

Ю. З. КУЛАГИН

**ЛЕСООБРАЗУЮЩИЕ
ВИДЫ,
ТЕХНОГЕНЕЗ
И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БАШКИРСКИЙ ФИЛИАЛ
Институт биологии

Ю. З. КУЛАГИН

ЛЕСООБРАЗУЮЩИЕ
ВИДЫ,
ТЕХНОГЕНЕЗ
И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Москва 1980

К у л а г и н Ю.З. Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование.—
М.: Наука, 1980. 116 с.

В работе дана характеристика основных понятий, принципов и методов
индустриальной экологии и дендроэкологического прогнозирования. Ус-
тановлена перспективность использования экологических ареалов для
прогноза лесных сукцессий в горных условиях.

Книга рассчитана на научных работников в области экологии, лесове-
дения и охраны природы, а также на лесоводов.

Табл. 7. Ил. 38. Библиогр.: 145 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук

Е.В. КУЧЕРОВ

ВВЕДЕНИЕ

Современные темпы урбанизации и промышленного освоения ресурсов биосферы стали настолько значительны, что все чаще обсуждается вопрос о так называемой биотехносфере или управлении эволюцией биосферы в связи с переходом в фазу ноосферы. Этот вопрос перешел из стадии обще-биологического и философского обсуждения на рельсы практических решений. Жизненно необходимое использование природных и, в частности, лесных ресурсов должно быть экологически корректным; последнее означает обязательность согласования проектов резкого повышения промышленного потенциала тех или иных регионов с имеющимися реальными возможностями природных экосистем, с адаптивными возможностями лесообразующих видов.

Стержневой идеей понятия "биотехносфера" на современном этапе следует полагать "сращивание" индустрии с биосферой, промышленных предприятий с растительным покровом, урбанизированных ландшафтов с природными биоценозами. Важнейшей задачей в этом плане необходимо признать экологизацию производственной деятельности с установлением оптимальных взаимоотношений между промышленными отходами и растительными сообществами, с быстрым включением в биогеохимические циклы не только газо-пылеватых и жидких экскалаторов, но и прошедшую через стадию общественного потребления товарную продукцию. В решении этой задачи совершенно необходимо научиться, во-первых, залечивать нанесенные живой природе раны с помощью лесных культур и естественного лесовозобновительного процесса и, во-вторых, повышать аккумулирующие и детоксицирующие свойства древесных растений и лесных сообществ, при этом решающее значение приобретает экологическое прогнозирование.

Общая ситуация в лесах Урала и сопредельных территорий сейчас стала таковой, что при количественной оценке лесного фонда неизбежно приходится учитывать не только деятельность лесозаготовительной промышленности, но и результаты лесоразрушительных воздействий со стороны горнорудной, металлургической и химической промышленности. Так, в частности, сообщается [Колесников, 1978] факт возникновения на более чем 50 тыс.га лесных земель промышленных отвалов и карьеров. Явления деградации лесов вследствие промышленных загрязнений в совокупности с отчуждением земель под городское и промышленное строительство создали на Урале достаточно внушительную картину техногенных ландшафтов. Учитывая постоянно возрастающее рекреационное напряжение вокруг многочисленных городов и рабочих поселков и вредные последствия

бессистемного выпаса домашнего скота в лесах, можно высказать предложение о намечающемся на Урале в целом экологически существенном изменении характера естественного лесообразовательного процесса. Иначе говоря, урбанизация и индустриализация стала для лесов Урала и смежных территорий столь же значимым экологическим обстоятельством, как геоморфология и климат. Отмечается, что сильно измененные промышленностью земли или техногенные ландшафты, характеризующиеся перемещением грунтов, выбросами разнообразных технологических отходов и резким нарушением почвенно-растительного покрова занимают на нашей планете территорию, в четыре раза превышающую Францию; предполагается, что к концу нашего столетия суммарная площадь промышленных и урбанизированных зон может занять около 3% общей продуктивной площади суши.

Настоящая работа предпринята с целью выяснить принципиальные возможности повышения эффективности прогнозирования по отношению к лесообразующим видам в лесопромышленных и заводских районах Предуралья и Южного Урала. Изучению подверглись важнейшие лесообразующие виды деревьев и кустарников и некоторые интродуценты: сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*), лиственница Сукачева (*Larix Sukaczewii*), ель сибирская (*Picea obovata*), ель обыкновенная (*P. excelsa*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), береза бородавчатая, или повислая (*Betula pendula*), береза пушистая, или белая (*B. alba*), осина (*Populus tremula*), тополь черный, или осокорь (*Populus nigra*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), ясень зеленый (*Fraxinus viridis*), клен платановидный (*Acer platanoides*), клен ясенелистный (*A. negundo*), ильм горный, или шершавый (*Ulmus scabra*), вяз гладкий или обыкновенный (*U. laevis*), вяз перистоветвистый (*U. pinnato-ramosa*), дуб летний (*Quercus robur*), ольха серая (*Alnus incana*), ольха черная (*A. glutinosa*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), черемуха обыкновенная (*Padus racemosa*), калина обыкновенная (*Viburnum opulus*), карагана кустарниковая, или чилига (*Caragana frutex*), вишня кустарниковая, или степная (*Cerasus fruticosa*), кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpa*), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum*), жимолость алтайская (*L. altaica*), свидина белая (*Thellicrania alba*), смородина щетинистая (*Ribes hispudulum*), волчейгодник обыкновенный (*Daphne mezereum*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*), крушина ломкая (*Frangula alnus*).

Мы стремились, во-первых, к уяснению основных принципов индустриальной экологии и дендроэкологического прогнозирования с использованием идей о критических периодах и кризисных ситуациях, экологической эквивалентности и преадаптированности, во-вторых, к выяснению видоспецифичности и использованию экологических ареалов лесообразователей для прогноза сукцессий в горных широколиственно-хвойных лесах, в-третьих, к уточнению методов создания промышленного фитофильтра и прогнозирования газоустойчивости лесообразующих видов.

Автор признателен и благодарен коллегам по Институту биологии БФАН СССР за помочь в выполнении работы и надеется, что она окажется полезной при дальнейшем развитии теории и методов дендроэкологического прогнозирования и оптимизации техногенных ландшафтов.

ГЛАВА 1

ИНДУСТРИАЛЬНАЯ ДЕНДРОЭКОЛОГИЯ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ

О ТЕХНОГЕНЕЗЕ И АНТРОПОГЕННЫХ СРЕДАХ

В экологическом плане техногенез неизбежно предстает как динамичный комплекс весьма разнообразных по физико-химическому содержанию и биологическим последствиям факторов, порожденных производственной деятельностью заводов и фабрик. Поскольку последняя изменяется в связи с научно-техническим прогрессом, то техногенные факторы как один из мощных компонентов современной биосфера становятся обязательным постоянным объектом экологического изучения. В техногенезе некоторые исследователи [Глазовская, 1968] видят прежде всего геохимическую сторону процессов, поскольку функционирование промышленности базируется на извлечении из окружающей среды, концентрации и перегруппировке широкого ряда химических элементов и их минеральных и органических соединений с вторичным рассеянием их части. Этот момент техногенеза имеет многочисленные яркие проявления в окрестностях горнобогатительных комбинатов и металлургических заводов, а в частности, вторичное рассеяние элементов в ряде случаев приводит к возникновению так называемых индустриальных пустынь. Но совокупность геохимических процессов, движимых техногенезом, не может не сочетаться с изменениями и физических параметров окружающей среды, в частности, гидротермических режимов. Доминирующее влияние техногенных физических факторов наглядно можно видеть в окрестностях медеплавильных заводов, где сильное подкисление почв двуокисью серы опасно для таежных лесообразователей не само по себе, а вследствие разрушения почвенной структуры и интенсивной водной эрозии; резкое снижение запасов воды в корнеобитаемом слое становится при этом причиной значительного преобразования лесных сообществ [Кулагин, 1974а]. Среди порождаемых техногенезом условий существования для растений допустимо различать, во-первых, экологически новые химические соединения и физические факторы и, во-вторых, необычное сочетание обычных природных факторов с чрезмерным усилением одного из них.

Техногенная обусловленность многих современных факторов стала причиной настолько сильного изменения условий существования, что возникли экологически своеобразные антропогенные среды, занимающие подчас немалые пространства. К ним следует отнести: 1 — гидротехническую, весьма наглядно представленную, с одной стороны, затопленными и подтопленными землями в сфере водохранилищ, а с другой — осушеными торфяниками и искусственно увлажненными территориями в зоне

степей и пустынь; 2 – сельскохозяйственную, характеризующуюся вспашкой почв, доминированием монокультур, удобрительной и гербицидной химизацией; 3 – лесохозяйственную, которую можно видеть в сфере промышленности на примере лесосек, разнообразной лесохозяйственной деятельности и лесных культур; 4 – урбанизированную – в городах; 5 – промышленную – на территории и в окрестностях заводов, рудников, электростанций. Лесообразующие виды деревьев и кустарников, оказавшись в той или иной из отмеченных антропогенных сред, неизбежно изменяют содержание своей приспособительной эволюции. Выяснение последнего обстоятельства имеет существенно важное значение не только для текущих работ по лесовосстановлению и лесомелиорации, но и для составления прогнозов отдаленных последствий в лесных популяциях и биоценозах, состояние которых глубоко затрагивает и экологию самого человека.

Несколько пояснений по экологической специфике некоторых из отмеченных антропогенных сред обитания лесообразующих видов.

Строительство гидроэлектростанций на реках стало причиной резких изменений в лесорастительных условиях, прогностическая оценка которых признана актуальной задачей [Бобровский, 1953; Вендров, Дьяконов, 1976]. Через затопление речных пойм и подтопление надпойменных террас гидротехнические сооружения оказали глубокое вмешательство в экологию лесообразующих видов, изменив не только условия роста и возобновления, но и характер их приспособительных реакций [Кулагин, 1958а]. Известно, что древесные растения в постоянно погруженном в воду состоянии рости не могут. Но временное затопление стало фактором существования древесно-кустарниковых сообществ, требующим выяснения его экологического своеобразия в широком спектре условий от весенних паводков и природных вымочек леса по суходольным низинам до берегов водохранилищ. Если подтопление призвано обозначать факт поднятия уровня грунтовых вод в пределы ризосфера, то затопление – покрытие поверхности почвы сплошным слоем воды.

Анализируя результаты исследований М.В.Лобановой [1955], Л.Н.Куряжковского [1953], Р.В.Бобровского [1953], можно видеть, что влагоустойчивость почек, молодых листьев и коры стеблей, способность к образованию "водяных" корней на ветвях и стволах находятся в зависимости от принадлежности к пойменному экотипу. С учетом сроков весеннего облиствения, глубины корневых систем и способности последних использовать так называемый защемленный воздух вышеотмеченные признаки позволяют прогнозировать устойчивость древесных растений к затоплению.

Подтопление, так же как и затопление, оказывается более опасным для суходольных видов по сравнению с пойменными и лесоболотными видами. Адаптивная перестройка при подтоплении захватывает не только морфологию корневых систем и физиологию всасывающих корней, но и анатомо-физиологические особенности ствола и листьев [Кулагин, 1958а; Веретенников, 1964]. Знание степени выраженности соответствующих адаптивных сдвигов позволяет прогнозировать устойчивость к подтоплению. Особенно важно учитывать, во-первых, способность к замене

стержневой корневой системы поверхностной с доминированием горизонтальных корней, во-вторых, увеличение просветов сосудов и трахеид ранней древесины, в-третьих, гигрофилизацию со снижением густоты жилок и обилия устьиц, с скоординированными изменениями сосущей силы листьев, их обводненности и транспирации, в-четвертых, зависимость химического плодородия почвы от переувлажнения ее нижних горизонтов. На примере дуба летнего — главного лесообразователя на подтопленных территориях Куйбышевского водохранилища — нами была успешно показана прогностическая работоспособность изложенных моментов [Кулагин, 1958а].

Следовательно, на примере техногенного обусловленного затопления и подтопления можно видеть, что успех приспособления к ним деревьев и кустарников зависит, с одной стороны, от степени отклонения условий среды от нормальных природных параметров, а с другой — от биологических свойств растений. Если весеннее затопление оказывается губительным только для видов внепойменной суходольной экологии, то летнее — опасно и для пойменных видов. В качестве защитных средств, несколько отодвигающих момент гибели, используются разнообразные особенности строения, физиологии, сезонной феноритмики. К подтоплению древесные растения приспособливаются более успешно, включая в пределы адаптивной перестройки многие структурно-функциональные свойства. Прогнозирование влагоустойчивости деревьев и кустарников в гидротехнической среде убеждает в целесообразности учета прежде всего тех структур и функций, которые формируются в природных условиях под влиянием избыточного увлажнения.

В последние десятилетия сформировалась лесная промышленность, оказавшая при заготовке древесины сильное воздействие на природные процессы в лесах [Шиманюк, 1955; и.д.]. Широкое использование лесовалочных и трелевочных машин придало лесосекам и возникшим на них производным вторичным лесным сообществам ряд своеобразных черт. Природные катастрофы типа бурелома и ветровала не могут быть аналогами современных вырубок. Техногенез в связи с использованием машин и механизмов при заготовке древесины проявляется в следующем. Это, во-первых, катастрофически быстрое изреживание древостоя с отчуждением биомассы древесины, приводящее к снятию "затеняющего экрана" по отношению к нижним ярусам лесного сообщества на обширных площадях с резким усилением температурных колебаний, ветра, испаряемости; во-вторых, механическое повреждение подроста и синузий кустарничкового и травяно-мохового ярусов с одновременным разрушением верхних почвенных горизонтов; в-третьих, избирательное удаление из древостоя стволов лишь некоторых видов или отдельных возрастных групп; в-четвертых, использование машин и различных химических средств при искусственном лесовосстановлении, причем нередко за счет семян из географически отдаленных популяций и даже инорайонных интродуцентов. Все это в целом создает неизбежные трудности в протекании естественных лесовосстановительных смен, поскольку адаптивные возможности лесообразующих видов реализуются в новых экотопах. Полезащитные лесные полосы, создаваемые не только из местных, но и интродуцирован-

ных видов деревьев и кустарников в окружении сельскохозяйственных угодий с интенсивной удобрительной и гербицидной химизацией есть несомненно крайний вариант лесохозяйственной среды.

Обсуждая вопрос о древесных растениях в урбанизированной среде, следует подчеркнуть, что они встречают максимум экологических трудностей в промышленных городах, т.е. там, где они более всего нужны. Естественная лесная растительность в процессе урбанизации неизбежно преобразуется в обедненные по видовому составу сообщества, в дальнейшем уступающие место искусственным посадкам.

Целесообразно различать два типа урбанизации, один из которых характерен для старых городов, сформировавшихся в течение столетий на месте малых поселений, а другой присущ современным быстро растущим городам [Кулагин, 1975а]. В первом случае возможно выделить три этапа, которые последовательно характеризуются: а) небольшими поселениями со слабо измененной природной средой и фрагментами более или менее полноценных естественных лесных сообществ; б) более крупными поселениями (села, малые города) с фрагментами сильно обедненных лесов, преобразуемых в лесопарки; в) промышленными городами с полностью уничтоженной естественной растительностью и искусственными насаждениями в виде парков, скверов, внутридворовых и придорожных посадок. Во втором случае, т.е. при современных темпах градостроения, в пределах города нередко оказываются лесные массивы с незначительными отклонениями в флористическом и фитоценотическом отношении. Возникает задача оградить их от быстрого разрушения и по мере естественного старения и распада древостоя преобразовать в лесопарки. Рубками ухода и посадками необходимо стремиться к разновозрастной структуре древостоя и "очагам возобновления" с ограждением биогрупп молодого поколения леса от вытаптывания.

Как в старых, так и в новых городах достаточно благоприятные условия для роста лесные деревья и кустарники находят в парках и скверах. Именно здесь целесообразно широко создавать групповые разновозрастные посадки хвойных, защищая их от механических травм при уборке уплотненного снега и льда с дорог, от уплотнения, иссушения и обеднения почв. Сохранение опада и лесной подстилки обеспечивает необходимое плодородие почв. Во внутридворовых и особенно придорожных (уличных) экотопах резко усиливается комплекс неблагоприятных факторов. Это: сухость и нагретость воздуха, его запыленность и насыщенность выхлопными газами автотранспорта, уплотнение почв, их иссушение или переувлажнение, глубокое промерзание зимой из-за снегоуборки или значительный нагрев вблизи теплотрасс, ограничение объема корнеобитающей толщи и насыщение ее известковыми строительными отходами. В этих условиях виды с многолетней хвоей требуют особой заботы. Наиболее устойчивы виды, обладающие листвопадностью и сильной порослевостью. В связи с перечисленными невзгодами и выполнением газопоглотительной и пылезадерживающей функций, древесно-кустарниковые насаждения неизбежно сокращают долговечность. Это — плата за принятие на себя благоприятных воздействий и оздоровление окружающей среды. Поэтому опти-

мизация условий роста (мелиорирующая агротехника, различные уходы) обязательно должна сочетаться с подбором более устойчивых и ценных видов и форм деревьев и кустарников. Их размещение в посадках необходимо осуществить с учетом биологических особенностей (температура роста, габитус кроны, строение корневых систем, теневыносливость) и характера внешних неблагоприятных факторов.

Промышленная среда должна быть оценена как резко и специфически выраженный вариант действия техногенеза на окружающие природные условия. Здесь необходимо отметить, во-первых, насыщение атмосферного воздуха разнообразными по физико-химическим характеристикам газо-пылеватыми частицами дымовых отходов, во-вторых, загрязнение почв жидкими заводскими стоками и осаждающимся пылеватым материалом, в-третьих, промышленные отвалы из перемещенных при рудниках грунтов и шламовых отходов производства. В промышленной среде растения сталкиваются с набором всех возможных воздействий, начиная от механических повреждений и интоксикации тканей и кончая опосредованым влиянием через изменение режимов водного, минерального и углеродного питания и условий размножения, включая разрушение консортивных групп и конкурентное давление со стороны других растительных видов.

Технологические отходы заводов за длительное, порядка нескольких десятилетий, время способны не только изменить лесную растительность непосредственным воздействием токсикантов, но и сильно изменить почву. Заслуживает внимания экологическое своеобразие "техногенных" солонцов и солончаков с выцветами солей на поверхности, возникающих на шламах и флотационных отходах предприятий цветной и иногда черной металлургии, серосодержащих породных отвалах угольной промышленности, и хлоридно-сульфатное засоление гидроотвалов [Махонина, Чибрик, 1974]. Но сходные явления возникают и вследствие дымовых отходов с доминированием в них пылевидных частиц. Так, например, магнезитовый завод интенсивными выбросами пылевидной окиси магния преобразовал горно-лесные почвы одного из районов Урала в нечто, напоминающее солончаки. Для подобного техногенного солончака характерно, во-первых, щелочное значение pH, во-вторых, повышенное содержание магния, в-третьих, покрытие поверхности почвы сплошной коркой из гидратов окиси магния. От природных солончаков такой техногенный солончак отличается отсутствием засоления нижних почвенных горизонтов и подстилающих горных пород. Поэтому для поселения растений почвы "магнезитовой пустыни" экологически эквивалентны природным солончакам, а по отношению к ранее поселившимся взрослым деревьям и кустарникам с их глубокими корневыми системами они благодаря слабой измененности глубоких (с 50 см) слоев почвогрунта остаются равноценными природным почвам. Наблюдения убеждают, что произрастающие на таком техногенном "солончаке" с резко выраженным двухчленным профилем взрослые особи лиственницы сибирской, бересклета бородавчатой и пушистой, липы сердцелистной, рябины обыкновенной, кизильника черноплодного удовлетворительно растут, плодоносят, но лишены способности возобновляться семенным путем. Иначе говоря, это — обреченные

на вымирание "осколки" от разрушенных пылевидной окисью магния сосновых лесов. Нами также получены материалы, позволяющие видеть в горно-лесных почвах окрестностей одного из уральских медеплавильных заводов техногенные "сернистокислотные подзолы", которые экологически эквивалентны природным подзолистым почвам [Кулагин, 1974а].

