35,6	1 150	103 630
Слива	35,8	14 030	117 368
Клен серебристый	42,0	1 230	12 343
Калина обыкновенная	42,6	12 800	164 277
Смородина золотистая	43,2	5 057	153 735
Тополь белый	44,5	2 660	163 704
Крушина слабительная	45,5	880	106 179
Боярышник кровово-красный	48,6	1 680	109 595
Груша	49,0	-	128 371
Яблоня ягодная	49,6	13 000	114 659
Пузыреплодник калинолистный	50,6	5 500	132 302
Береза повислая	51,8	3 800	115 782
Липа мелколистная	54,5	2 175	156 882
Рябина обыкновенная	54,6	6 500	211 572
Рябинник рябинолистный	56,5	7 050	176 832
Карагана древовидная	59,0	11 550	199 403
Барбарис обыкновенный	59,3	3 160	25 826
Груша уссурийская	59,8	10 000	133 461
Осина	60,0	1 390	412 389
Роза морщинистая	61,1	-	323 562
Ирга колосистая	61,1	5 400	94 525
Ива белая	62,0	12 000	128 632
Лещина обыкновенная	62,5	-	212 828

* Николаевский, 1979.

Приложение 4

Морфологическое строение листьев древесных растений и газоустойчивость*

Вид	Повреждаемость, %	Число устьиц на 1 мм ²	Толщина верхней кутикулы, мкм	Толщина верхнего эпидермиса, мкм
Вяз гладкий	8,2	200	1,4	20,0
Жимолость татарская	8,2	158	1,25	32,7
Бересклет европейский	11,9	228	1,8	15,0
Ясень пенсильванский	21,0	166	1,25	10,5
Снежноягодник белый	22,5	206	1,75	16,2
Облепиха крушиновидная	23,0	90,6	1,6	13,4
Бузина красная	24,2	75	2,1	32,9
Сирень обыкновенная	25,9	234	1,6	21,9
Черемуха обыкновенная	26,2	180	1,5	20,0
Вишня	26,3	173	1,95	23,0
Клен ясенелистный	26,6	327	1,8	17,0
Тополь черный	28,6	211	1,75	17,6
Тополь бальзамический	29,0	121	1,18	19,2
Свидина белая	29,0	282	1,5	8,9
Чубушник венечный	31,1	106	1,3	28,3
Сирень мохнатая	31,1	158	1,6	13,6
Кизильник блестящий	34,1	142	1,8	23,6
Клен остролистный	35,0	292	1,3	17,9
Клен татарский	35,6	538	1,5	14,0
Слива	35,8	136	1,6	19,3
Клен серебристый	42,0	50	1,55	14,9
Калина обыкновенная	42,6	186	1,3	19,0
Смородина золотистая	43,2	83	1,1	15,0
Тополь белый	44,5	146,5	1,4	16,2
Крушина слабительная	45,5	94	1,1	19,0
Боярышник кроваво-красный	48,6	109	1,4	17,0
Груша	49,0	90	1,7	13,6
Яблоня ягодная	49,6	158	1,6	15,1
Пузыреплодник калинолистный	50,6	113	1,4	17,0
Береза повислая	51,8	154	-	-
Липа мелколистная	54,5	151	1,2	21,7
Рябина обыкновенная	54,6	121	1,3	21,0
Рябинник рябинолистный	56,5	196	1,6	14,3
Карагана древовидная	59,0	148	1,8	13,4
Барбарис обыкновенный	59,3	184	1,6	18,8
Груша уссурийская	59,8	124	1,6	29,2
Осина	60,6	-	1,3	13,5
Роза морщинистая	61,1	-	-	-
Ирга колосистая	61,1	855	1,5	31,7
Ива белая	62,0	165	1,3	15,7
Лещина обыкновенная	62,5	87	1,8	10,6
Барбарис тунберга	78	63	1,6	15,3

* Николаевский, 1979.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
1. ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	12
2. БОТАНИЧЕСКИЙ ВИД И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	18
2.1. Понятие о виде как системе популяций	18
2.2. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений...	19
2.3. Ареал вида	24
3. ИНТРОДУКЦИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	32
4. ЭКОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	38
4.1. Климатические факторы	41
4.2. Зональность растительности и ее причины	50
4.3. Эдафические факторы	52
4.4. Дендрохронология	54
4.5. Орографические факторы	55
4.6. Биотические факторы	57
4.7. Антропогенные факторы	63
5. ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЗ И ЕГО КОМПОНЕНТЫ	66
5.1. Понятие о биогеоценозе	66
5.2. Фитоценоз, его структура и динамика	67
6. ПРИРОДНЫЕ ЗОНЫ И ЛЕСА РОССИИ	72
6.1. Зона полярных пустынь	72
6.2. Зона тундры	72
6.3. Зона лесотундры	73
6.4. Лесная зона	74
6.5. Лесостепная зона	78
6.6. Степная зона	79
6.7. Полупустынная и пустынная зоны Русской равнины	79
6.8. Горные леса	80
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	83
ПРИЛОЖЕНИЯ	
Приложение 1. Древесные растения Красной книги Российской Федерации	87
Приложение 2. Инвазионные виды древесных растений в экосистемах Средней России	97
Приложение 3. Интенсивность фотосинтеза у различных по газоустойчивости видов древесных растений	101
Приложение 4. Морфологическое строение листьев древесных растений и газоустойчивость	102

Электронный архив УГЛТУ

Учебное издание

Петров Алексей Петрович

ВВЕДЕНИЕ В ДЕНДРОЛОГИЮ



Редактор Н.В. Рощина
Оператор компьютерной верстки О.А. Казанцева

Подписано в печать 04.09.2019
Формат 60x84 1/16
Уч.-изд. л. 5,61 Усл. печ. л. 6,04
Тираж 300 экз. (Первый завод 35 экз.)
Заказ №

ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет»
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37
Тел.: 8(343)262-96-10. Редакционно-издательский отдел

Типография ООО «ИЗДАТЕЛЬСТВО УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ ЦЕНТР УПИ»
620062, РФ, Свердловская область, Екатеринбург, ул. Гагарина, 35а, оф. 2
Тел.: 8(343) 362-91-16