В результате длительного и интенсивного воздействия двуокиси серы, быстро превращающейся при контакте с влагой в сернистую кислоту, почвы оказались сильно кислыми со значительным вымыванием из них кальция и магния, неизбежным снижением водопрочности почвенной структуры. Близость подстилающих горных пород воспрепятствовала чрезмерному обеднению почвы минеральными солями и возникновению уплотненного иллювиального горизонта. Преимущественное расположение почв на склонах сопок, горных хребтов и увалов благоприятствовало не формированию ортштейна, а развитию водной эрозии и разрушению прежде всего верхних горизонтов. Для древесных растений данные сернистокислотные подзолы стали кислым и малогумусным субстратом. Поскольку сосна обыкновенная, береза бородавчатая и пушистая в природных условиях сформировали оксилофильность и относительную нетребовательность к почвенному плодородию, то их поселение и рост сдерживается не данными особенностями почвенно-грунтовых условий, а загазованностью воздуха. У золоотвалов тепловых электростанций нет в природе их аналогов, хотя и отмечается некоторое сходство свежих вулканических пеплов действующих вулканов. Бесструктурность, тонкая дисперсность, отсутствие органических веществ и азота, значительное содержание полуторных окислов и иногда токсичных солей металлов, щелочная среда и неустойчивый водный режим оказываются преодолимыми лишь для некоторых видов травянистых растений. Но и этот бесплодный и токсичный субстрат под совокупным воздействием климата, микроорганизмов, пионерных цветковых растений постепенно теряет статус трудного экологического барьера. При относительно простой агротехнике золоотвал быстро становится местообитанием многих растительных видов. Отмечая закономерности сингенеза растений при заселении техногенных местообитаний или неоэкотопов [Колесников, 1974] и неотвратимость разложения продуктов техногенеза и самооздоровления измененных промышленностью ландшафтов [Рахим-Заде, Трофимов, 1977], мы вправе оптимистически анализировать проблему залечивания ран, нанесенных живой природе.

Перечисленные антропогенные среды существуют как в достаточно "чистом виде", так и в форме сложных комплексов с наложением на лесохозяйственную деятельность промышленных токсикантов, а также факторов, порожденных гидротехническим, дорожным и жилищным строительством. Прогноз судьбы лесообразующих видов в подобных условиях становится надежнее по мере синтеза и обобщения результатов разнообразных дендроэкологических исследований на основе упорядочивания теоретического хозяйства самого прогнозирования.

ОСОБЕННОСТИ ДЕНДРОЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ

Необходимость специального изучения изменений, происходящих в видовых популяциях и биоценозах под влиянием производственной деятельности, очевидна. Поскольку последняя сильно индустриализована, т.е. поставлена на промышленную основу с широким использованием различных механизмов, машин и технологий, то организмы и их местообитания подвергаются воздействию факторов, значительно отличающихся от природных. Техногенная обусловленность многих современных антропогенных факторов стала экологически существенным обстоятельством и для лесообразующих видов деревьев и кустарников. Поэтому возникла и стала развиваться [Кулагин, 1973] индустриальная дендроэкология, под которой целесообразно понимать особый раздел экологии растений, тесно связанный с промышленной ботаникой [Тарчевский, 1970] и индустриальной биогеоценологией [Лавренко, 1971], ее цель — обслуживание идеями и методами проблемы взаимоотношений древесных растений и прежде всего лесообразующих видов деревьев и кустарников и индустриализированной производственной деятельности. В настоящее время индустриально-экологические исследования целесообразно, по нашему мнению, сосредоточить на разработке теории и методов: 1 — эколого-эволюционной оценки техногенных факторов; 2 — прогнозирования "первого шага" вида в техногенные среды, или неоэкотопы; 3 — создания промышленного фитофильтра. От решения этих несомненно важных задач зависит успех в эффективном принятии превентивных мер по защите видовых популяций и лесных биоценозов от неблагоприятных техногенных влияний, по фитомелиорации и оздоровлению ландшафтов с интенсивной урбанизацией и промышленной деятельностью.

Техногенные факторы могут непосредственно воздействовать на морфогенез и метаболизм растений, их генотип и в конечном счете генофонд популяций или влиять опосредованно — через изменение энтомических факторов, которые, в свою очередь, смещают параметры жизненно необходимых биотических и материально-энергетических условий, изменяя тем самым вектор отбора.

При механизированных лесозаготовках, подтоплении и затоплении подтверждено водохранилищ, использовании разнообразных пестицидов, транспортных и заводских эксплантатах, пригородной рекреации лесообразующие виды подвергаются отрицательным воздействиям, в результате чего происходит, в частности, разрушение межпопуляционных связей и раздробление популяций на малочисленные группы особей и клонов, разрушение прежних биоценотических условий — консортивных связей и конкурентных отношений и создание через массовое размножение отдельных видов новых биоценотических связей. Заметим, что в порождении новых поколений и популяций резко возрастает роль принципа основателя [Майр, 1968]. На примере вырубок сосновок и вторичных березняков и осинников Урала наглядно видны сильнейшие изменения в популяционной структуре лесообразователей. Если рубки могут вести к замене полноцен-

ных популяций их "осколками", отрицательному отбору [Макаренко, 1969] или, напротив, целенаправленному изменению биотипического состава древостоев методами лесной селекции, то искусственное лесовосстановление сопровождается не менее разнообразными и глубокими влияниями на состав популяций. Этот вывод следует из практики заготовки семян с крон немногих деревьев, повышения "выхода посадочного материала" и его стандартизации в лесных питомниках, выравнивания условий среды вспашкой почвы и мелиорирующими уходами, создания абсолютной одновозрастности.

Нередко один и тот же вид, например лиственница сибирская на Урале, демонстрирует снижение численности природных популяций, их плотности и темпов самовозобновления и в то же время интенсивное расширение ареала за счет лесных культур и лесополос. Вырубка древостоев, преимущественно ели сибирской, пихты сибирской и сосны обыкновенной, в подзоне смешанных широколиственно-хвойных лесов способствует территориальным экспансиям видов неморального флористического комплекса. По скорости и амплитуде подобные колебания численности явно не сопоставимы с крупными и сильно растянутыми во времени природными популяционными волнами в интервале плиоцен—плейстоцен—голоцен, известными нам по ботанико-географическим и палеоботаническим исследованиям [Горчаковский, 1969]. Мы убеждаемся в возникновении нового экологического явления — антропогенных популяционных волн, т.е. значительных колебаний численности и плотности популяций лесообразующих видов, размножение и расселение которых сильно зависит от индустриализованной производственной деятельности [Кулагин, 1975б]. Отметим, что техногенно-обусловленные подъемы и спады численности могут совмещаться с природными популяционными волнами или идти вопреки им; несомненно, что прогнозирование соответствующих совмещений или коллизий есть значительный резерв повышения эффективности лесного хозяйства. Важно подчеркнуть, что чем шире будет практика создания временных древесно-кустарниковых насаждений различного назначения — на сельскохозяйственных угодьях, зондируемых крутых склонах, берегах водохранилищ, промышленных отвалах, территориях заводов и городов, тем неотложнее станет задача своевременного предвидения генетических последствий. А. Мохамед [Mohamed, 1969] экспериментально установил, что газообразный фтористый водород, действуя при концентрации около $3 \text{ мг}/\text{м}^3$ на семена томатов, вызвал постоянные изменения в хромосомах, что фенотипически проявлялось, в частности, в деформации и изменении числа семядолей, уточнении или фасцировании стеблей, карликовости выросших из семян растений. В.В. Плотников и Л.Ф. Семериков [1976] исследовали вопрос о причастности тальково-пылеватых выбросов на Южном Урале к тератологии в генеративной сфере сосны обыкновенной с существенными популяционно-генетическими последствиями. Допустимо утверждать, что изменение мутабильности древесных растений в окрестностях заводов с глубокой химической переработкой сырья и на промышленных отвалах в сочетании с неизбежной сменой вектора отбора приобретает сейчас значение экологически-тревожного обстоятельства.

Растительные виды могут приспосабливаться к техногенным факторам в зависимости от степени их экологической необычности двумя путями: за счет модификаций особей и флюктуирующих перестроек возрастного и биотипического состава популяций или благодаря преадаптациям. Преадаптивный путь означает "первый шаг" вида в новую среду, т.е. поселение и выживание в столь необычных условиях, где эволюции становятся бессильными. Быстрый, т.е. одноактный, характер вхождения вида в новую среду означает внеотборную форму его приспособления к новым условиям.

О промышленном фитофильтре приходится говорить потому, что чисто технологические мероприятия не всегда могут обеспечить полное механическое улавливание и химическое обезвреживание промышленных экскагаторов. Древесно-кустарниковые насаждения, задерживая дымовые выбросы и тем самым выполняя функции фильтра, неизбежно придают его характеристике ряд специфических черт. Это, во-первых, обусловленная годичной феноритмикой резко выраженная периодичность в интенсивности поглощения, во-вторых, увеличение емкости поглощения с возрастом по мере накопления биомассы, в-третьих, способность к самоочистке за счет ежегодного листопада, в-четвертых, повышенная чувствительность к внешним помехам и ограниченный запас прочности, в-пятых, способность к "автоматическому ремонту" за счет регенераций поврежденных органов. Главным в древесном фитофильтре следует считать листья, так как именно они проявляют ко многим компонентам дымовых выбросов максимум поглотительной и детоксирующей функции и в то же время выступают в качестве важнейшей физиологической основы существования самого фильтра.

Используя понятие "фиторельеф" [Глумов, 1960], мы можем видеть одну из реальных возможностей защиты от дымовых потоков. Способствуя их уносу вверх — над поверхностью крон, отводу по "коридорам" или скоплению в своеобразных понижениях между лесополосами и лесными массивами, последний становится практически значимым инструментом в перераспределении токсикантов.

Инкорпорирование токсикантов по сравнению с их поверхностной адсорбцией, несомненно, более существенно уже потому, что в этом случае степень детоксикации выше. В задержании пылевидных частиц заметным дополнением к поверхности листьев, побегов, ветвей и стволов следует считать резкое падение скорости ветра внутри ценоза, что ведет к оседанию частиц и на почву. В этом случае многоярусность и повышенная густота ценоза усиливают пылеосаждение. Полнота детоксикации во многом связана с избирательностью растительных видов к различным химическим соединениям. Особенно существенна способность растений метаболизировать различные химические соединения. Так, в частности, усвоение и превращение газообразных двуокиси азота, серы и других соединений указывают на кардинальный путь оздоровления среды с помощью фитофильтра, когда те или иные компоненты дымовых отходов используются в питании растений и обезвреживаются, вовлекаясь в природные биогеохимические циклы [Илькун, 1971, 1978; Дурмишидзе, Угрехелидзе, 1968; Дурмишидзе, Нуцубидзе, 1975].

По отношению к заводским выбросам целесообразно применять кри-
терий ПДВ, т.е. предельно допустимых выбросов. ПДВ следует считать
то количество промышленных экскалаторов, которое без заметного ущерба
для жизнедеятельности и долговечности растений может быть поглощено
и детоксировано фитофильтром с приведением токсиканта на уровень
медицинских стандартов ПДК – предельно допустимых концентраций.

Емкость поглощения листа определяется величиной порога его леталь-
ной интоксикации, т.е. концентрацией поглощенного соединения, при ко-
торой начинаются необратимые структурно-функциональные изменения,
ведущие к некрозу. На примере хвои сосны обыкновенной с ее 0,07% серы
(в пересчете на сухое вещество) вне задымления и 0,3% серы, возникаю-
щем за счет накопления газообразных сернистых соединений, можно ви-
деть, что емкость поглощения измеряется 4,6 г двуокиси серы на 1 кг
сухих листьев. Емкость поглощения фитофильтра зависит от скорости по-
ступления токсиканта в ткани и клетки, причем ее резкое возрастание
неизбежно ведет к более быстрому отмиранию, а снижение позволяет за-
метно увеличить общую емкость поглощения за счет, во-первых, более
полной химической нейтрализации в тканях листа, во-вторых, оттока в
ткани ветвей, ствола и корней вместе с метаболитами, в-третьих, выделе-
ния через корни в почву, в-четвертых, вымывания дождями из листьев
[Илькун, 1971, 1978]. В количественной оценке емкости поглощения не-
обходимо прежде всего ориентироваться на локализованные в листьях
токсиканты, так как именно от них листопадом растения освобождаются
и направляют на более полное химическое обезвреживание процессами ми-
нерализации и гумификации. Выявление видов с максимально выражен-
ной газопоглотительной и газонакопительной функцией должно корректи-
роваться данными по общей биомассе листьев, так как величина порога
интоксикации варьирует по нашим наблюдениям у разных видов значи-
тельно меньше, чем уровень биомассы. Уместно также подчеркнуть, что
максимум различий между видами деревьев и кустарников по накопле-
нию серы в листьях приурочен к экотопам с сильной загазованностью и
что по мере снижения загазованности межвидовые различия постепенно
стигаются [Кулагин, 1974а].

Фитофильтру присущ существенный дефект, обусловленный резко вы-
раженной прерывистостью его работы в связи со сменой периода вегета-
ции периодом зимнего покоя. Во время вегетации газопоглощение наибо-
лее высоко в фазу роста побегов в длину и формирования листьев и к
осени постепенно снижается. Листопад и последующая инактивация дере-
вьев и кустарников приводят к резкому падению интенсивности газопо-
глощения тканями. Практически значимой становится лишь адсорбция
токсикантов поверхностью ветвей и ствола. В связи с конденсацией газо-
образных соединений под влиянием зимних морозов древесно-кустарни-
ковые насаждения становятся уловителем капельно-жидких токсикантов,
а во время оттепелей их стволы и кроны снова работают как поверхности
адсорбирования газов. Поднять уровень интенсивности, длительности и
емкости поглощения насаждений можно подбором видов, отличающихся
по срокам облиствения и листопада, биомассе листьев, и конструировани-
ем насаждений с варьированием густоты и ярусности [Кулагин, 1971].

Прогнозирование присуще всем без исключения разделам научного познания, поскольку выявленные закономерности служат предвидению свойств изучаемых объектов, особенностей их изменения в иных, будущих, условиях; нередко предсказуемость используется как критерий истинности. В экологии прогнозирование неизбежно приобретает значение самостоятельного научного направления, поскольку своевременный прогноз масштаба и характера ближайших и отдаленных последствий в биосфере от проектируемых или уже осуществляющихся производственных акций жизненно необходим. Это обстоятельство особенно наглядно можно видеть на примере дендроэкологического прогнозирования, поскольку от состояния популяций лесообразующих видов и лесных биоценозов зависят многие физико-химические и биотические условия окружающей среды. Поэтому представляется целесообразным обсудить некоторые общие вопросы, имеющие прямое отношение к теории экологического прогнозирования и к экологии древесных растений.

Видовые популяции и биоценозы сложны и динамичны, характеризуясь многочисленными связями и взаимодействиями с окружающей средой. В настоящее время технически прямой просчет их точной модели невозможен. Поэтому считается целесообразным создание приближенных со значительным упрощением и схематизацией моделей и анализ изучаемых объектов в стрессовых или кризисных ситуациях [Молчанов, 1975]. В этом случае система "организм–среда" сводима при моделировании к двум – экологически наиболее существенным – переменным: экстремальному фактору и "слабому звену", т.е. наиболее уязвимой фазе, или критическому периоду. Данную методическую ориентацию мы считаем целесообразной, поскольку многие современные неблагоприятные дендроэкологические ситуации на иных путях не прогнозируются; техногенность ведущих факторов заметно облегчает задачу.

Под экологическим прогнозированием целесообразно понимать создание таких обобщений и методов, которые обеспечивают выработку прогностических оценок по отношению к особям и популяциям видов, о судьбе которых мы беспокоимся и стремимся к соответствующим превентивным мерам. Сугубо практический аспект прогнозирования требует подчеркнуть обязательную заблаговременность и необходимое дальнодействие прогноза, его тесные связи с проектированием и перспективными пла-нами.

От экологического прогнозирования принципиально нельзя требовать предельно точных картин будущего и однозначного предсказывания конкретных деталей организации вида, динамики его популяции в еще не реализованных условиях. Абсолютизацию случайности в экологическом прогнозировании следует полагать столь же вредной, как и тезис о жесткой односторонней детерминированности, отсекающей какую-либо неопределенность и гарантирующей четкую изначальную программированность. Существование причинности во всех экологических явлениях, которая и есть центральный момент детерминированности, требует особого внимания к учету случайностей. Связывать вероятность со степенью изученности означает придать субъективного оттенка вопросу о взаимо-действии детерминированности и статистических явлений [Рузавин, 1975].

Случайность в экологии особенно наглядно предстает, во-первых, как явление слабой, в каком-то отношении, детерминированности, во-вторых, как результат связи не с главными, а второстепенными и даже побочными факторами, не обязательными в данном местообитании, в-третьих, как итог или следствие перекрецивания и взаимодействия лежащих в разных "плоскостях" и поэтому независимых причинных рядов. Неизбежная вероятность экологического прогнозирования ведет к снижению точности прогноза с увеличением " дальности его прицела", что, однако, лишь придает совершенствованию теории и методов прогнозирования еще большую актуальность.

Обобщенная информация о современном состоянии объекта, его прошлом и тенденциях преобразования может эффективно работать на прогнозирование лишь под контролем определенных принципов и методов. Попытаемся сформулировать некоторые из них.

1. Р е т р о спекти вны е о б о б щ е н и я . Их прогностическая ценность достигается лишь при выявлении вектора ныне наблюдаемых изменений. Экстраполяция как перенос известного прошлого на неизвестное будущее полезна в прогнозировании лишь на основе закономерной повторяемости во времени, обязанной существованию однотипных фаз в онтогенезе или более длительных процессах лесных сукцессий. В этом отношении долгоживущие лесные деревья с их многократно повторяющимися годичными циклами представляют вполне определенные благоприятные возможности. В настоящее время дендрохронологические закономерности, базирующиеся преимущественно на цикличности в годичных приростах древесины ствола, широко вовлекаются в практику дендроэкологического прогнозирования с ориентацией на закономерные колебания климата [Шиятов, 1973; Комин, 1978; и др.]. А.М. Мауринь, И.Я. Лиепа, А.Я. Дрике, Г.Е. Поспелова [1977], базируясь на обобщении результатов многолетних (12–17 лет) наблюдений за цветением и плодоношением древесных растений (виды клена и некоторые хвойные), метеоусловиями и учитывая закономерности морфогенеза генеративных почек, создали работоспособную математическую модель прогноза урожая плодов, ожидаемого через год. В настоящее время вопрос об использовании цикличности в динамике лесов для долгосрочных прогнозов интенсивно разрабатывается. С.Г. Шиятов [1973] обосновал необходимость широких дендрохронологических исследований для долгосрочного прогнозирования. Допустимо сказать, что дальность и четкость видения будущего тем больше, чем глубже мы заглянем в прошлое и полнее выявим закономерно повторяющиеся связи и взаимодействия. Лесные деревья в этом плане представляют достаточно благоприятные возможности не только при анализе варьирования ширины годичных колец древесины, но и как поликарпики со сложной возрастной структурой ценопопуляций.

2. Э к о л о г и ч е с к и е а на л о г и и . Предусматривается широкое использование идеи об экологической эквивалентности, которая означает приравнивание разных по происхождению и физико-химическому содержанию факторов между собой по сходному конечному результату их действия [Кулагин, 1975в]. Особи и популяции как реципиенты тех или иных внешних влияний в стрессовых или кризисных ситуациях часто де-

монстрируют ограниченный набор ответных сходных реакций. Заслуживает внимания пример с преобразованием в условиях лесостепного Предуралья интродуцированных кустарников леспедеца двухцветной (*Lespedeza bicolor*) с Дальнего Востока и аморфы кустарниковой (*Amorpha fruticosa*) из Северной Америки в полукустарник. Этот процесс обусловлен суровыми зимами и осуществляется в связи с низкой морозоустойчивостью побегов и стволовиков, сильной порослевостью, успешной перезимовкой корневых систем. Несомненно, что леспедеца и аморфа могут успешно служить аналоговой моделью при выяснении экологической судьбы других видов сходной экобиоморфы как при интродукции в районы с более суровыми зимами, так и при периодических влияниях разрушительных техногенных факторов, например высококонцентрированных газово-пылевых потоков промышленных токсикантов.

Для прогнозирования существенное значение имеет обобщение разнообразных частных исследований выработкой классификаций, во-первых, экологических групп видов, т.е. однотипно реагирующих на определенный фактор среды, и, во-вторых, жизненных форм, т.е. объединения видов, обладающих сходной биоморфой и одинаково успешно адаптированных к комплексу факторов среды. Принадлежность интересующего нас вида к определенной экологической группе или жизненной форме значительно облегчает прогноз на основе существования однотипности в реагировании на тот или иной фактор. Метод экологических аналогий здесь особенно эффективен. Для повышения точности прогноза относительно выживаемости особей определенного вида или биоценоза при периодически повторяющемся воздействии какого-либо неблагоприятного фактора (засуха, токсикианты) целесообразно ориентироваться на аналога, т.е. однотипно организованного и сходно функционирующего вида или сообщества, уже побывавшего в прошлом под соответствующими повреждающими ударами. В этом плане существенную помощь оказывают материалы, полученные при характеристике причин повреждения и отмирания хвойных древостоев под влиянием дымовых выбросов промышленных предприятий [Илюшин, 1953; Грешта, 1970; и др.]. Зная неизбежность резкого сокращения продолжительности жизни хвои сосны обыкновенной в условиях постоянной загазованности сернистыми соединениями или запыленности окисью магния, мы, руководствуясь методом аналогий и опираясь на обобщение многочисленных наблюдений, уверенно прогнозируем гибель и других лесообразователей с многолетней хвойей в сходных условиях. Точно так же учет листопадности как адаптивного свойства в постоянно загазованном или запыленном воздухе позволяет прогнозировать достаточно высокую устойчивость лиственничных древостоев по аналогии с липняками, березняками, вязовниками.

3. А н т р о п о г е н н ы й х а р а к т е р ф а к т о р о в к а к г а р а н т и я п о л у ч е н и я з а б л а г о в� е м ен н о й и н ф о р м а ц и и . Это обстоятельство необходимо учитывать при прогнозировании последствий от проектируемых или уже функционирующих заводов, технология которых предусматривает выброс дымовых токсикантов. Их интенсивность и физико-химические параметры, находясь под технологическим контролем, делаются доступными при составлении прогноза о размере и характе-

ре биологических последствий. Существенно важно предвидеть пространственно-временные координаты возникновения кризисных ситуаций [Кулагин, 1977]. Доминирующий характер ряда техногенных токсикантов (двуэксись серы, окись магния и др.) существенно облегчает выявление экстремального фактора в подобных экологически опасных ситуациях. Сопоставление сроков критических периодов (раннелетний период роста и формирования побегов, среднелетний период потери способности дефорлированных побегов к повторному облиствению) в сезонной динамике дерева или кустарника со временем появления экстремального фактора лежит в основе прогноза летального исхода. Следовательно, соответствующий прогноз, сводимый к определению вероятности синхронизации критического периода и экстремального фактора, значительно повышает точность благодаря заблаговременной информации об интенсивности и времени техногенного фактора при одновременной информированности о закономерностях годичной феноритмики.

4. П р и н ц и п з а п р е т о в . Уясняется в общепринятом противопоставлении принципу разрешающих точных формулировок и призван устанавливать границы инадаптивности видов. Зная запрещающие — летальные — факторы и, следовательно, предел адаптивности видов, можно предсказывать отсутствие вида в одном экотопе точнее, чем его присутствие в другом. С помощью экологических ареалов хвойных и широколиственных лесообразователей на Уфимском плато мы можем надежно прогнозировать отсутствие липы сердцелистной, клена платановидного, ильма горного и дуба летнего в лесовосстановительных сменах на мерзлотных склонах в силу недостаточной холодостойкости этих видов [Кулагин, 1978а]. Принцип запретов позволяет также предвидеть не участие пихты сибирской в создании древостоев на сильно дренированных плато и инсолируемых крутых склонах в связи с ограниченной засухоустойчивостью.

Другим примером может быть использование ограниченных адаптивных возможностей хвойных таежных лесообразователей — если сибирской, сосны обыкновенной, пихты сибирской к амплитуде значений pH почвенного раствора. Ярко выраженная базифобность отмеченных видов лежит в основе надежного прогноза их вымирания на почвах, подвергающихся воздействию щелочных заводских экскалаторов. Однако отсутствие тех же видов на кислых оподзоленных почвах, не препятствующих их нормальному произрастанию, нельзя столь же точно прогнозировать вследствие множества других равновероятных причин, оказывающих влияние на поселение и выживание подроста.

5. Прогноз на учете необратимости уже начавшегося процесса и неизбежности его завершения. Сформированность яруса жизнеспособного подроста сосны обыкновенной или сибирской под пологом березняка есть достаточное основание для прогноза неизбежности смены временного лиственного насаждения хвойными при условии отсутствия случайных лесоразрушительных факторов. Точность данного прогноза тем выше, чем своевременнее обобщена информация о сравнительно-экологических свойствах видов, их температивности, темпах роста и семенного размножения. Дальнейшее действие

подобного типа прогнозов определяется своеобразным путем — его перечесом на более ранние фазы интересующего нас процесса, т.е. прогностической оценкой состояния вырубок и молодняков.

6. Преобразование пространственных закономерностей сукцессионного комплекса во временные ряды развития. В практике дендроэкологических и таксационных исследований прогноз лесных сукцессий, их направления, скорости и флоценотического содержания осуществляется на основе преобразования биохорологических элементов сукцессионного комплекса во временные — естественные ряды развития. В этом плане заслуживает внимания метод объединения в единый временный ряд древостоев разного возраста, произрастающих в одном типе лесорастительных условий и имеющих сходную историю возникновения и формирования [Махонин, Смоловников, 1976].

7. Прогноз на учете конвергенции. Прогнозирование "финала" пастбищных, рекреационных и техногенных дигрессий лесной растительности целесообразно базировать на идее о конвергенции, т.е. о сводимости значительно различающихся процессов к физиономически сходному типу. Решающим обстоятельством в этом плане становится резкое усиление одного из факторов, депрессирующее влияющего на большинство видов и благоприятствующего размножению и расселению лишь немногих видов. В качестве примера можно отметить доминирование бересклета бородавчатого и вейника (*Calamagrostis arundinacea*) на заключительных фазах дигрессии различных типов сосняков Южного Урала под влиянием механизированных лесозаготовок, низовых пожаров, сернистого газа. Принципиально важно и в то же время наиболее трудно прогнозирование микроэволюционного процесса [Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблков, 1977]. Даже в ретроспективном плане приспособительная эволюция древесных растений остается не вполне раскрытым. Ее итоги, представленные перечнем таких жизненных форм, как лесные, лесостепные и лесотундровые деревья, аэроксильные и геоксильные кустарники, лианы, подушковидные и ползучие кустарнички и полукустарники, свидетельствуют о канализированности, о существовании "параллельных курсов" среди разных систематических групп [Серебряков, 1962]. Причина — жесткий и длительный отбор с резко выраженным комплексом внешних условий и включением экстремальных природных факторов. Познание соответствующих закономерностей обеспечивает основу для прогнозирования важнейших особенностей морфогенеза интродуцированных видов древесных растений в экстремальных режимах севера, высокогорий, пустынь. Однако в прогнозировании микроэволюции следует обязательно учитывать соотношение направляющего давления отбора и сочетания таких внеотборных влияний, как-то: мутационный процесс, комбинаторика мутаций, изоляции, случайные флуктуации численности, миграции. Определение величины потока неадаптивных внеотборных изменений в структуре видовых популяций древесных растений с их замедленной эволюцией особенно важно сейчас, так как интенсивная урбанизация и индустриализация неизбежно ведут к усилению этой категории явлений. Одновременно идет противоположный процесс, связанный с успехами селекции,

о которой можно говорить, пользуясь известным выражением Н.И. Вавилова, как об эволюции руками человека. Однако сейчас к управлению эволюцией лесообразующих видов мы еще не готовы, поскольку их генетика слабо развита, селекция делает первые, хотя в ряде случаев и крупные, шаги, а закономерности формирования в интенсивно эксплуатируемых лесах, лесных культурах и лесополосах носят весьма динамичный и противоречивый характер. В этой связи интересен вопрос о прогнозировании результатов случайной, или неизбирательной, элиминации, обусловленной воздействием на популяции экстремальных факторов. Заметим, что учет годичной ритмики в уровне резистентности и регенерационной способности для точности прогноза так же необходим, как и статистическая закономерность возрастания вероятности полного вымирания отдельных групп особей по мере падения их численности [Егоров, 1975]. Усиление плодовитости у лесных деревьев в известном смысле скоррелировано с массовой элиминацией проростков и малолетних сеянцев [Морозов, 1978].

Следует подчеркнуть, что у наших лесообразующих видов, семенное размножение которых тесно связано с ветром, сильно затруднено формирование узкоспециализированных экотипов. Резкое варьирование почвенно-грунтовых и микроклиматических условий и интенсивное отмирание семян, всходов и подроста неизбежно ведут к выработке такого морфо-физиологического типа лесных деревьев, который характеризуется повышенным уровнем модификационной изменчивости и семенной продуктивности. Лишь комплекс признаков и свойств, скоординированных в процессе онтогенеза дерева, может быть основой этих двух важнейших черт наших лесообразующих видов.

Подводя итог изложенному, следует отметить, что индустриальная дендроэкология как специализированная ветвь экологии древесных растений порождена необходимостью прогнозирования ближайших и отдаленных последствий в популяциях лесообразующих видов деревьев и кустарников от техногенных факторов и разработка методов фитомелиорации и оздоровления окружающей среды. Раскрытие специфики адаптациогенеза видов в новых условиях и создание промышленного фитофильтра — актуальные узловые вопросы данного перспективного научного направления. Для его развития целесообразно исходить из признания, в частности, таких принципиально важных положений, как объективное существование антропогенных популяционных волн и преадаптированности организмов. Чем труднее решение индустриально-экологических вопросов, тем необходимо становятся, с одной стороны, результаты флюристических, ботанико-географических, дендролого-лесоводственных, генетических исследований, выполненных в природных условиях, а с другой — усиление теоретических и экспериментальных работ по актуальной проблеме наших дней "Человек и биосфера", и особенно в том ее разделе, который призывает к пониманию экологического содержания и сути ныне происходящих изменений в растительном мире.

Дальнейшая эволюция биосферы, постепенно преобразуемой в биотехносферу, неизбежно будет идти под все более усиливающимся контролем человека, это делает экологическое прогнозирование постоянным компо-

нентом производственной деятельности. Прогноз следует понимать как объективное футурологическое высказывание для уточнения перспективных планов и выработки экологически корректных проектов. Прогнозирование относительно древесных растений и техногенеза неизбежно базируется на выработке прогностических оценок, исходящих из обобщений многочисленных и разнонаправленных частных дендроэкологических исследований. Повышение точности и дальнодействия прогнозов можно обеспечить путем сопоставления интенсивности техногенных факторов и уровня резистентности тканей и органов растений в их годичном цикле и онтогенезе с использованием идеи о критических периодах и поиском экологических аналогий.

ОБ АДАПТАЦИЯХ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ

Экологическое прогнозирование принципиально не мыслимо без знания морфо-физиологического содержания и сферы проявления адаптаций, соотношения организменных и видовых адаптаций в различных средах жизни. Постоянно возрастающий процесс многообразных антропогенных факторов производит в популяциях лесообразующих видов настолько глубокие изменения, что предвидение темпов дигрессивных и демутационных процессов стало одной из актуальных задач дендроэкологии. Для ее решения нами делается попытка выяснить те адаптации лесных деревьев, от которых зависит вегетирование, выживание и размножение их популяций.

Современный уровень эколого-эволюционных обобщений обеспечивает достаточно четкую ориентацию в общем характере приспособительной эволюции даже тех групп растительных видов, которые слабо изучены и весьма трудны при исследовании их адаптационеза (Завадский, 1968; Майр, 1968; Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1969; Гиляров, 1970; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977). В качестве исходного принципиального положения мы считаем возможным сформулировать следующее. В приспособительной эволюции лесных деревьев реализуются две тесно переплетенные между собой тенденции: 1 – формирование полноценных особей, т.е. оснащенных всеми необходимыми адаптациями для индивидуальной жизни; 2 – произрастание плотными популяциями, нередко в составе многовидовых сомкнутых сообществ. Лесообразующая функция у деревьев стала возможной только благодаря гармоничному сочетанию этих двух начал: центробежного с эффектом нормального онтогенеза в одиночном произрастании вне популяции и центростремительного с образованием плотных локальных скоплений особей в форме временных поселений и длительно существующих популяций.

В биоморфе лесного дерева главной адаптивной ориентацией следует считать фототропизм, направленный на более полное использование лучистой энергии в условиях плотных популяций и сомкнутых многовидовых биоценозов. Адаптации в этом отношении – многолетний ортотропный ствол с потенциально неограниченным ростом, разветвленная крона, многочисленность листьев, листовая мозаика благодаря соответствующей морфологии побегов, формы листьев и архитектонике кроны, пониженная оптическая плотность эпидермиса листа, палисадность

или складчатость хлоренхимы, линзовидные контуры и многочисленность хлоропластов, их ламеллярная структура.

Лесные деревья относятся к четко выраженной жизненной форме наземных растений, характеризующейся доминированием ортотропного кронообразующего ствола, его значительной длиной, сильно развитой корневой системой [Серебряков, 1964]. У лесных деревьев долговечность особей сочетается с длительным ювенильным периодом и поликарпичностью, а неизбежная фанерофитность взрослых растений – со способностью к ценозообразованию с созданием внутренней – фитоценотической – среды, ослабляющей многие неблагоприятные внешние воздействия.

Если организменные адаптации древесных растений предстают перед нами в достаточно четкой форме, то видовые адаптации до сих пор остаются недостаточно ясными. Несомненно, что видовые адаптации призваны обеспечивать надиндивидуальную форму существования живого, прежде всего внутрипопуляционные связи и взаимодействия, совершающиеся по линии группового естественного отбора [Завадский, 1968]. Вопрос о популяции лесообразующего вида до сих пор не получил однозначного решения. Мы считаем, что в современных условиях антропогенное раздробление обширных и сплошных лесных массивов с одновременным выращиванием лесных культур и защитных лесополос подчеркивает значимость общепринятого генетико-эволюционного понимания термина "популяция" [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973]. В качестве ведущих признаков популяции лесообразующих видов Урала и сопредельных территорий целесообразно отметить, во-первых, их экотопическую определенность по отношению к климату чаще всего в рамках подзоны или ее горного аналога, во-вторых, неизбежную эдафо-фитоценотическую неоднородность и обязательность выделения ценопопуляций как составных частей популяции, в-третьих, закономерно скоррелированный комплекс зональных почвенно-климатических и биотических условий, выступающий в роли отбирающего фактора по отношению к популяции; в-четвертых, экологическую существенность внутриценозной (биоценотической) среды в формировании биоморфы лесного дерева с набором соответствующих адаптаций; в-пятых, динамичность внутрипопуляционных и межвидовых связей и взаимоотношений в процессе выживания, размножения и расселения лесообразующих видов и относительность и подвижность границ между популяциями. Следовательно, популяция лесообразующего вида становится достаточно четкой для прогнозирования при взятии ее в объеме климаэкотипа, с одной стороны, и признании ценопопуляций в качестве обязательных и закономерных соподчиненных структурно-функциональных единиц, с другой стороны. Прогнозирование эволюции видовой популяции лесообразователя в техногенном ландшафте может быть успешным лишь в том случае, если мы реалистически оценим органическое взаимопроникновение естественного лесовозобновительного процесса и искусственного лесовосстановления, если через анализ конкретных ценопопуляций увидим вектор отбора и процесс формирования новых адаптаций.

Обсуждая вопрос о специфике видовых адаптаций, необходимо еще раз подчеркнуть, что их слагаемыми выступают отдельные частные свойства, носители которых – особи, индивиды.

Только в результате взаимодействия между особями при их совместном произрастании в популяции эти свойства приобретают качество адаптаций. Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков [1977], классифицируя адаптации по происхождению, морфофизиологическому содержанию и эволюционной значимости, предлагают различать, ориентируясь на принадлежность к разным аспектам среды, генотипические, популяционные, биогеоценотические и абиотические группы адаптаций. В пояснении такого взгляда отмечается, что можно обоснованно говорить об адаптациях на уровне генотипической среды, когда речь идет о взаимной слаженности и приспособленности отдельных элементов внутри целостного генотипа, об адаптациях, связанных с воздействием особей внутри популяции, о приспособлениях, связанных с взаимодействием разных видов в ценозе, наконец, о приспособлениях, связанных с абиотическими факторами среды. Однако в любом плане рассуждений вопрос об адаптациях особи и адаптациях популяции сохраняет самостоятельное значение, в связи с чем принципиально допустимо выделять организменные и видовые адаптации. Критерием оценки эффективности адаптации следует полагать как ее морфофункциональное совершенство и уровень энергетической стоимости, так и феномены выживания в экстремальных режимах, самовозобновления и расширения географического ареала за счет заселения новых экотопов. Но так как процветание в количественном и качественном отношении лесообразующих видов возможно лишь на основе нормального морфогенеза и полного жизненного цикла особей, то в последующем тексте мы будем стремиться выделить видовые адаптации из их динамичного сплетения с организменными адаптациями.

Наблюдения убеждают, что у лесообразующих голосеменных и цветковых видов нет настолько глубокой специализации особей, чтобы они стали по существу адаптивным органом популяции или колонии. Лесные деревья, способные к образованию корневых отпрысков (осина, ольха серая, осокорь), пневой поросли (береза, дуб, вяз, клен) или укоренению ветвей (липа сердцелистная, пихта сибирская), не демонстрируют создания специализированных органов из отдельных стволиков или частей клона, как бы ни был велик последний. Но феномен так называемых живых пней, когда благодаря срастанию корней двух или нескольких деревьев, например, у ели сибирской, пихты сибирской и белой, продолжается камбальная деятельность комля при отсутствии ствола и кроны, свидетельствует о решающей роли для особи ее пребывания в древостое.

Несомненно, что одновидовой древостой не сводим к сумме деревьев и не может быть приравнен даже к предельно общей форме такой высокоцелостной системы, как организм. Между особью и популяцией нет таких взаимоотношений, как между единичным и общим, поскольку популяция – это не абстрактное понятие, а реально существующая совокупность особей, спаянных в определенное функциональное единство. Эффект аддитивности у популяций невозможен уже потому, что существуют биотипическая неоднородность и взаимодействие между особями в

своеобразной внутрипопуляционной и ценотической среде. На примере лесных деревьев особенно нагляден тезис о том, что особь, или индивид, занимает узловое положение в структурно-функциональной организации популяции, поскольку только на их базе создаются морфофизиологические свойства, могущие выступать в качестве видовых адаптаций. Здесь мы вправе поставить вопрос о характере влияния видовых адаптаций на индивидуальные адаптации; этот момент важен потому, что раздробление техногенными факторами оптимально плотных лесных популяций на отдельные деревья часто вызывает тревогу за выживание последних, создает предпосылки к вымиранию видов.

Как известно, видовые популяции особенно четко выступают в сфере размножения, когда единичная особь, как таковая, отступает на второй план, а коренным условием обязательного опыления и оплодотворения становится взаимодействие двух или нескольких особей. Это обстоятельство мы видим не только у двудомных (осина, осокорь), но и однодомных (сосна, лиственница, ель, пихта, береза, ольха), а также у видов с гермафротитными цветками (липа, черемуха, рябина). У всех перечисленных видов высокожизнеспособное поколение возникает при ксеногамии; гейтоногамию и автогамию многие исследователи склонны расценивать как слабое вспомогательное средство при семенном размножении. Установлено Л.И. Джапаридзе [1965]; Е.Л. Кордюм, Г.И. Глушенко [1976], что половой диморфизм не остается без последствий для роста и устойчивости особей, особенно в экстремальных условиях; утверждается, в частности, что в ряде случаев тычиночные ("мужские") деревья более засухоустойчивы, чем пестичные ("женские"), а последние в аридных условиях могут даже погибать. Следовательно, у древесных растений мы вправе отметить определенные влияния видовых адаптаций на индивидуальные, имеющие и положительные и отрицательные значения.

Важным условием для функционирования видовых популяций следует признать синхронность в созревании пыльников и пестиков, пыльцы и семяпочек, спермиев и яйцеклеток. У преобладающего большинства видов в этом отношении наблюдается четкая адаптивная скоординированность, реализуемая в одновременной закладке генеративных почек как в яровом, так и в озимом варианте и в сроках цветения. У сосны обыкновенной существует значительный (13 месяцев) разрыв между опылением и оплодотворением [Некрасов, 1960]. Рост пыльцевой трубки начинается весной, через несколько дней после попадания пыльцы на поверхность нутеллуса через микропиле, а полное оформление семяпочки с образованием яйцеклеток происходит лишь спустя год. Адаптации, обеспечивающие защиту от погодных невзгод в течение длительного летнего и осенне-зимнего периодов столь нежных образований, как незрелая семяпочка и проросшая пыльца со спермиями, проявляются, во-первых, в закупорке входа в семяпочку изнутри густой жидкостью из смеси сахаров и стерина, во-вторых, в плотном смыкании семенных чешуй женского стробила, в-третьих, в сильном засмолении шишки.

Нами в горных кленовниках Уфимского плато подтверждено существование протогиничных и протандрических деревьев, различающихся по динамике раскрытия цветков в соцветии [Прозина, 1956; Заикина, 1958;

и др.]. Цветение одного и того же дерева вначале по "мужскому", а затем по "женскому" типу имеет адаптивное значение для популяции клена платановидного, ее более успешного семенного размножения как по линии ксеногамии, так и за счет увеличения числа плодоносящих деревьев. При жестко фиксированном числе тычинок в цветке клена и, следовательно, неизбежно ограниченном количестве пыльцы сохраняется энтомофильность и наблюдается формирование двудомности прежде всего вследствие возникновения "мужских" деревьев. Так, в кленовнике аконитовом из 325 деревьев клена оказалось протогиничных 38%, протандричных – 29%, а тычиночных ("мужских"), и в первую и во вторую фазу цветения, – 33%.

В качестве видовой адаптации при вегетировании можно указать повышенную густоту древостоя, существенно важную для жизнедеятельности популяции в целом. Следует подчеркнуть, что высокая густота древостоя экологически тем значимее, чем суровее климатические условия, или опаснее конкуренция со стороны других, чаще всего нелесных растительных видов. Критерием оценки совершенства этой адаптации следует считать оптимальную плотность популяции; оптимальную, во-первых, в отношении внутриценозной среды, выступающей в качестве защитного барьера от внеценозных конкурентов, во-вторых, в отношении средостабилизирующего эффекта, т.е. поддержания на должном уровне всех жизненно необходимых условий существования. Решающим моментом в поддержании оптимальной плотности следует считать сомкнутость крон. Из лесокультурной практики известно, что уходы за посадками прекращаются тогда, когда происходит смыкание крон. Последнее обеспечивается как густотой деревьев, так и модификациями в росте побегов и ветвлении кроны. Но амплитуда модификационных изменений находится, как известно, под контролем генотипа. Именно поэтому у разных видов лесных деревьев неизбежно различна и густота древостоя. В известной динамике изреживания древостоя с возрастом и дифференциации одновозрастных деревьев по высоте ствола и форме кроны допустимо видеть адаптивное поддержание оптимальной плотности. В этой связи следует отметить в качестве адаптации формовое разнообразие древостоя, реализуемое через модификационную изменчивость.

Создание густым и сомкнутым древостоем относительно стабильного водно-солевого, газового, температурного и ветрового режимов и лесной подстилки из веточно-листового опада благоприятствует грибам. Последние, выступая в качестве симбионтов, становятся жизненно необходимым условием для облигатных микотрофов; к их числу относится преобладающее большинство лесных деревьев тайги и лесостепи [Лобанов, 1953]. Уместно, заметить, что в этом случае тесно смыкаются видовая и организменная адаптация, поскольку без определенных анатомо-физиологических предпосылок у корней деревьев невозможно инкорпорирование мицелия.

Высокая густота древостоя как видовая адаптация особенно ярко выражена у лесообразующих видов, обладающих минимальной теневыносливостью. Создание густых молодняков на свободных от других растений экотопах (речные отмели, свежие делювиальные и пролювиальные отложе-

ния, Гари) позволяет осокорю, осине, березе бородавчатой пройти полный жизненный цикл, так как резко затруднено внедрение других видов деревьев. Повышенная густота древостоя, обеспеченная обилием семян, одновременным их прорастанием и высокими темпами роста стволов в высоту, адаптивно коррелирует с укороченным ювенильным периодом, что позволяет до начала смены другими лесообразователями (вяз, липа, ель, сосна) приступить к плодоношению. Совмещение у лесных деревьев фенотипической выровненности и гетерозиготности имеет несомненное адаптивное значение для лесообразующей функции: высокая индивидуальная приспособляемость обеспечивает расселение вида и в то же время благоприятствует поддержанию оптимальной плотности. Генетически сбалансированный полиморфизм в выживании популяций лесных деревьев, несомненно, имеет определенное положительное значение. Но в техногенных ландшафтах эта видовая адаптация отступает на задний план перед организменными адаптациями, обеспечивающими индивидуальную приспособляемость. Для предотвращения тотального вымирания популяции мобилизуются не только внутрипопуляционные генетически устойчивые формы, но и возрастные группы. В связи с этим разновозрастность популяции, базирующаяся на комплексе обширного ряда свойств в сфере теневыносливости и поликарпичности, должна быть признана видовой адаптацией. В качестве примера рассмотрим клен и ильм. Как известно, под пологом широколиственного леса четко различимы два периода: весенний с освещенностью не менее 70% и летний, когда облиственение крон и разрастание травяного покрова сокращает освещенность до 5–20%. Всходы клена платановидного и ильма горного в течение 2–3 недель светлого периода за счет интенсивного фотосинтеза формируют облиственные стебли. К концу второй вегетации их высота достигает 5–6 см при 2–3 листьях. Начинает проявляться угнетающее влияние сильного затенения, причем особенно в возрасте старше 4 лет. У все большего числа (рис. 1 и 2) сеянцев погибает верхушка стебля; ее восстановление происходит за счет одной из почек его базальной части. Ежегодные приросты таких по-рослевых побегов настолько малы, что в 5 лет теневые торчки клена и ильма достигают всего лишь 7–12 см высоты, в 10 лет – 14–18 см, в 15 лет – 16–20 см, 20 лет – 21–27 см, 25 лет – 24–32 см. Диаметр корневой шейки при этом также возрастает незначительно – от 1–2 до 4–5 мм, а число листьев – от 2–3 до 10–14; стебли теневых торчков имеют коленчатый облик и даже к 20–25 годам не выходят из пределов снытowego или аконитового травостоя. Самосев клена и ильма весьма обилен, достигая 200–400 тыс. шт. на 1 га (табл. 1). В более сомкнутом липняке численность самосева этих видов значительно меньше. В возрастной структуре подроста обоих видов интересно отметить, во-первых, резкий спад численности, начиная со второго пятилетия жизни, во-вторых явную недолговечность (12–26 лет) теневых торчков. С ухудшением почвенного водоснабжения темпы перехода сеянцев на торчковый тип роста усиливаются, а длительность их жизни сокращается (см. рис. 1 и 2). В рединах, возникающих вследствие ветровала, бурелома или усыхания взрослых деревьев вследствие нападения энтомовре, грибных заболеваний, где освещенность возрастает до 35–40%, теневые торчки клена и ильма

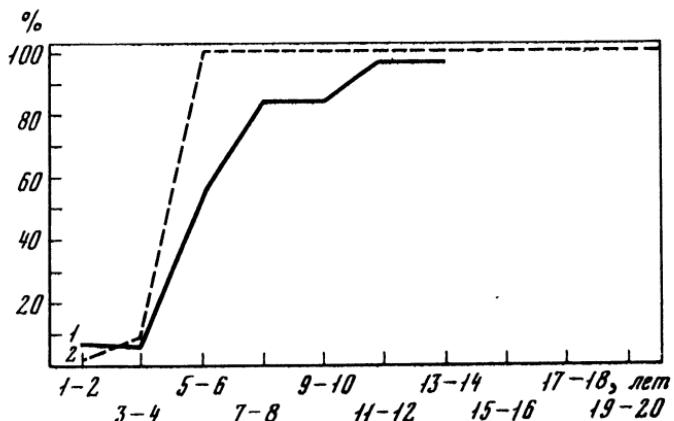


Рис. 1. Распределение торчков клена платановидного по возрастным группам в кленовнике аконитово-снытевом (1) и липняке крупнопапоротникового-снытевом (2) на Уфимском плато. 1970 г.

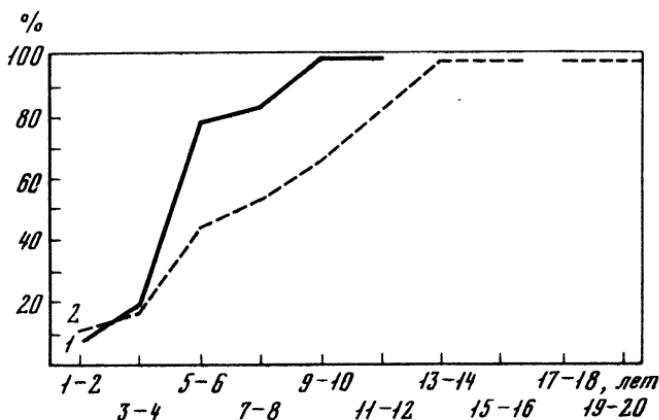


Рис. 2. Распределение торчков ильма горного по возрастным группам в кленовнике аконитово-снытевом (1) и липняке крупнопапоротникового-снытевом (2) на Уфимском плато. 1970 г.

"выходят" из травостоя. Их способность нормализовать рост не зависит от возраста; в крупномерный (1,2–3 м) подрост успешно переходят торчки и 5–10 и 15–25 лет. Частые, почти ежегодные обильные плодоношения клена и ильма в сочетании с торчковостью роста и высокой готовностью к нормализации жизнедеятельности при улучшении освещенности создают адаптивную для их популяций разновозрастность; она обеспечивает постоянную высокую численность подроста с его постоянной готовностью к выходу в древостой. Подобный резерв угнетенного затенением, но готового к быстрому восстановлению нормальной жизнедеятельности подроста имеется у липы сердцелистной, дуба летнего. Для всех лесных деревьев, особенно тех, которые образуют сомкнутые древостоя, характерно сочета-

Таблица 1

Возрастная структура подроста клена платановидного и ильма горного в различных типах леса Уфимского плато. 1970 г., % от общего числа сеянцев на 1 га

Возраст, лет	Кленовник аконитово-снытевый		Липниак крупнопапоротниковово-снытевый	
	клен	ильм	клен	ильм
1—2	9	13,2	31	5,7
3—4	40	34,2	55	15,2
5—6	5,6	24,5	0,6	20,9
7—8	18	17,6	1,8	24,1
9—10	15	7,9	1,8	15,2
11—12	8	2,6	3	7,6
13—14	3	—	2,4	9,5
15—16	—	—	0,7	—
17—18	—	—	0,7	1,3
19—20	1,4	—	1,2	0,5
21—22	—	—	0,6	—
23—24	—	—	0,6	—
25—26	—	—	0,6	—
Всего на 1 га				
в штуках	410 000	228 000	33 600	31 600

ние обильных урожаев семян и высокой теневыносливости сеянцев, особенно в первое пятилетие; нарастающей смертности в последующие годы противопоставляется поликарпичность.

Суммируя изложенное, отметим, что лесообразующие виды обладают скомплексированным набором организменных и видовых адаптаций. Материальная база последних — морфофизиологические свойства, которые обеспечивают через взаимодействие совместно произрастающих особей размножение и жизнедеятельность популяции как целого. В качестве видовых адаптаций у лесных деревьев можно отметить, во-первых, половой диморфизм и свойства, препятствующие автогамии, во-вторых, повышенную густоту древостоя, обеспечивающую через сомкнутость крон фитоценотический барьер внеценозным конкурентам и благоприятную для симбиотов фитосреду, в-третьих, разновозрастность, повышающую в сочетании с модификационной изменчивостью шансы на выживание популяции при экстремальных факторах. Выделение видовых адаптаций как специфического объекта изучения позволяет точнее выяснить взаимоотношения между адаптациями особей и приспособляемостью популяций, что важно для прогноза лесных сукцессий в техногенных ландшафтах. При этом выживаемость ценопопуляций в составе коренных типов леса и территориальные экспансии видов с созданием пионерных группировок и сингенезом должны быть признаны первоочередными задачами.

ВЫВОДЫ

1. Индустриальная дендроэкология порождена как специализированная ветвь общей экологии возникновением в биосфере новых процессов, обусловленных техногенезом. Современная производственная деятельность стала причиной настолько значительных преобразований в лесных экосистемах, что без прогнозирования ближайших и отдаленных последствий в состоянии и динамике лесов стало невозможно планирование народного хозяйства.

2. Нормализация гидрологического режима и оздоровление атмосферы – главные ориентиры в процессе устранения негативных последствий техногенеза с помощью древесно-кустарниковых насаждений. Неизбежно возникающие при этом задачи эколого-эволюционной оценки техногенных факторов, прогнозирования выживаемости, размножения и расселения лесообразующих видов, проектирования системы газопоглотительных и пылезадерживающих лесополос как промышленного фитофилтра настоятельно требуют не только эмпирических обобщений, но и поиска новых принципов и методов.

3. Антропогенные среды, возникающие в результате индустриализированной производственной деятельности, заслуживают внимания как неоэкотопы, где изменены не только условия жизнедеятельности растений, но и ход микроэволюционного процесса. Изменение адаптивного потенциала лесообразующих видов в неоэкотопах происходит в связи с переориентацией "старых" адаптаций на новые условия среды.

4. Дендроэкологическое прогнозирование, базируясь на ретроспективных обобщениях и аналогах, обязано, с одной стороны, использовать все те возможности, которые предоставляет антропогенный характер новых факторов среды, а с другой – учитывать соотношение и взаимодействие индивидуальных и видовых адаптаций в приспособляемости лесообразующих видов.

НЕКОТОРЫЕ ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ ИНДУСТРИАЛЬНОЙ ДЕНДРОЭКОЛОГИИ

Прогностическая оценка различных свойств древесных растений в связи с преобразуемыми техногенезом условиями среды — узловая задача дендрологического прогнозирования. При ее решении мы считаем перспективным использование идеи о преадаптациях, критических периодах, экологических ареалах, экологической эквивалентности и аналогиях. Несомненно, что предлагаемый перечень приобретают должную работоспособность лишь в комплексе с общебиологическими и частными экологическими и дендрологическими закономерностями. Эмпирические обобщения следует считать важнейшим средством повышения точности и дальнодействия дендрологических прогнозов.

Отметим, что именно сейчас, в период интенсивных публикаций результатов разнонаправленных научных исследований, жизненно необходимо развивать обобщения и синтез многочисленных фактических материалов отечественных и зарубежных авторов. Стержнем при синтезе "разномасштабной" научной информации может служить ориентация на экологическое прогнозирование. Потребность в нем ощущается тем острее, чем мощнее поток многообразных техногенных влияний на видовые популяции и биоценозы как ведущие компоненты биосферы.

О ПРЕАДАПТИРОВАННОСТИ РАСТЕНИЙ

Проблема преадаптации приобретает сейчас значение одного из перспективных направлений эколого-эволюционных исследований. Однако в его развитии явно доминируют историко-критические и общебиологические аспекты. Нами делается попытка использовать понятие преадаптации в экологическом прогнозировании [Кулагин, 1974б, 1978в]. При фитомелиорации техногенных ландшафттов главным содержанием прогнозов становится определение успеха "первого шага" растительных видов в резко измененные и нередко токсицированные экотопы. Несомненно, что без использования идеи о преадаптациях нельзя рассчитывать на "индустриально-экологическую работоспособность" прогнозических оценок различных структурно-функциональных особенностей растений. Учет преадаптаций необходим и для предвидения ближайших и отдаленных последствий в растительном покрове тех районов, для которых проектируются или где уже функционируют промышленные предприятия. Несомненно, что преадаптации имеют существенное значение в рамках адаптационного протекающего в условиях, резко измененных производственной деятельностью. В опубликованной классификации основных форм

газоустойчивости растений обобщены отечественные и зарубежные научные данные по фитотоксичным выбросам [Кулагин, 1973]. Нами выделены клеточно-тканевые, онтогенетические и популяционно-ценотические группы преадаптаций, обеспечивающие проникновение растений в токсицированную среду. При этом у разных видов ведущее значение может иметь одна или одновременно несколько форм преадаптированности, обязанные особенностям морфологии, газообмена, биохимии, феноритмики, зимней инактивации растительного организма, его регенерационным способностям, биотипическому и возрастному составу популяций, структуре фитоценоза.

Г.М. Илькун [1971], выяснив механизм нейтрализации поступающих в растение анионов кислот, установил повышенную газоустойчивость видов деревьев и кустарников, сформировавшихся на карбонатных и слабозасоленных почвах, особенно засушливых районов. Поэтому среди кальциевиков и солеустойчивых видов и экотопов мы вправе искать повышенную газоустойчивые.

А.А. Шахов [1956] в исследованиях солеустойчивости растений фактически использовал идею о преадаптациях, требуя видеть принципиальное различие между такими понятиями, как "растение солеустойчиво" и "растение солевыносливо". Так, под солевыносливостью растений предлагается понимать "их способность в силу ранее существовавших анатомо-физиологических особенностей, выработанных в результате приспособления к другим условиям существования, например к засухе, выдерживать засоленность почвы вредными легкорастворимым солями". Понятие о солевыносливости приложимо только к гликофитам, так как галофиты благодаря возникшему в результате длительного отбора особому галорезистентному типу обмена и морфогенезу являются солеустойчивыми. Для преобразования солевыносливых и тем более несолевыносливых растений в солеустойчивые требуется не одно—два поколения, а более длительное время.

Наши исследования в Предуралье и на Южном Урале показали, что признаки ксерофилизации, кутинизации, опробковения, редукции аэренхимы, ускоренного формирования побегов, порослевости, анабиоза надежно свидетельствуют о повышенной газоустойчивости видов как местной, так и интродуцированной дендрофлоры.

Хвоепадность обеспечивает лиственнице сибирской значительную устойчивость к ряду неблагоприятных факторов (ранневесенние и осенние пожары и концентрированные газовые потоки, постоянное слабое загрязнение воздуха газообразными и пылевидными токсикантами), весьма далеких от тех суровых северных и высокогорных условий, которые сформировали хвоепадность как адаптацию.

Преадаптивен и признак ксероморфности хвои ели сибирской по сравнению с более мезоморфной хвойой пихты сибирской при заселении вырубок и гарей на инсолируемых круtyх склонах или при эпизодических газовых атаках, поскольку отмеченные особенности хвои ели сформировались под отбирающим воздействием северной тайги, вне связи с летними засухами.

Учитывая фитоценотически чуждую среду вторичных широколиственных лесов для таежных хвойных лесообразователей, мы полагаем целен-

сообразным выяснение степени преадаптированности разных видов по отношению к тем экотопам, где они вынуждены поселяться и расти. В качестве соответствующих предпосылок у пихты сибирской (в сравнении с елью сибирской) мы можем отметить более крупные размеры семян и проростков, более высокие темпы роста стебля и корней, повышенную теневыносливость.

Ориентируясь на выяснении преадаптивных предпосылок той или иной степени приспособленности или полной инадаптивности, мы тем самымrationально и полнее используем возможности идеи о преадаптациях.

Оценивая те или иные особенности растительных организмов как преадаптации, мы тем самым создаем базу для экологического прогнозирования. Предвидение определенного уровня устойчивости в среде, измененной техногенезом, должно осуществляться путем сопоставления тех средств, которые выступают в роли защитных, тому, что на них будет воздействовать. Особенно важно учитывать критические периоды, в течение которых организм наименее всего защищен от повреждающих или губительных внешних воздействий. Прогноз устойчивости растений с позиций учения о критических периодах требует обязательного учета следующих моментов: приуроченности критического периода к определенной фазе годичного цикла и онтогенеза; продолжительности критического периода; уровня ризистентности клеток и тканей; наличия дублирующих систем и регенераций. Для иллюстрации сошлемся на факты из радиоэкологии лесообразующих видов США [Спэрроу, Вудвелл, 1968]. Отмечается, что повреждаемость гамма-лучами зависит об объема ядер, числа хромосом, скорости митозов. Мелкодерность, полиплоидия и быстрые клеточные деления снижают радиочувствительность настолько, что пользуясь указанными критериями, оказалось возможным составить реалистический прогноз гибели ряда видов деревьев и кустарников и перестройки дубово-соснового леса за счет радиостойчивых видов деревьев, подлеска и травяно-кустарничкового яруса и особенностей вегетативного возобновления радиочувствительных видов.

Иначе говоря, преадаптированность в данном случае базируется на всех тех особенностях, которые сокращают число ионизаций на один рентген, снижая концентрацию радиотоксинов в протопласте, и повышают шансы на регенерацию поврежденных органов.

Выяснив причины различий в устойчивости к пылевидной окиси магния сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева, мы сделали реалистический прогноз о неизбежности гибели древостоеев ели сибирской в условиях постоянного запыления [Кулагин, 1974а]. Ель с ее достаточно длительным критическим периодом, совпадающим с фазой роста и формирования побегов, многолетней хвоей и поверхностной корневой системой, проявила резко пониженную пылеустойчивость. И наоборот, все лесообразующие виды, обладающие листопадностью и глубокой корневой системой, оказались способными выдерживать воздействие окиси магния, образующей с водой щелочное соединение, губительно действующее и на мезофилл и на корни верхних почвенных горизонтов. Учет листопадности как преадаптации оказался эффективным в данном дендроэкологическом прогнозе.

Понятие преадаптации, освобожденное от пагубных связей с доктриной мутационизма и телеологией, указывает на существование обязательного момента в эволюции и в то же время одного из способов завоевания новых сред жизни. Для более четкого отграничения преадаптаций от обычных адаптаций А.Б. Георгиевский [1974] предложил считать преадаптацию эволюционным явлением, основанным на использовании нейтральных или слабовредных признаков при условии, если скрытая селективная ценность совпадает с новым направлением отбора. Отмечая, что в качестве преадаптаций могут быть как "нейтральные и даже относительно вредные, так и полезные в совершенно ином направлении" признаки и что "правомерно также говорить о преадаптации, когда признаки, сформировавшиеся под действием отбора в одной среде, сразу в готовом виде используются в других, не имеющих ничего общего с прежними условиями жизни", А.Б. Георгиевский, В.П. Петленко, А.В. Сахно, Г.И. Царегородцев [1974; с. 64–71] тем самым ориентируют на расширенный вариант понятия преадаптации. Следовательно, обсуждение проблемы преадаптаций в рамках теории эволюции приводит к дополнению потенциальной мультифункциональности органов как материальной основы преадаптаций специализированными адаптациями. Мы считаем, что данное положение существенно облегчает использование преадаптаций в дендроэкологическом прогнозировании, если не избегать вопроса о связях и соотношениях преадаптаций с адаптациями в процессе достижения конечного феномена преадаптированности.

Э.Майр [1968] предложил считать ту или иную структуру преадаптированной, "если она способна взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной" [с. 469]. Этот тезис об увеличении числа функций не следует отождествлять с принципом смены функций, о котором А.Н. Северцов [1921] писал, как о процессе приобретения одной из второстепенных функций преобладающего значения при одновременной потере главной функцией данного, обычно сложного по строению органа своего первенствующего значения. Тезис Э. Майра о "бесконфликтном" появлении новой функции среди уже существующих согласуется с известным положением о том, что мультифункциональность присуща любому органу и что она заключается "в одновременной многоплановой работе адаптаций в связи с их проявлением в разных аспектах среды, которые, в свою очередь, взаимосвязаны между собой" [Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969, с. 251–252].

Следовательно, мы вправе различать две категории преадаптаций, одна из которых связана с фенотипической реализацией функций, а другая базируется на переориентации адаптаций с расширением числа функций и образованием новых адаптивных связей.

Растения в новых условиях оказываются в результате воздействия на их местообитания различных необычных факторов или при заселении неоэкотопов. Различия между этими путями очевидны, так как в первом случае растение может испытать влияние новых факторов в любом возрастном состоянии, а во втором – вынуждено начинать с первых фаз онтогенеза. Отсюда и различны преадаптации, обеспечивающие успех "первого шага" растений в новые местообитания.

При входении в новую среду растения должны: а) продолжать нормальную жизнедеятельность, осуществляя минеральное и углеродное питание и водообмен; б) проявлять необходимую устойчивость к различным неблагоприятным продолжающим действовать природным факторам; в) сохранять жизнеспособность при воздействии новых техногенных факторов; г) начать использование враждебных сил природы, пользуясь известным выражением К.А. Тимирязева, в свою пользу, т.е. переориентировать конверсные адаптации на новые источники материально-энергетического обеспечения. Все это в целом свидетельствует о несводимости феномена преадаптированности лишь только к преадаптациям. Схематично основные слагаемые этого феномена можно представить следующим образом. При переходе в новую среду "старые" адаптации наряду со стабилизацией одних функций осуществляют смену других функций; одновременно происходит и переориентация адаптаций с увеличением числа функций. В случае недостаточности перечисленных приспособительных изменений включается и фенотипическая реализация латентных функций. Доля участия отдельных слагаемых в порождении феномена приспособления к новой среде, по-видимому, во многом определяется степенью ее экологической необычности; при возрастании последней преадаптивная переориентация имеющихся специализированных приспособлений приобретает решающее значение и блокируется с "началом работы" ранее скрытых признаков [Кулагин, 1978в]. Данный вопрос сейчас находится в стадии теоретического уяснения; можно лишь указать на высокую вероятность приобретения рецессивными мутациями роли частных приспособлений.

По типу переориентации специализированных адаптаций с увеличением числа функций возникают преадаптации в загазованном воздухе в случае ксероморфности, суккулентности, хвоепадности, стланцевости роста, галофитности, эфемероидности. При рассмотрении подобных явлений возникает эффект некоего параллелизма между газоустойчивостью, с одной стороны, и засухо-, морозо- и солеустойчивостью, с другой. Он может быть объяснен лишь возникновением у соответствующих, обслуживающих отмеченные формы устойчивости адаптивных структур совершенно новых адаптивных связей с необычными — для природных местообитаний — токсикантами. Считать эти структуры эвриадаптациями нельзя хотя бы потому, что промышленные газообразные токсиканты — совершенно новый экологический фактор, и поэтому он не мог участвовать в филогенетическом становлении соответствующей адаптации.

В качестве преадаптаций могут быть признаки любого масштаба и уровня точно так же, как и адаптации, исключая лишь не поддающееся конкретному изучению так называемое общее соответствие организмов среде. Данное приравнивание преадаптаций адаптациям правомерно не только потому, что последние могут быть тесно связанными с преадаптациями, но и сами преадаптации последующим отбором способны к преобразованию в новые специализированные адаптации. Следовательно, преадаптации допустимо классифицировать по аналогии с адаптациями, различая их как по связям с абиотическими и разнообразными биотическими факторами, так и по морфофизиологическому содержанию (клеточно-тканевые и организменные структурные изменения, вариации метаболизма, функ-

циональные сдвиги, феноритмика, соотношение генеративной и вегетативной сфер) и принадлежности к особям и популяциям. Критериями совершенства преадаптаций допустимо брать показатели нормального органогенеза и онтогенеза, размножения, расселения и оптимальной плотности популяций. По-видимому, увеличение экотипического разнообразия и размеже ареала вида в техногенных ландшафтах возможно расценивать как начало формирования нового комплекса адаптаций и последующего этапа микрозволюционного процесса в новых условиях.

Заслуживает внимания способность индивидуальных и популяционных особенностей организации растительных видов складываться в систему защитных преадаптаций по отношению к промышленным токсикантам. Отметим, что если изменением формы роста, более густым и компактным ветвлением растение может "уходить" от токсиканта, то усилением покровных тканей и сокращением интенсивности газообмена по fazam годичного цикла оно непосредственно защищается от интоксикации. Преадаптивна также и плотность популяции, выступающая в роли механического барьера на пути газовых потоков. Различия особей по возрасту и принадлежности к разным биотопам ставят популяцию как целое в более благоприятные условия снижением вероятности тотального вымирания.

Как бы ни была специфичной новая, техногенная среда и, следовательно, значимее роль преадаптаций, растения неизбежно должны осуществлять нормальную жизнедеятельность, т.е. находить в новой среде обычные жизненно необходимые условия, и прежде всего материально-энергетические ресурсы. В техногенных средах продолжают сохранять экологическую значимость вопросы устойчивости к неблагоприятным природным факторам. В ряде случаев засухи и морозы в комплексе с промышленными токсикантами становятся более разрушительными [Кулагин, 1974а].

Значение тех или иных особенностей биоморфы – ветвления и густоты кроны, высоты ее прикрепления, сроков облиствения, цветения и плодоношения – для выживания и размножения при постоянном или периодическом, слабом или сильном газовом воздействии можно видеть при сравнении низкорослых кустарников с высокоствольными деревьями, листвопадных – с "вечнозелеными". Точно так же сопоставление растений, различающихся по ксеро- и мезоморфности, интенсивности газообмена при транспирации, фотосинтезе и дыхании, буферности клеточного сока, прочности хлорофилл – белковых комплексов, резистентности ферментных систем, выработанных в процессе приспособительной эволюции, случайно оказывается полезным в газоустойчивости. Различия в обилии спящих и аддентивных почек, в способности к образованию пролептических и силлептических побегов, в темпах повторного облиствения крон позволяют нам с учетом их преадаптивности объяснять и прогнозировать выживание в выживаемости поврежденных токсикантами растений. Популяционный полиморфизм, связанный с биотипической неоднородностью и усиленный феноритмическими, возрастными и модификационными изменениями строения и функционирования особей, может быть важной составной частью феномена преадаптированности, т.е. случайно стать средством защиты от тотального вымирания популяции при интенсивных промышленных экскалатах. Прогнозирование преадаптивного значения

индивидуальной, экологической и географической форм изменчивости растений для их газоустойчивости оказывается ценным и для селекции [Мамаев, Махнев, 1977]. Ромедер и Шонборн [Rohmeder, Schonborn, 1965], подтвердив повышенную газоустойчивость отдельных биотипов деревьев в связи с их генетическими особенностями, указывают на полезность их для лесовосстановительных работ на задымляемых территориях. М.К. Соков и Л.А. Габиб-заде [1977] отметили повышенную газоустойчивость у отдельных деревьев сосны, характеризующихся повышенной обводненностью, способностью регулировать транспирационный водообмен, высоким осмотическим давлением клеточного сока, высоким содержанием общего и белкового азота в хвое, ее слабой вентилируемостью и нахождением изозелектрической точки в более кислой области pH. Браун [Braun, 1977], исследовав клоны ели, полученные в результате селекции на устойчивость к двуокиси серы, отметил их большую способность вовлекать серу в обмен веществ по сравнению с деревьями ели из природных популяций.

Миллер [Miller, 1971] отметил, что при интенсивном фотохимическом смоге в связи с загрязнением воздуха озоном нельзя надеяться на отбор устойчивых форм хвойных, вследствие чего неизбежна смена сосново-пихтовых насаждений листопадными видами деревьев и кустарников. Но в экспериментальных условиях выявляются отдельные экземпляры хвойных с повышенной газоустойчивостью. Об этом свидетельствуют результаты опытов с елью обыкновенной, в которых были найдены среди трехлетних сеянцев такие, которые по устойчивости к двуокиси серы превосходят даже *Picea pungens*, известную высокой газоустойчивостью [Tzschacksch, Weiss, 1972]. Фогель, Шауман, Бортитц, Леонгард, Гедике [Vogl, Schaumann, Börtitz, Leonhardt, Haedike, 1972] установили более высокую дымоустойчивость у ели с плоским типом ветвления по сравнению с гребенчатым типом, а также высокую дымоустойчивость у деревьев ели с тяжелой и длинной хвоей, характеризующейся низким фотосинтезом и транспирацией, устойчивостью к низким температурам и высокими отношениями летней интенсивности фотосинтеза и транспирации к зимней интенсивности тех же процессов.

На примере вереска близ азотного комбината в Польше установлено начало образования газоустойчивой популяции на основе посадки, отдаленной на 1 км от источника задымления [Sokolowski, 1976]. Важно отметить факт полной гибели вереска, ранее естественно произраставшего. Посаженные растения вереска через год зацвели и в последующие годы не имели каких-либо газовых повреждений, тогда как на расстоянии до 4 км естественные его заросли характеризуются сильными газовыми ожогами.

В экологическом прогнозировании принципиальным требованием становится выбор критерия преадаптивности того или иного признака. Очевидно, что подобным критерием не может быть ни факт последующего преобразования признака в ту или иную специализированную адаптацию, ни констатация факта адаптивной переориентации определенного специализированного приспособления или фенотипической реализации латентных функций в новых условиях: в обоих случаях мы обречены на ретро-

спективные оценки. Требованиям экологического прогнозирования отвечает принцип адаптивного соответствия данной структуры или функции новому фактору на основе сопоставления их между собой.

Поскольку вероятностный характер экологических прогнозов обязателен, то необходимо искать пути и методы повышения точности прогнозических оценок. В связи с антропогенной и, в частности, техногенной обусловленностью новых факторов среды становится практически доступной информация о физико-химической характеристики и интенсивности их воздействия. Точно так же выполнима заблаговременная морфометрия структур, их функциональная характеристика. Возможно и определение запаса устойчивости, под которым целесообразно понимать интервал между наблюдаемым и летальным уровнями в интенсивности данного фактора или резистентности тканей. Так, сопоставление летальных значений с оптимальными у таких факторов, как сухость и температура воздуха, его загазованность, засоленность почв, позволяет количественно оценить засухо-, жаро-, морозо-, газо- и солеустойчивость растений. Точно так же высокой прогностической ценностью обладают заранее определяемые пороги смертельного обезвоживания, сульфатного, хлоридного и других отравлений. Существенным подспорьем следует считать поиск аналоговых ситуаций, где исследуемый растительный вид подвергается сходному разрушительному воздействию со стороны других факторов среды. Существование экологически эквивалентных отношений между различными природными и антропогенными факторами облегчает поиск экологических аналогий. В этом же смысле полезны классификации жизненных форм и экологических групп растений. Несомненно, что периодические обобщения результатов разнообразных описательных и экспериментальных индустриально-экологических работ заметно усиливают ценность выявляемых закономерностей для прогнозов. Так, например, зная общую характеристику фитотоксичности кислых газов и механизм их детоксикации с помощью катионов кальция, магния, натрия и опираясь на классификацию форм газоустойчивости, построенную с использованием идеи о преадаптациях, оказалось практически возможным подбирать ассортименты высокогазоустойчивых видов для озеленения загазованных территорий [Красинский, 1950; Илькун, 1971, 1978; Кулагин, 1973].

С учетом идеи о преадаптациях можно попытаться дать общую экологическую оценку лесообразующим видам древесных растений. Отметим, что их формирование шло в условиях с многочисленными и разнообразными лесоразрушительными факторами (значительные колебания климата в плейстоцене— голоцене, пожары от грозовых разрядов, конкурентное давление травянистых растений степной экологии). Только благодаря отказу от эволюции, ведущей к жестко и прочно спаянным общежитиям типа муравейников и пчелиных семей с превращением особей в различные вспомогательные органы популяции или колонии как целого, только благодаря созданию полноценных особей с широкими адаптивными возможностями и вне популяции деревья и кустарники смогли выжить как лесообразователи в динамичной природной среде последнего миллиона лет. Современная фаза антропогена включила в комплекс условий существования новую группу лесоразрушительных техногенных факторов.

Отмеченное у древесных растений сочетание высокой индивидуальной приспособляемости и яркой ценозообразующей функции оказывается полезным для выживаемости, размножения и расселения в разнообразных неоэкотопах современных техногенных ландшафтов. Неизбежные в ряде случаев отклонения от оптимума ведут к потере лесными деревьями их характерного качества – ортотропного кронообразующего ствола, к закономерному переходу к кустовидной или стланцевой форме роста. Подобный тип реагирования на экстремальные антропогенные факторы предопределен структурно-функциональными возможностями видов и реализуется как преадаптация.

Вышеизложенное дает основание утверждать, что под преадаптацией целесообразно понимать особую форму приспособления организмов к быстрым и резким изменениям среды, возникающую моментально (одноактно) внеотборным путем. Преадаптациями становятся как нейтральные (или слабовредные) признаки, так и специализированные адаптации индивидов и популяций в результате случайного соответствия новым факторам среды. Мультифункциональность органов – коренное условие возникновения преадаптаций. Приспособление организмов по линии преадаптации идет за счет реализации латентных функций и переориентации "старых" адаптаций в новом направлении, т.е. опять-таки с проявлением ранее скрытых свойств, с установлением новых адаптивных связей. Преадаптации неизбежно "работают" в комплексе с обычными адаптациями и не должны быть им помехой. Феномен преадаптированности складывается из преадаптаций и продолжающегося функционирования специализированных адаптаций. При прогнозировании устойчивости растений к техногенным факторам использование преадаптаций тем существеннее, чем специфичнее новые экотопы. Выработку прогностических оценок различных сторон организации растительных видов необходимо базировать на сопоставлении их адаптивных возможностей с информацией о факторах, почему благоприятствует техногенность последних.

ФЕНОМЕН ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКВИВАЛЕНТНОСТИ

Природные комплексы факторов продолжают оставаться для экологов трудным объектом изучения. Поэтому выработка новых подходов к решению задачи расшифровки сложной системы связей и взаимодействий между различными компонентами экотопов актуальна. Это суждение приобретает большой вес сейчас, когда особенно интенсивно нарастает поток разнообразных техногенных воздействий и существенное значение приобретает проблема прогнозирования и управления эволюцией биоценозов. Нами делается попытка проанализировать содержание понятия об экологической эквивалентности, дающего некоторые дополнительные возможности к продвижению по пути решения упомянутой кардинальной проблемы.

В фитоэкологической литературе описаны факты, свидетельствующие о многопричинности тех или иных растительных эффектов, об их сходстве или равновеликости в различных экологических ситуациях, о взаимозаменяемости факторов среды; получил определенное распространение

ряд терминов: биологически равнозначные местообитания, компенсация факторов, изотрофность почв, изобонитеты древостоеев [Сукачев, 1938; Воробьев, 1953; Погребняк, 1955; Ярошенко, 1961; Крамер, Козловский, 1963; и др.] .

Известно, что понятие об эквивалентности базируется на многочисленных фактах реального существования в природе и эксперименте равнозначности или равнозначности среди нетождественных явлений и что оно получило наиболее полную разработку в экономике, химии и энергетике, где используется в четком количественном плане. Нам представляется не только возможным, но и целесообразным шире использовать понятие об эквивалентности при изучении экологических ситуаций, которые в подавляющем большинстве очень сложны.

Постановка вопроса об экологической форме отношений между различными факторами среды привела к выводу о том, что экологическим эквивалентом данного фактора может быть любой другой фактор, который вызывает сходный или равнозначный растительный эффект, и что величину эквивалента следует измерять операцией замещения одного фактора другим при обязательном условии получения одного и того же конечного результата (критерий эквивалентности) [Кулагин, 1975в]. Процедура определения величины экологических эквивалентов может быть осуществлена непосредственно в эксперименте или при интерпретации материалов полевых стационаров и экспедиций.

Сопоставление различных факторов и установление величины эквивалента неизбежно базируется на признании следующего положения: если два или более факторов определяют один и тот же конечный результат, то любой из них по отношению к другому может быть признан эквивалентом. Особо подчеркнем обязательность определенного игнорирования конкретных механизмов реализации изучаемых факторов, особенностей их физиологического действия и преломления через серию фаз структурообразовательных процессов морфогенеза. Главное в понятии экологической эквивалентности заключается, по нашему мнению, в сравнении различных факторов и измерении одного другим с ориентированием на конечный результат.

Растения реагируют на различные влияния окружающей среды изменениями: роста, биомассы, продолжительности жизни, темпов размножения, плотности популяций. Поэтому с помощью соответствующих показателей — клеточно-тканевых, онтогенетических, популяционных — можно с достаточной четкостью и достоверностью определять равенство между различными факторами среды. Иначе говоря, в этом плане встает вопрос о фитометрии; в качестве фитометров используются чаще всего отдельные растения и дерновины, выращиваемые в вегетационных сосудах, на делянках и в природных растительных сообществах.

Сравнивать между собой можно, во-первых, комплексы факторов и местообитания в целом, во-вторых, разные факторы и, в-третьих, различные значения одного и того же фактора.

Биологически равнозначные местообитания, и в частности изотрофность почв, принято определять биомассой растений. Изобонитеты, т.е. наборы различных экотопов с одним и тем же классом бонитета дре-

востоя, стали рабочим понятием в лесохозяйственной деятельности. Бонитировка почв, осуществляемая путем экологической интерпретации слагающих ее компонентов и измерением величиной биомассы, вышла из рамок экспериментов и постепенно внедряется в практику планирования [Соболев, 1972].

При установлении равенства отдельных факторов между собой мы должны четко различать жизненно необходимые ("физиологические") материально-энергетические условия и энтопические факторы. Указанные две категории факторов принципиально невзаимозаменяемы. Среди энтопических факторов, специфической особенностью которых является косвенный или опосредственный через жизненно необходимые условия характер их действия на растения, отмечается широкая и полная взаимозамещаемость [Ярошенко, 1961].

Но среди прямодействующих ("физиологических") факторов подобного положения нет. Если использовать довольно обобщенную терминологию, то действительно свет, тепло, влага и пища равнозначны и никаким образом не могут заменять друг друга. С этим общепринятым положением согласуется утверждение о частичной компенсации указанных факторов. В основе последнего обстоятельства лежит многопричинность тех или иных функций или свойств растений. Например, продуктивность фотосинтеза может быть повышена с помощью оптимизации температурного, или светового, или углекислотного режима. Определенная величина прироста древесного ствола может быть получена: а) улучшением светового режима в насаждении ("световой прирост"); б) улучшением гидротермического режима корнеобитаемой толщи почвы; в) минеральными удобрениями; г) выращиванием люпина в качестве зеленого удобрения ("почвенный прирост"). В отмеченных случаях вырисовывается закономерность, хорошо известная экологам под названием "закона минимума" и оцененная как явно относительная, приложимая к ограниченному кругу явлений. Но даже в сфере элементов минерального питания растений процессы взаимовлияния, выражющиеся в явлениях синергизма и антагонизма солей, нарушают четкость отмеченной закономерности. Блекманом была подчеркнута зависимость эффективности ряда факторов от одного из них, находящегося в минимуме, получившая название закона ограничивающих факторов [Максимов, 1958]. Последнее обстоятельство в еще большей мере суживает область частичных компенсаций прямодействующих ("физиологических") факторов. Концентрация углекислоты и интенсивность света, температура воздуха и интенсивность света, химическое плодородие почвы и температура воздуха могут вступать в определенные экологически эквивалентные отношения. Однако при этом необходимо учитывать способность самих растений к использованию избытка одного фактора для компенсации дефицита другого фактора. В этой связи особо следует подчеркнуть целесообразность поиска экотипов по признаку приспособленности к неблагоприятным внешним условиям на основе более полного использования одних ресурсов среды при недостатке других. Разработка общеизвестной интересной идеи К.А. Тимирязева о том, что растения могут обращать в свою пользу враждебные силы природы, целесообразна именно в этом плане.

На примере хлороза, т.е. мелколистности при резко сниженном содержании хлорофилла, можно видеть, что эквивалентные отношения могут быть среди весьма различных факторов: 1) щелочная реакция, переводящая железо в нерастворимое и поэтому трудно доступное корням состояние; 2) низкая температура почвы, тормозящая поглотительную деятельность корней (явление весеннего хлороза в культуре чая и померанцевых); 3) острый дефицит в почве марганца, калия, магния и особенно азота; 4) переувлажненность и резко ухудшенная аэрация почвы; 5) сухость почвы [Крамер, Козловский, 1963; и др.].

Экологически эквивалентными по отношению к ксероморфности листьев древесных растений становятся: 1) иссушающие атмосферные факторы; 2) недостаточное почвенное увлажнение; 3) прямые солнечные лучи; 4) дефицит минеральных форм азота в почве [Дадыкин, 1952; Сенянина-Корчагина, 1956]. В качестве критерия эквивалентности можно взять и еще более сложное биологическое свойство — засухоустойчивость. Так, например, Г.К. Всеволжской [1960] на сеянцах дуба черешчатого, ясения обыкновенного и клена платановидного было установлено, что все факторы, и в том числе такие элементы минерального питания, как азот, фосфор, калий, цинк, медь, бор, марганец, активирующие процесс фотосинтеза, будут одновременно являться факторами засухоустойчивости растений.

Экологическое равенство можно видеть и среди грибов, образующих микоризу на корнях лесных деревьев — облигатных микотрофов [Лобанов, 1953]. Аналогичную картину можно видеть и в консортивных группах липы сердцелистной, клена платановидного, черемухи обыкновенной и других энтомофилов, анализируя списки видов насекомых, опыляющих цветки. Напрашивается вывод о том, что эквивалентные отношения среди консортов, обеспечивающих микотрофность и опыление, имеют существенное значение в эколого-географических экспансиях растений, в расширении их ареалов.

Для тех случаев, когда устанавливается равенство между различными значениями одного и того же фактора, необходима экологическая градуировка шкалы факториальных значений. Предложенный нами вариант экологической градуировки целесообразно конкретизировать с помощью некоторых понятий из физиологии растений [Кулагин, 1975в]. На примере зависимости работы ферментов, интенсивности дыхания, фотосинтеза и роста растений от внешних условий, и особенно температуры, Н.А. Максимов [1958] обосновал целесообразность выделения кардинальных точек. Это: а) оптимум, где наиболее активна жизнедеятельность или высока скорость тех или иных физиологических и структурообразовательных процессов; б) минимум и максимум, при которых останавливаются упомянутые процессы; в) ультраминимум и ультрамаксимум, с которых начинается отмирание растения. Поскольку физиологический оптимум часто не совпадает с гармоническим оптимумом, при котором формируются здоровые растения, то целесообразно выделить зону оптимума, представленную набором как из суб-, так и супраоптимальных значений фактора. На схеме экологической градуировки факторов мы предлагаем различать гипо- и гиперпессимальные зоны, где в связи с де-

Кардинальные точки							
ультраминимум	минимум	оптимум		максимум	ультрамаксимум		
зона летального минимума	сублетальная зона	гипопессимальная зона	субоптимальная зона	супрапессимальная зона	гиперпессимальная зона	сублетальная зона	зона летального максимума
некроз	инактивация	депрессия	активация	депрессия	инактивация	депрессия	некроз

Реакция растений дифференцирована по экологическим зонам

Рис. 3. Обобщенная схема экологической градуировки факторов среды

фицитом или избытком фактора происходит постепенное угнетение растения, депрессия роста, подавление его генеративной сферы (рис. 3). Поскольку переход от зоны оптимума к гипо- и гиперпессимальным зонам постепенен и не маркирован какой-либо переломной (кардинальной) точкой, то границы между ними (на схеме) обозначены пунктиром. В сублетальных зонах начинается инактивация растения или, по терминологии Н.А. Максимова, его оцепенение, т.е. прижизненная остановка роста в связи с нарушением согласованности между отдельными функциями или общей физиологической дисгармонией. Со значений фактора, обозначенных ультраминимумом и ультрамаксимумом, начинаются зоны, не пригодные для жизни, губительные для организмов.

Значения фактора, находящиеся в соответствующих противоположных зонах — гипо- и гиперпессимальной, сублетальных, а также летального минимума и максимума, могут быть приравнены друг к другу на основе сходства в конечных результатах их действия. Например, с помощью величины, характеризующей степень снижения прироста стебля в высоту, устанавливается равенство между дефицитом и избытком влаги в почве, ее выщелачиванием и засолением, охлаждением и нагреванием, малой и высокой концентрацией углекислоты в воздухе, затенением и чрезмерной инсоляцией.

Экологическая эквивалентность имеет существенное значение в группе антропогенных факторов. Последние означают внедрение человека как биологического вида и носителя социально-производственных сил в природные экосистемы. Разработка оптимальной стратегии в использовании природных ресурсов неизбежно предусматривает меры по сохранению нормы процессов, протекающих в биосфере и слагающих ее биоценозах в виде сбалансированных круговоротов воды, азота, углекислого газа, кислорода и др. Производственная деятельность человечества настолько

сложна и динамична, что мелиорации нередко сочетаются с геноцидными эффектами и повреждениями естественных экосистем. Поэтому выбор из имеющегося набора тех средств, которые позволяют избежать травмиривания природных генофондов и неудач в конструировании искусственных биоценозов, должен опираться на закономерности экологии.

Порожденные производственной деятельностью факторы разнообразны и могут быть сгруппированы следующим образом:

1 – факторы, непосредственно воздействующие на растения:

а) генетико-селекционные работы по созданию новых биотипов (сорто-в) и популяций; б) интродукция как перенос семян и иных зародышей в новые условия и расширение ареала видов; в) различные токсиканты, входящие в состав промышленных эксгалатов или созданные как пестициды;

2 – факторы, изменяющие жизненно-необходимые условия (свет, тепло, вода, питательные минеральные соли, углекислота, кислород, микробиообразующие грибы, насекомые-опылители и др.) ; в качестве примера укажем на рубки ухода, удобрения, орошение, осушительную мелиорацию, рыхление почвы, парниково-тепличное хозяйство, заражение почвы микоризой, доопыление;

3 – факторы, воздействующие на растения косвенно или опосредованно через изменение условий их существования; иллюстрациями могут послужить факты запыленности атмосферы, уплотнения почв выпасом, транспортом, подкисление двуокисью серы или подщелачивание окисью магния, средопреобразующие эффекты гидротехнических сооружений.

Для достижения конкретной цели можно, опираясь на экологическое равенство, во-первых, заменять одни антропогенные факторы другими и, во-вторых, заменять некоторые природные факторы антропогенными, и наоборот. В этой связи мы напомним о попытках найти полноценный "биологический" заменитель широко распространенным химическим средствам борьбы с вредителями в сельском и лесном хозяйстве. Уместно указать на широкую заменяемость в группе экстремальных факторов: летальный эффект через дефолиацию или интоксикацию достигается многими разнообразными средствами (различные газообразные и пылевидные токсиканты, механические и химические воздействия, резко ухудшающие почвенную среду). Сложнее решается вопрос о взаимозаменяемости факторов при достижении оптимума для роста, размножения или долговечности лесных деревьев. Мы до сих пор располагаем ограниченным набором видов мелиораций по отношению к лесам: осушение переувлажненных почв и осветление густых молодняков наиболее часты, минеральные удобрения и дополнительное увлажнение используются редко, а успехи лесной селекции коснулись лишь весьма малого числа видов. Лесные сообщества выполняют важные функции по производству свободного кислорода в атмосферу и очистке последней от промышленных дымовых выбросов. С помощью соответствующих количественных показателей мы определяем равнозначность в этом отношении различных типов леса или лесных культур.

В прогнозировании судьбы ценопопуляций лесообразующих видов и лесных ценозов при ограниченной информации о закономерностях их

динамики нередко приходится опираться на экологические аналогии. В качестве аналоговой модели по отношению к интересующему нас виду или лесному сообществу можно взять тот объект, который дальше продвинулсь в своей динамике под влиянием определенного фактора. Главным условием правомочности сравнения изучаемого объекта с другим, уже реализовавшим свои адаптивные возможности, следует считать однотипность структурно-функциональной организации и сходство воздействующих на них факторов среды. Иначе говоря, экологическим аналогом изучаемого объекта можно считать любой другой объект, который благодаря однотипному строению сходно реагирует или преобразуется при воздействии тождественных или близких по физико-химической характеристике факторов.

Наиболее ясный случай — при сравнении тождественных объектов и факторов, когда интересующая нас видовая популяция повторяет судьбу популяций того же вида в тех же условиях. Помехой прогнозу направления и темпов формирования, например, осинника на вырубке или смены березняка елью может быть лишь какое-либо эпизодическое сильное лесоразрушительное воздействие типа лесного пожара. Многократно наблюдаемые лесные сукцессии на вырубках позволяют не только прогнозировать смены пород, но и планировать ведение лесного хозяйства с учетом формирования коротко- и длительно-производных древостоев по типам леса.

Сложнее прогнозирование при наличии лишь сходства сравниваемых видов, когда они входят в одну экологическую группу или жизненную форму. В этом случае необходимо знать основные черты биоморфы растения, предопределяющие одинаковое реагирование на определенное внешнее воздействие. Избыток или острый дефицит влаги в почве и соответственно гигро- и ксерофиты, лучистой энергии и соответственно гелио- и сциофиты, солей и соответственно олиго-, мезо- и эутрофы, кислотности и соответственно окси- и базифилы или окси- и базифобы — все эти альтернативные схемы стали основой прогнозирования динамики видового состава растительных сообществ при соответствующих сдвигах в водно-солевом и световом режимах. Прогнозирование по аналогии вынуждено учитывать существование экологически эквивалентных отношений между факторами среды особенно тогда, когда последние сильно разнятся. Порождение одинакового растительного эффекта различными соединениями, входящими в группу кислых газообразных или в группу щелочных пылевидных токсичных веществ, достаточно надежно прогнозируется по отношению к популяциям одного и того же вида. Если же мы по определенным изменениям в популяциях одного вида стремимся прогнозировать сдвиги в популяциях другого вида, то необходимо экологическую эквивалентность сочетать с классификацией биоморф. В этом случае учет тех или иных особенностей строения и функционирования растений означает выяснение преадаптированности. Так, например, по низкой газочувствительности ксероморфных кожистых листьев дуба летнего успешно прогнозируется высокая газоустойчивость розы морщинистой с ее толстыми кожистыми листьями.

Прогноз на основе учета такого признака, как обладание свойством ежегодного листопада у различных по систематическому положению и эколого-географической характеристике растений, позволил надежно выделить высокоустойчивые виды деревьев и кустарников для зон с постоянным насыщением атмосферы газообразными углеводородами, сернистыми соединениями, пылью, обладающей щелочными свойствами.

КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ И КРИЗИСНЫЕ СИТУАЦИИ

В техногенных ландшафтах, где неизбежно переплетается действие разнообразных природных и антропогенных факторов, целесообразно учитывать высокую вероятность возникновения кризисных ситуаций. Под ними следует понимать случаи настолько опасного сочетания различных по происхождению и физико-химическому содержанию неблагоприятных факторов, когда сильные повреждения и даже гибель растений становятся неизбежными. Для древесных растений с их длительным и многофазным онтогенезом подобные ситуации имеют весьма существенное значение. Заметим, что кризисные лесоразрушительные ситуации весьма трудны как объект исследования даже при их ретроспективном рассмотрении [Ткаченко, 1948; Лосицкий, 1949].

Если популяция обеспечивает основу и необходимые условия для эволюционного преобразования вида, то организм, особь неизбежно при этом занимает узловое положение. Именно на онтогенетическом уровне осуществляется фенотипическая реализация генотипа, оценивается жизнеспособность мутаций и, что особо следует подчеркнуть, начинается действие отбора. Поскольку отбор действует на любом возрастном этапе, то совершенно необходимо исследовать онтогенез в целом, сосредоточив внимание на его слабых звеньях — критических периодах. Эколого-эволюционный аспект изучения критических периодов имеет определенное значение для теории индивидуального развития; ее недостаточная разработанность затрудняет практическое использование ряда возможностей по повышению устойчивости и восстановлению необходимой численности ценных видов растений и их ценозов в неблагоприятных природных условиях, часто осложненных антропогенными факторами. Очевидно, что выяснение способов укрепления слабых звеньев онтогенеза есть реальный путь изучения действия отбора и, следовательно, познания эволюции растений.

Вопрос о критических периодах в онтогенезе растений изучается давно и преимущественно с агрономических позиций [Ацци, 1932]. При этом основное внимание сосредоточивается на выяснении того периода в жизни растений, когда они особенно сильно снижают урожай при недостатке влаги. Известный итальянский агроном-эколог Дж. Ацци [1932], предложивший понимать под критическим периодом тот отрезок времени в вегетации, когда растение наиболее чувствительно к данному фактору, связывал понятие о критических периодах не только с устойчивостью растения, но и с его отзывчивостью на улучшение внешних условий.

В последующие годы в трудах Г.В. Заблуды [1948], Ф.Д. Сказкина [1960], Р. Библя [1965] и других критические периоды растений полу-

чили более детальное освещение с помощью анатомических и физиологических показателей. Ф.Д. Сказкин дал интересное эколого-эволюционное объяснение приуроченности критического периода в засухоустойчивости злаков ко времени цветения и оплодотворения; формирующийся в это время гаметофит (пыльцевые зерна, зародышевый мешок, гаметы) нормально функционирует лишь при постоянно высоком содержании воды в тканях и окружающей среде. Отсюда и повышенная чувствительность его к засухе. Факт доминирования спорофита у большинства видов наземных растений находит естественное объяснение в его значительно больших адаптационных возможностях, что четко проявляется и в засухоустойчивости.

Древесные растения, обладающие длительным онтогенезом и, следовательно, дающие большие возможности для изучения критических периодов, получили определенное освещение в работах У. Чендлера [1960], П. Крамера и Т. Козловского [1963]. Л.И. Сергеевым, К.А. Сергеевой и В.К. Мельниковым [1961] отмечено существование у деревьев и кустарников в связи с их зимостойкостью и продуктивностью двух критических периодов, причем первый из них совмещается с фазой роста побегов и цветения, а второй – с фазой одревеснения и опробковения побегов, формирования генеративных почек, семян и плодов.

Требование более конкретного понимания критических периодов нашло отражение в трудах Н.А. Максимова [1958], предложившего при выделении критических периодов у растений использовать в качестве решающего признака их наибольшую чувствительность к какому-либо неблагоприятному фактору среды.

По нашему мнению, под критическим периодом следует понимать ту часть онтогенеза растения, совпадающую с его определенной фазой роста и развития, когда оно наименее всего защищено от какого-либо неблагоприятного внешнего воздействия и поэтому может быть повреждено и погублено. Иначе говоря, характерной особенностью критического периода следует считать минимальный запас устойчивости, не гарантирующий защиты от повреждающего или губительного воздействия со стороны определенного фактора среды. Запас устойчивости представляет собой интервал между наблюдаемым и летальным уровнем в состоянии растения или его отдельных тканей и органов. Примером может служить хорошо известная фитоэкологам величина прижизненного водного дефицита [Цельникер, 1955]. Однако в практике полевых исследований чаще используется более простой, но менее точный метод измерения запаса устойчивости величиной интервала между наблюдаемым и летальным уровнем в напряженности внешнего фактора [Библь, 1965]. В этом случае допускается игнорирование одного экологически существенного обстоятельства – изменения степени резистентности (или "сопротивляемости") самих тканей и органов растения в процессе обезвоживания, нагревания, промораживания или интоксикации. В данном отношении, к сожалению, многие формы устойчивости растений не обеспечены точными количественными характеристиками.

Начальные этапы онтогенеза растений отличаются наибольшей уязвимостью со стороны внешних воздействий. Это обстоятельство послужи-

ло основанием для выделения общей возрастной элиминации как одной из основных форм элиминации [Шмальгаузен, 1969]. Если у животных чаще всего гибнут личинки и молодые особи, то аналогичное положение отмечается и у проростков и малолетних сеянцев древесных растений. Причина этого — их слабая морфологическая защищенность и ограниченные возможности повышения резистентности тканей. Так, например, нагревание почвенных частиц до 50° неизбежно приводит к отмиранию клеток корневой шейки всходов как хвойных, так и покрытосеменных деревьев. Массовое отмирание всходов различных видов наблюдается при непроложительном, но полном высыхании верхних слоев почвы, так как у них неглубокая корневая система и низкая водоудерживающая способность надземных органов. В эволюции древесных растений отмечаются тенденции усиления ряда адаптаций на начальных этапах онтогенеза, являющихся хорошо выраженным критическим периодом.

Так, в частности, засухоустойчивость всходов и малолетних сеянцев существенно повышается при интенсивном углублении главного корня. Этот адаптационный признак четко представлен у дуба летнего, а также хорошо прослеживается при сравнении более засухоустойчивой листенницы Сукачева с елью сибирской. Другим средством усиления засухоустойчивости сеянцев является понижение порога смертельного обезвоживания их листьев, показанное на примере ясеня зеленого [Цельникер, 1955]. Не только летняя, но и зимняя засуха, так же как и избыточное увлажнение, приводящее к вымоканию и выжиманию, обусловливает массовую смертность малолетних растений [Максимов, 1958; и др.]. Поэтому неизбежным становится использование тех оптимальных гидротермических условий, которые присущи внутриценозной среде (выровненность температурного режима, притенение, ослабленность иссушающих факторов). В этом случае основной предпосылкой использования упомянутых условий становится теневыносливость. Наблюдения убеждают в том, что чем сильнее выражена средообразующая (эдификаторная) функция вида, тем выше степень его теневыносливости. Весьма наглядно данная особенность проявляется при сопоставлении сосны обыкновенной и листенницы Сукачева как видов с низкой теневыносливостью с елью сибирской и пихтой сибирской как видов высокотеневыносливых. Аналогичная картина отмечается и при сравнении бересклета бородавчатого с такими теневыносливыми и в то же время сильными средообразователями, как липа сердцелистная, клен платановидный, ильм горный. Однако даже у сеянцев теневыносливых видов высокая степень теневыносливости удерживается лишь в первые годы жизни и с возрастом снижается. Так, например, в широколиственно-темнохвойных лесах Предуралья способность достаточно успешно расти при минимальной освещенности (5–10% от полного света) у ели и пихты сохраняется лишь первые 5 лет жизни, а у клена и ильма — 2–3 года. При сохранении в последующие годы столь же сильного затенения происходит угнетение роста и массовое отмирание; отмирание всех сеянцев заканчивается у ели и пихты к 50–60 годам, а у клена и ильма к 25–30 годам. Эти данные свидетельствуют об ограниченных возможностях отбора на теневыносливость и неизбежности общей элиминации сеянцев. В подобных условиях неизбежным становится отбор на

повышение плодовитости [Шмальгаузен, 1968]. У лесных деревьев увеличение семенной продуктивности достигается сложным комплексом средств, среди которых особо следует выделить долговечность надземных органов и корневых систем и, следовательно, длительность репродуктивного периода и большое число плодоношений и увеличение размера крон и, следовательно, числа цветков и семян. В то же время идет отбор и на усиление модификационной изменчивости, выражющейся в длительной депрессии роста и способности нормализовать его при последующем улучшении условий освещения.

С увеличением возраста дерева усиливаются его морфологические и физиологические адаптации и, следовательно, возрастает его независимость от колебаний внешних условий. Гомеостазис обеспечивается разветвленной корневой системой, влагаемым стволом, мощным развитием пробки на его поверхности, разнообразными клеточно-тканевыми гидростатирующими приспособлениями и дополняется обилием почек возобновления. Последнее означает создание "резерва жизни" и в то же время указывает на относительность и недостаточность вышеотмеченных приспособлений. Действительно, наблюдения убеждают в том, что и у взрослых деревьев в годичном цикле возникает ряд опасных и нередко губительных ситуаций в связи с существованием у них ряда критических периодов.

Один из таких периодов совмещается с фазой роста формирования побегов. Слабая морфологическая защищенность молодых побегов и генеративных органов и приуроченность этого периода к весеннему и раннелетнему времени делает реальной опасностью заморозки. Весьма низкая морозостойкость (минус 5–7°) молодых растущих органов не устраивается отбором, поскольку такие два свойства, как высокая морозустойчивость и интенсивный рост, не совместимы друг с другом [Туманов, 1960]. Действие отбора оказалось неизбежно направленным на укорочение этого критического периода путем повышения скорости формообразовательных процессов; последнее в ряде случаев сочетается с растягиванием феноспектра популяции в целом. На примере осины, дуба летнего и ели обыкновенной особенно четко наблюдается факт совместного произрастания рано- и позднораспускающихся феноформ [Гроздов, 1952]. Укорочение критического периода и его смещение в ходе вегетации существенно суживают рамки губительного действия заморозков для каждого отдельного растения. В итоге шансы выживания популяции в целом возрастают.

Наряду с природными неблагоприятными факторами резко отрицательное влияние в фазу роста и формирования побегов оказывает такой специфический антропогенный фактор, как промышленные токсичные выбросы в атмосферу. Как правило, летальный эффект достигается в результате сочетания ослабляющего действия токсиканта с последующим воздействием какого-либо неблагоприятного природного фактора. Рассмотрим три случая, в которых варьирует интервал времени между критическим периодом и сроком губительного воздействия природных факторов. Нами установлено, что сложная смесь газов, возникающих при глубоком крекинге нефти, нарушает процесс роста и формирования побегов

у вяза перистоветвистого, ясения зеленого, березы бородавчатой и пушистой [Кулагин, 1974а]. Происходит деформация и измельчение листьев, слабое развитие эпидермиса, значительное, в 1,5–3 раза, снижение их водоудерживающей способности, уменьшение размеров почек и диаметра стеблей побегов. Эти изменения сопровождаются столь значительным снижением засухоустойчивости у недостаточно укоренившихся саженцев, что летние атмосферные засухи, обусловливая отмирание ослабленных газами листьев, приводят к высыханию безлистных ветвей и полному отмиранию саженцев упомянутых видов. У клена ясенелистного под влиянием этих же газов побеги приобретают затяжной, вплоть до конца вегетации, рост в длину. Их гибель обусловливается зимними морозами.

И наконец, наибольшее отодвигание во времени летального феномена от критического периода зафиксировано нами у сосны обыкновенной и ели сибирской [Кулагин, 1974а]. Пылевидная окись магния угнетающе действует только на молодые растущие хвоинки. Но их отмирание наступает не зимой, а весной. Ослабленные магниевой щелочью и зимними условиями хвоинки погибают в начале второго года их жизни, вероятно, в связи с повреждением пластид и нарушением систем, ответственных за синтез хлорофилла.

Другой критический период, возникающий в середине вегетации после завершения роста побегов в длину, оказывается связанным с потерей способности к повторному облиствению. При воздействии дефолиирующих факторов (высококонцентрированные "сжигающие" потоки двуокиси серы, аммиака, энтомовредители) в сочетании с одновременно действующими иссушающими факторами атмосферного воздуха безлистные ветви погибают. Длительность этого среднелетнего критического периода варьирует от 10 (лиственница Сукачева) до 30 и более дней (береза бородавчатая, липа сердцелистная).

Следующий критический период, приурочен к концу вегетации, осеннему листопаду и началу зимы. Теплая влажная погода может вызвать совершенно не своевременное распускание почек, цветение, рост побегов и тем самым поставить растения под губительный удар зимних морозов. В качестве приспособления у растений возникла своеобразная физиологическая система защиты, известная как состояние глубокого, или органического, покоя. Этот покой наиболее глубок и длителен там, где при переходе к зимовке колебания температур значительны и, следовательно, потребность в защите от осенних "тепловых провокаций" особенно велика. Естественный отбор существенно ослабил данный критический период как продолжительностью, так и особенно глубиной органического или глубокого покоя [Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961; Генкель, Окнина, 1964; и др.]. Однако у ряда видов, особенно у плодовых из семейства розоцветных, все же отмечается крайне опасное для их зимостойкости вторичное цветение и возобновление роста осенью.

И наконец, еще один достаточно четко выраженный критический период можно выделить у древесных растений в конце зимы — начале весны. В это время деревья и кустарники тайги и лесостепи находятся

в состоянии вынужденного покоя, поскольку в их тканях созданы необходимые физиолого-биохимические предпосылки к быстрому возобновлению роста весной, но еще нет теплой погоды. Это — ценная в адаптационном отношении способность, так как позволяет полнее использовать для вегетации теплое время года; она диагностируется быстрыми темпами распускания почек. Однако состояние вынужденного покоя характеризуется недостаточной зимостойкостью именно в связи с выше-отмеченной высокой готовностью к возобновлению вегетации. Поэтому возникает ранневесенний критический период, реализуемый при следующих обстоятельствах. Полуденные солнечные оттепели, приводя к прогреванию тканей надземных, не защищенных снегом органов и к активизации их жизнедеятельности, резко снижают морозостойкость. Ночные похолодания до минус 15–20° обусловливают вымерзание тканей и органов. Подобные явления хорошо известны как "солнечные ожоги". Поскольку естественный отбор не смог устранить из онтогенеза вынужденный покой и продлить состояние глубокого покоя вплоть до начала вегетации, то вектор его действия оказался направленным на усиление морфологической защиты. Наблюдения убеждают, что наибольшее значение в защите надземных органов древесных растений от "солнечных ожогов" имеет утолщение пробки, увеличение отражательной способности поверхности ствола и ветвей, кутинизация эпидермиса хвои [Васильев, 1953].

Возникает задача определения наиболее плодотворного для прогнозирования пути изучения кризисных ситуаций. Можно утверждать, что сугубо аналитический подход, базирующийся на последовательном установлении степени причастности к кризисной лесоразрушительной ситуации всех возможных факторов, беспersпективен. Это связано с тем, что, во-первых, остается технически нерешенной непрерывная регистрация процесса сочетания различных по происхождению внешних факторов в губительный комплекс, во-вторых, не все факторы оставляют в окружающей среде или на тканях и органах растений настолько четкие последствия, по которым они могут быть опознаны и количественно оценены, в-третьих, в связи с существованием экологической эквивалентности сходные или равновеликие повреждения могут возникать от разных факторов, в-четвертых, степень влияния одного и того же фактора заметно варьирует в зависимости от его вхождения в разные комплексы внешних условий. Последнее обстоятельство имеет непосредственное отношение к кризисным ситуациям.

Сложность экологических явлений требует принятия метода построения схематичных моделей, обязательной чертой которых является упрощение реальности, отсечение многих второстепенных связей и взаимодействий. Мы должны признать, что исследователь обречен на постоянное движение к истине, непрерывную смену одних теорий другими, более совершенными. В этой связи уместно привести слова В. Паули [1975] о том, что теории возникают путем инспирированного фактическим материалом понимания, которое лучше всего объяснить как переход к совпадению внутренних образов с внешними объектами и их свойствами. Но техническая неосуществимость в настоящем и ближайшее время пря-

мого просчета точных моделей динамичных и громоздких многокомпонентных экологических явлений в лесных ценозах указывает, согласно А.М. Молчанову [1975], на целесообразность построения приближенных моделей. При этом рекомендуется использовать идею "малого параметра" или "наиболее обнаженной" и "самой уязвимой стадии". Эта терминология сводима к понятию "критический период", который в возникновении кризисных лесоразрушительных ситуаций выполняет роль важнейшего условия.

В качестве основных понятий, необходимых при анализе кризисных ситуаций, следует использовать понятия об экстремальном (ЭФ), пессимальных (ПФ), оптимальных (ОФ) факторах, факторах-антагонистах (АФ) и факторах-сингергистах (СФ). Экстремальным может быть любой фактор среды, непосредственно воздействующий на растение, интенсивность которого настолько высока, что вызывает повреждение его тканей и органов. В качестве примера можно назвать промышленные токсиканты, энтомовредители, крайние значения колебаний гидротермического режима атмосферного воздуха и почв. Как интенсивность экстремально-го фактора, так и резистентность тканей и устойчивость растений в целом могут значительно варьировать в зависимости от сопутствующих условий среды. Этому обстоятельству следует придать должное значение. По отношению к ЭФ можно выделить две группы факторов, одни из которых усиливают (СФ), а другие ослабляют (АФ) его действие. В этом плане следует рассматривать, например, усиление иссушающего действия сухой атмосферы повышенной температурой и ветром, а также сильное варьирование фитотоксичности двуокиси серы при изменении гидротермического режима воздуха [Кулагин, 1974а]. Если оптимизация жизненно необходимых условий может существенно повышать устойчивость растений к неблагоприятным как природным, так и техногенным факторам, то их ухудшение — пессимизация вследствие недоразвития защитных структур и подавления таких важнейших функций, как фотосинтез, водообмен, минеральное питание и в конечном счете рост нередко становится причиной значительного снижения устойчивости растений.

В наиболее четкой форме вопрос о взаимоотношениях факторов среды в их влиянии на растение освещен Д.А. Сабининым [1955] на примере минерального питания. Им предложено различать, во-первых, аддитивность, когда действие смеси солей равно сумме действия ее отдельных компонентов, во-вторых, антагонизм, когда эффект воздействия на растение смеси солей оказывается меньшим, чем действие каждой из солей в отдельности и чем сумма их действия, в-третьих, сингергизм, который "состоит в том, что одна из солей усиливает действие другой", и поэтому "эффект солевой смеси превышает сумму эффектов компонентов смеси". Антагонизм ионов различных солей в условиях пустыни по отношению к древесным растениям получил определенную характеристику в исследованиях А.А. Шахова [1956]. Механизм взаимодействия факторов может носить характер химической реакции или физического преобразования параметров друг у друга вне организма или он проходит по типу "уравновешенного раствора" [Сабинин, 1955; Шахов, 1956].

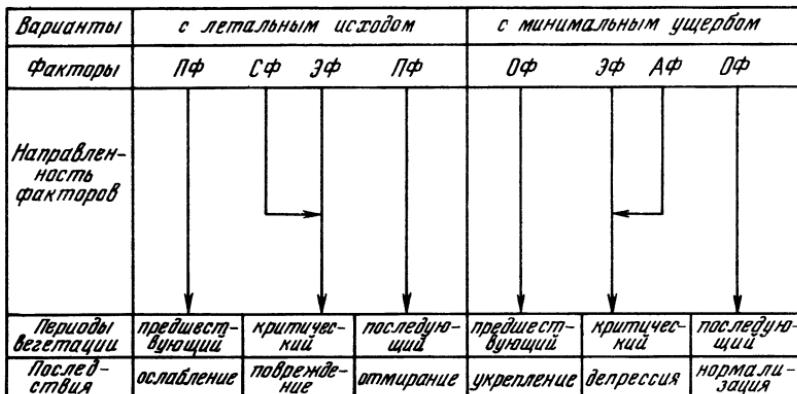


Рис. 4. Схема условий возникновения кризисных ситуаций и методов их ликвидации.

Сокращения: эф – экстремальный фактор; сф – фактор-синергист; аф – фактор-антагонист; пф – пессимальный фактор; оф – оптимальный фактор

Если воздействие экстремального фактора на растение неотвратимо, то имеется ряд возможностей снизить конечный разрушительный эффект. На рис. 4 показаны две ситуации, в одной из которых усиление экстремального фактора с помощью фактора-синергиста сочетается с ослаблением растения пессимальными факторами как в предшествующий критическому, так и в последующий период; в другой – ослабление экстремального фактора фактором-антагонистом и замена пессимальных факторов оптимальными, способствующими повышению резистентности тканей в критический период и нормализации жизнедеятельности растения в последующей вегетации, сводят повреждения к минимуму. Очевидно, что антропогенность СФ, АФ и ОФ позволяет воздействовать на процесс формирования кризисной ситуации, отвратить летальный исход, выйти из нее с минимальным ущербом. Несомненно, что своевременность целенаправленных мелиоративных мер следует стремиться сочетать с десинхронизацией ЭФ с критическим периодом. Так, по нашим наблюдениям на нефтеперерабатывающих заводах Предуралья вполне достаточно не подвергать действию смеси предельных и непредельных газообразных углеводородов растущие побеги ясеня зеленого, вяза перистоветвистого, березы пушистой, липы сердцелистной, дать сформироваться их листьям (примерно три недели), чтобы предотвратить губительное воздействие летних засух. Сходные меры защиты эффективны и для клена ясенелистного, некроз побегов которого происходит от зимних морозов. В.П. Тарабрин [1974] подчеркивает, что действие таких неблагоприятных факторов, как атмосферная и почвенная засуха, высокие температуры, усиливает угнетающее влияние промышленных загрязнителей, равно как и действие последних способствует большей повреждаемости растений во время засух. Синергизм выявлен и среди промышленных токсикантов. Г.М. Илькун [1978] отмечает, что раздельная газация двуокисью серы и окислами азота при концентрации 0,9 мг/м³ при ежедневном 8,5-часо-

вом воздействии в течение 5 дней не вызывает газовых ожогов листьев, тогда как их совместное действие всего лишь спустя 1–2 дня приводит к поражению листьев. Хорсман и Вельбурн [Horsman, Wellburn, 1975] показали синергизм действия двуокиси серы и двуокиси азота, ориентируясь на изменение активности ферментов; так, в частности, пероксида-за (в экстракте из девяти дневных проростков гороха) свидетельствует о синергизме 0,6 мг/м³ двуокиси серы и 2 мг/м³ двуокиси азота. В качестве синергиста к сернистым соединениям может выступать озон.

Отрицательное влияние сильных морозов 1939–1940 и 1940–1941 гг. на дуб летний в Башкирском Предуралье [Ткаченко, 1940] и дуб летний, клен платановидный, ильм горный в северной лесостепи и подзоне смешанных лесов в европейской части СССР [Лосицкий, 1949] можно было бы сократить не допущением бессистемных рубок; ослабленность редкостойных древостоев стала существенной предпосылкой губительного действия морозов в сочетании с сильными ветрами.

Наши исследования в 1972–1973 гг. причин сильных повреждений и отмирания культур сосны обыкновенной в возрасте от 3 до 25–30 лет на сыртах Зилаирского плато (Южный Урал) также убеждают в многофакторной структуре кризисной ситуации [Дмитриев, Кулагин и др., 1975]. Критическим периодом стало ранневесенне (конец марта) время с высокой готовностью тканей коры, почек и хвои к началу вегетации; в качестве экстремального фактора – ночные морозы до 15–20°, губительности которых существенно содействовали полуденные солнечные оттепели (10–15°), активизирующие жизнедеятельность и тем самым резко снижающие морозоустойчивость инсолируемых охвоенных крон сосны. Существенным пессимальным фактором стала летне-осенняя почвейная засуха предшествующей вегетации, чьему способствовала маломощность почв на сыртах, т.е. повышенных водораздельных плато, их сильное задернение вейником, посадка саженцев в дно плужных борозд, в еще большей мере ограничившей мощность ризосферы. Повреждение хвои сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской на опушках и в рединах южных склонов Уфимского плато под влиянием суточного перепада температур (полуденные солнечные оттепели в сочетании с ночных морозами) нами отмечено и при отсутствии ослабляющей почвенной засухи предшествующей вегетации. Важнейшим условием в данном случае стала значительная степень прогревания тканей хвои солнечными лучами в связи с отсутствием охлаждающих ветров; последнее обусловлено штилевой обстановкой в узких глубоких долинах эрозионно-карстового происхождения. Необходимо подчеркнуть, что "солнечным ожогам" подвергалась лишь хвоя. На сыртах Зилаирского плато некрозом оказались охваченными кора ветвей и почки, что и привело к усыханию посадок сосны. Несомненно, что ослабление деревьев сосны летне-осенней засухой имело при этом решающее значение.

Зимнее солнечные ожоги широко известны в садоводстве и лесном хозяйстве. Массовые повреждения культур сосны в результате сочетания угнетающей летне-осенней засухи и ранневесенних суточных перепадов температур отмечены для Северного Казахстана З.П. Бирюковой и В.Н. Бирюковым [1970]. Анализ описанных лесных трагедий с исполь-

зованием схемы условий возникновения кризисной ситуации позволяет, во-первых, уточнить прогнозирование места и времени повреждений крон сосны и, во-вторых, рекомендовать ряд практических мер по защите сосновых культур; отказ от посадки в плужные борозды, устранение задернения почвы, создание плотных биогрупп с взаимозаменением, искусственное притенение и влагозарядка почв, снегонакопление.

Исходя из существования эквивалентных отношений между различными дефолиирующими факторами, целесообразно проанализировать данные по листогрызущим насекомым для уточнения феноритмической устойчивости древесных растений. На примере ранней и поздней форм дуба летнего показано, что соотношение фенологии энтомовредителя и фенологии питающего его растений лежит в основе варьирования степени повреждения облиственных крон [Показий, 1972]. Оказалось, что сдвигом сроков облистения на 3–5 недель поздняя форма дуба успешно "уходит" от повреждений зеленою дубовой листоверткой, если даже растет в окружении деревьев ранней формы дуба. В отдельные годы гусеницы этого вида листовертки вылупляются позднее, вследствие чего повреждаются кроны деревьев не ранней, а поздней формы дуба. Следовательно, десинхронизация фазы молодых растущих листьев (критический период) и фазы появления гусениц листовертки (экстремальный фактор) на основе экологических аналогий может быть расценена в более широком плане как экологическая закономерность.

ВЫВОДЫ

1. На современном этапе формирования индустриальной дендроэкологии ведущее значение приобретают те идеи, принципы и методы, которые обеспечивают прогностическую оценку структурно-функциональных особенностей, лежащих в основе "первого шага" древесных растений в неоэкотопы. Выживание и расселение лесообразующих видов при воздействии неблагоприятных техногенных факторов происходит, как правило, под защитой преадаптаций с использованием благоприятных возможностей в сфере экологически-эквивалентных отношений между природными и техногенными факторами.

2. Равенство между различными факторами и их комплексами в продукционировании определенного растительного эффекта, их частичная или полная взаимозаменяемость есть основное содержание понятия об экологической эквивалентности. Заменяемость возможна не только среди энтомических, но и экстремальных, а также жизненно необходимых энергоносных и пищевых факторов; в последнем случае обязательно их пребывание на уровне гипо- или гиперпессимальных значений. Эквивалентный характер отношений между различными факторами среды позволяет придать антропогенным мелиорирующим воздействиям более целенаправленный и эффективный характер. Систематизация и изучение феноменов экологической эквивалентности способствуют уточнению оптимальной стратегии и методов оздоровления окружающей среды и поддержанию газового, солевого и других режимов биосферы в пределах нормы.

3. Техногенные факторы ставят лесные деревья и кустарники с неизбежностью (альтернатива – вымирание) на преадаптивный путь. Последнее означает случайное использование существующих у растений структур и функций в качестве неспециализированных предпосылок при входжении в новую среду. В роли преадаптаций могут быть как разнообразные приспособления, сформировавшиеся в прежней среде, так и еще не подвергнувшиеся действию отбора признаки; чем они многообразнее, тем выше адаптивный потенциал вида, реализация которого видна и на примере "первого шага" и на последующих этапах "закрепления" популяции в новой среде. Масштаб признаков, используемых в качестве преадаптаций, может варьировать значительно: от показателей внутрипопуляционной изменчивости до уровней, присущих крупным таксонам. Особенно значимы структуры мультифункционального характера.

4. Закономерности в годичных циклах и онтогенезе настоятельно требуют учета критических периодов, вероятности их синхронизации с экстремальными факторами и возникновения лесоразрушительных кризисных ситуаций. В прогнозировании последних важное значение приобретают те обобщения, которые ориентируют на определение условий появления пессимальных факторов и факторов-сингергистов в комплексе с экстремальными факторами среды.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АРЕАЛЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЛЕСНЫХ СУКЦЕССИЙ

О ПОНЯТИИ "ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АРЕАЛ ВИДА"

В предвидении судьбы вида, его выживания и расселения в изменившихся условиях среды необходимо базироваться на знании его адаптивных возможностей. Их реализация находит отражение в размере и конфигурации экологического ареала (экоареала) в том или ином регионе или всей области распространения вида. В современных определениях понятия о виде подчеркиваются в качестве обязательного атрибута такие признаки, как географический ареал и экологическая ниша [Завадский, 1968; Майр, 1968; Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблков, 1977]. Поскольку вид представлен системой географически или экологически викарирующих популяций, то в познании последних может быть полезна систематизация местообитаний. Перечень типов местообитаний имеет в ряде случаев весьма существенное значение при определении видовой принадлежности растений, выступая в качестве обязательного дополнения к морфологической характеристике. К сожалению, до сих пор методика установления экотопической локализации растительных видов не получила должного развития. Заметим также, что если в зоологических работах эколого-этологические показатели признаны высококонформативными, то в фитоэкологических исследованиях с ограниченной информативностью таксисов и настий необходимо более энергично использовать биохорологические данные [Гиляров, 1974].

Под экоареалом целесообразно понимать совокупность типов местообитаний, занятых популяциями определенного вида. В отличие от географического ареала экоареал есть не результат регистрации местонахождений особей или популяций вида, а итог типизации его местообитаний. Такое понимание экоареала получило признание в лесоведении, где лесотипологические схемы стали эффективным методом анализа пространственной неоднородности лесов и экологии лесообразующих видов [Сукачев, 1938; Воробьев, 1953; Крылов, 1961; и др.].

Наряду с термином "экологический ареал" получил широкое распространение термин "эдафо-фитоценотический ареал", предложенный В.Н. Сукачевым [1938]. Д.В. Воробьев [1953] термин "экологический ареал" применяет лишь в тех случаях, когда используются ординаты по трофности и влажности почв; при ординатах, выделенных по метеорологическим показателям в рамках всего географического ареала вида, он предлагает термин "климатический ареал". П.С. Погребняк [1955], обсуждая осо-

бенности распределения древостоев разных видов на эдафической сетке типов лесорастительных условий, пользуется термином "экологические фигуры". Очевидно, что данное терминологическое разнообразие следует заменить одним, более емким и определенным термином — экоареал, а дифференцированный подход к экоареалам целесообразно базировать на конкретном учете характера исследуемых факторов среды.

Основой построения экоареалов в лесоведении справедливо признана обобщенная схема типов лесорастительных условий (ЛРУ). Типы ЛРУ, объединенные в частные экологические ряды, обеспечивают объективную градировку ведущих факторов среды, являясь узловыми точками, по которым устанавливаются границы ценопопуляций [Сукачев, 1938]. Этот методический прием признан весьма удачным. Одновременно типы ЛРУ служат средством объединения разнообразных экологических рядов в единую схему, причем в качестве центрального связующего звена следует брать тот тип ЛРУ, который благоприятствует произрастанию наибольшего числа видов, т.е. со средними значениями гидротермического и трофического режимов.

Я.Я. Васильев [1935] сделал попытку представить на схеме обобщенных экологических рядов все многообразие коренных и производственных типов леса с показом видового состава древостоя и сукцессионных сдвигов. Основой классификационной схемы со столь насыщенным содержанием стала двухмерная система ординат, где трофности и гидротермическому режиму почв суходолов и лесных болот придано решающее значение. Градации богатства почвы питательными веществами, уровни увлажненности, степени застойности и проточности почвенно-грунтовых вод обеспечили Я.Я. Васильеву экологически непротиворечивое, но графически трудно обозримое объединение многих лесообразователей и типов леса.

Эдафическая сетка П.С. Погребняка [1955], где достигнуто упорядоченное по градиенту почвенного увлажнения и химического плодородия размещение типов лесорастительных условий, устранила вышеотмеченные недостатки схемы Я.Я. Васильева.

Созданная для речных пойм М.В. Марковым и М.И. Фирсовской [1955] схема типов местообитаний с учетом длительности затопления, аллювиальности и механического состава почв принципиально близка к эдафической сетке.

Заслуживает внимания схема координат с градациями влажности и активного богатства почв, предложенная Л.Г. Раменским [1938]. Выделяемые на ней изоплеты обилия видов соответствуют их экоареалам. Д.В. Воробьев [1953] предложил систему ординат, выделенных по сумме положительных месячных температур и по амплитуде средних месячных температур июня и февраля, которая позволила построить так называемые климатические ареалы ряда лесных деревьев европейской части СССР. Г.В. Крылов [1956] объединил в единой координационной сетке климатопы и эдафотопы Западной Сибири, а В.А. Поварницыну [1956] удалось создать общую схему типов пихтовых лесов СССР путем ввода в крестообразную схему В.Н. Сукачева высотно-климатических рядов типов ЛРУ и соответствующих им рядов типов леса.

Выделение частных экологических рядов, например, по степени иссушения почв или увлажнения, проточности почвенно-грунтовых вод или заболачивания, обеднения или обогащения питательными солями, глубины и длительности затопления, засоления, охлаждения или нагревания почв стало обязательным правилом в дендроэкологических работах. В горных условиях типизация местообитаний успешно осуществляется с помощью геоморфологического критерия [Колесников, 1958; Колесников, Зубарев, Смолоногов, 1973].

Обширность географических ареалов большинства лесообразующих видов и неизбежная в связи с этим их дифференциация на климаэкотипы заставляет анализировать экологические ареалы в пределах определенного лесорастительного района. В прогнозах сукцессий многовидовых лесов и планировании лесовосстановительных работ в горных районах с большим спектром лесорастительных условий необходима сравнительная характеристика экологических ареалов. Несомненно, что наиболее перспективен дифференцированный подход к лесам с обязательным выделением типов лесорастительных условий и типов леса. Уточнению пределов приспособляемости видов способствует построение экоареалов с учетом доли участия вида в древостое и долговечности подроста.

ОБОБЩЕННАЯ СХЕМА ТИПОВ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ КАК ОСНОВА ПОСТРОЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АРЕАЛОВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ

Динамика лесной растительности относится к числу сложных природных явлений, интенсивно исследуемых различными методами. В их числе должен занять место и метод анализа размера и конфигурации экологических ареалов лесообразующих видов, позволяющий повысить эффективность дендроэкологического прогнозирования по отношению к лесовосстановительным сменам. В горных условиях в сфере промышленных заготовок древесины испытание данного метода целесообразно.

В качестве экологического полигона нами взят Приуфимский низкогорный лесорастительный район Уфимского плато, поскольку именно здесь отмечен максимум лесотипологического разнообразия Предуралья.

Это обстоятельство обусловлено, во-первых, "флористическим влиянием" подзоны смешанных широколиственно-хвойных лесов, где сосредоточено преобладающее большинство лесообразующих видов тайги и лесостепи Заволжья, Предуралья и Урала, во-вторых, горным характером рельефа, интенсивными эрозионно-карстовыми процессами, сильным варьированием гидротермического режима с феноменом многолетней почвенной мерзлоты, в-третьих, возникновением обширного спектра коренных и производственных типов леса в связи с интенсивными промышленными рубками прошлых лет с механизированной заготовкой и вывозкой древесины. Создание Павловского водохранилища на р. Уфе подчеркнуло еще раз важное значение лесов Уфимского плато как

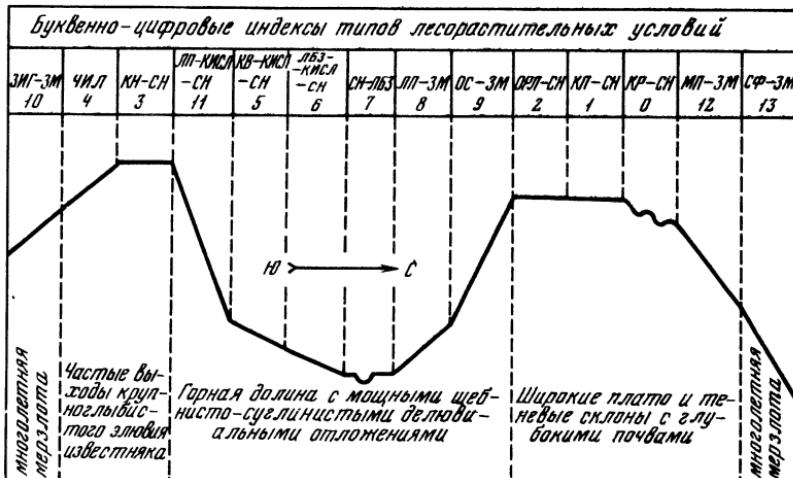


Рис. 5. Схема распределения типов лесорастительных условий по формам рельефа в долине р. Уфы (расшифровка буквенно-цифровых индексов дана в тексте)

источника и регулятора чистых пресных вод для мощно развитой нефтехимии Башкирского Предуралья.

Уфимское плато представляет собой обширный (входит в пределы Башкирской АССР, Свердловской и Пермской областей) меридионально вытянутый карбонатный эрозионно-карстовый массив с доминированием липово-пихтово-еловых лесов. По лесорастительным условиям и растительному покрову плато тяготеет к северной части западных предгорий Южного Урала, что связано с широким распространением в обоих регионах осадочных известковых пород и одинаковой их позицией по отношению к атлантическим влажным ветрам и горным хребтам Урала. Поэтому, несмотря на иное, по сравнению с Уралом, геологическое происхождение, Уфимское плато входит в контур Уральской горной страны, в лесохозяйственную зону горного лесоводства.

На основе детальных маршрутных и полустационных исследований было установлено, что водоохранно-защитные леса Павловского водохранилища целесообразно выделить в качестве самостоятельного лесорастительного низкогорного Приуфимского района, территориально совмещающегося с Приуфимским районом пихтово-еловых лесов ботанико-географического районирования И.М. Крашенинникова и С.Е. Кучеровской-Рожанец [1941] и физико-географического районирования И.П. Кадильникова и др. [1964]. Основанием для этого является неоднородность Уфимского плато, отмеченная в упомянутых двух публикациях. Наши исследования в междуречье Уфы, Юрзани и Ая подтверждают целесообразность более дифференцированного подхода к орогенным и почвенно-грунтовым условиям и лесам Уфимского плато. Так, в частности, по сравнению с более сглаженным и слабее расчлененным карстовой эрозией рельефом центральной зоны Уфимского плато его приречная (вдоль

Таблица 2

Краткая характеристика типов ЛРУ Уфимского плато

Фитоиндикация типов ЛРУ и их буквенно-цифровые индексы	Рельеф	Подстилающие горные породы	Почва
Крапивно-снытевый (о-кр-сн)	Верховья логов и перегибы плато и теневые склоны	Глинистый щебнисто-глыбистый делювио-элювий известняка	Серая горно-лесная периодически влажная
Крупнопапоротниковово-снытевый (1-кп-сн)	Широкие плато	Плитняковый элювий известняка	Серая горно-лесная свежая
Орляково-снытевый (2-орл-сн)	Широкое плато	Плотные красноцветные глины	Серая горно-лесная периодически сухая
Коротконожково-снытевый (3-кн-сн)	Узкие, не более 100 м, плато и перегибы плато в инослируемых склонах	Плитняковый элювий известняка	Серая маломощная горно-лесная периодически сухая
Чилиговый (4-чил)	Инсолируемые крутые склоны	Крупноглыбистый элювий известняка	Дерново-карбонатная горно-лесная периодически сухая
Хвощово-кислично-снытевый (5-хв-кисл-сн)	Подошвы склонов	Глинистый делювий	Светло-серая оподзоленная горно-лесная свежая
Лабазниково-кислично-снытевый (6-лбз-кисл-сн)	Днища логов	Щебнисто-глинистый делювий известняка	Дерново-глеевая периодически сырья
Снытево-лабазниковый (7-сн-лбз)	Поймы речек	Щебнисто-глинистый аллювио-делювий известняка	Аллювиальная бурая сырья
Липняково-зелено-мощный (8-лп-эм)	Восточные и западные крутые и средней крутизны склоны	Щебнисто-суглинистый элювио-делювий известняка	Дерново-карбонатная горно-лесная свежая
Осочково-зелено-мощный (9-ос-эм)	Инсолируемые крутые и средней крутизны склоны	Щебнисто-суглинистый делювий известняка	Дерново-карбонатная горно-лесная свежая
Зигаденусово-зелено-мощный (10-зиг-эм)	Инсолируемые мерзлотные крутые склоны	Мерзлотный щебнисто-крупноглыбистый элювий известняка	Торфянисто-перегнойная карбонатная горно-лесная периодически влажная

Таблица 2 (окончание)

Фитоиндикация типов ЛРУ и их буквенно-цифровые индексы	Рельеф	Подстилающие горные породы	Почва
Липняково-кислично-снытевой (11-лп-кисл-сн)	Теневые пологие и средней крутизны склоны	Щебнисто-суглинистый делювий известняка	Серая горно-лесная свежая
Мелкопапоротниково-зеленощетливый (12-мп-зм)	Теневые крутые склоны	Глинистый щебнисто-крупноглыбистый элювио-делювий известняка	Дерново-карбонатная горно-лесная свежая
Сфагново-зеленощетливый (13-сф-зм)	Теневые мерзлотные крутые склоны	Мерзлотный щебнисто-глинистый элювио-делювий известняка	Торфянисто-перегнойная карбонатная горно-лесная влажная

р. Уфы) полоса характеризуется более глубокими долинами (логами), широким распространением крутых склонов, исчезновением заболоченности на водораздельных плато, более сильной общей дренированностью, частыми проявлениями многолетней почвенной мерзлоты и, следовательно, более разнообразными микроклиматическими условиями. Предпосылкой этих особенностей следует полагать значительную тектоническую трещиноватость карбонатных толщ по речным долинам и крупным логам. Именно эта трещиноватость и стала первопричиной формирования водопотоков, которые положили начало современной гидрографической сети [Кадильников и др., 1964]. Тектоническая трещиноватость в сочетании с карстовыми полостями стала и причиной скопления многолетнего льда, который, в свою очередь, обусловил формирование мерзлотных почв и типичных таежных сообществ [Лакошин, 1952; Кулагин, 1976].

Обратимся теперь к вопросу создания обобщенной схемы типов лесорастительных условий, так как только на ее основе возможно дать сравнительно-экологическую оценку всех без исключения лесообразующих видов данного лесорастительного района. Выделение типов лесорастительных условий (ЛРУ) в связи с горным характером рельефа нами осуществлено с помощью геоморфологического критерия. Будучи поверхностью раздела земной коры с атмосферой, различные формы горного рельефа, отражая на себе влияние подстилающих почвообразующих пород и процессов денудации, настолько сильно перераспределяют лучистую энергию, тепло, осадки, питательные минеральные соли, что неизбежно становятся четко выраженным экотопами. Выделяя на их основе типы ЛРУ и объединяя последние в частные экологические ряды по различным ведущим факторам среды, мы тем самым получаем необходимый материал для обобщенной схемы. Ее создание также целесообразно подчинить

геоморфологическому принципу, используя длястыковки разнородных экологических рядов идею о центральном положении и связующей роли того типа ЛРУ, где имеется оптимум для мезофитов.

Все типы ЛРУ, в краткой характеристике которых учтены результаты А.В. Письмерова [1964], Р.С. Зубаревой [1973], Б.П. Колесникова, Р.С. Зубаревой, Е.П. Смоловогова [1973], распределены в четыре экологических ряда, состыкованные с помощью крапивно-снытевого (0) типа ЛРУ (табл. 2, рис. 5). Положение этого типа ЛРУ на перегибах плато в теневые склоны и по верховьям логов позволило — в геоморфологическом плане — вывести из него, как из центрального звена с устойчиво увлажненным плодородными серыми лесными суглинками, и ряд ксеротрофитизации (1—4—Кс) и ряд гидротрофитизации (5—7—Гд) и, что весьма существенно, два других экологических ряда, представляющих собой в известном смысле уникальное для Предуралья явление. Один из них (8—10) через склоновые, восточной и западной экспозиций, местоположения ведет к южным мерзлотным склонам, т.е. иллюстрирует гелиопсихротрофитизацию (ГП). Другой ряд (11—13) через теневые пологие и средней крутизны склоны ведет к северным мерзлотным крутым склонам, т.е. свидетельствует о сциопсихротрофитизации (СП).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АРЕАЛЫ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ ДИНАМИКИ

На Уфимском плато хвойные лесообразователи доминируют во всех внепойменных коренных типах ЛРУ; широколистственные деревья при этом могут содоминировать, быть представленными единично или отсутствовать. Сопоставление экологических ареалов всех основных лесообразователей позволяет сформулировать ряд закономерностей, обеспечивающих прогнозирование флористического содержания и темпов лесовосстановительных смен. На вырубках хвойных или широколистенно-хвойных лесов вторичные древостоя формируются за счет: а) широколистенных пород, слагающих, как правило, основу второго яруса; б) березы бородавчатой, березы пушистой, осины, если отсутствуют в подросте или древостое широколистственные виды или осуществляется сплошная вырубка всего древостоя с разрушением травяного покрова, лесной подстилки и минерализацией почвы.

Сравнение размера и конфигурации экоареалов главных лесообразователей позволяет установить наиболее четко различия в засухоустойчивости и холдоустойчивости и тем самым определить видовой состав лесообразователей, участвующих в послерубочных сменах по типам ЛРУ (рис. 6—8).

В чилиговом, коротконожково-снытевом и орляково-снытевом типах ЛРУ с их периодически сильно иссушаемыми почвами ель и пихта в связи с ограниченной засухоустойчивостью в качестве главных лесообразователей не участвуют. Их отсутствие позволяет сосне доминировать в древостое, ассоциируясь с дубом летним. На лесосеках наиболее сухого-чилигового типа ЛРУ осуществляются смены в зависимости от интенсивности

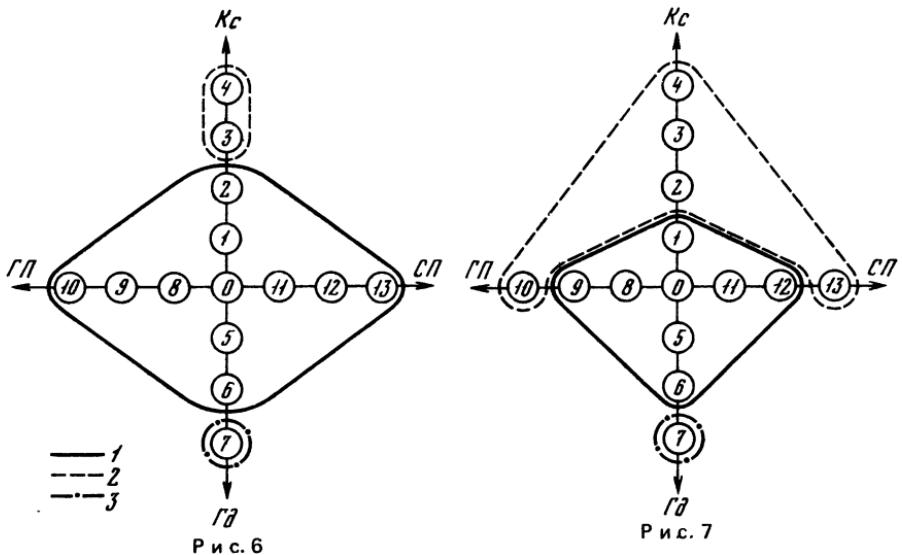


Рис. 6. Экоареал ели сибирской
1 — доминирует или содоминирует
в древостое; 2 — единичные деревья;
3 — недолговечный подрост;

Kc — ксеротрофизация; *ГП* —
гелиопсихротрофизация; *СП* — сциоп-
сихротрофизация; *Гд* — гидротрофи-
зация — эти обозначения применены
на рис. 7, 8, 13—23

Рис. 7. Экоареал пихты сибирской

Рис. 8. Экоареал сосны обыкновенной

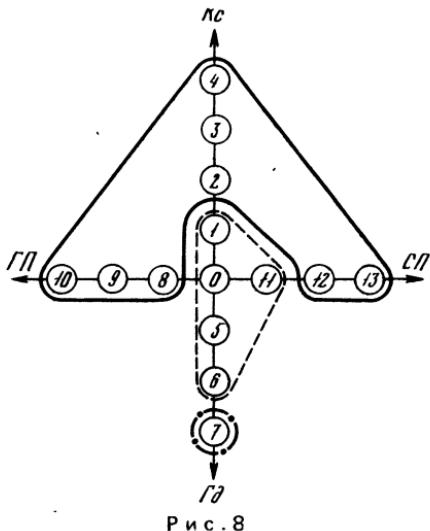
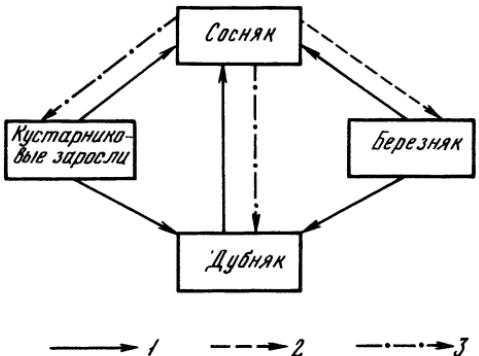


Рис. 8

вырубки древостоя. Сплошная вырубка заселяется бересковой, бородавчатой, а частичная ведет к дубняку или зарослям из чилиги, бересклета, лещины (рис. 9). Восстановление сосны растягивается на 2–3 поколения в связи с ее ограниченной теневыносливостью и угнетением ее подроста кустарниками, дубом или бересковой даже на интенсивно инсолируемых — южных крутых склонах.

На склонах с многолетней мерзлотой в качестве лесообразователей участвует также ограниченное число видов — ель сибирская,



Р и с. 9. Динамика типов леса на инсолируемых крутых склонах (чили-гаровый тип ПРУ)

1 — смены за счет самосева под пологом леса; 2 — смены в результате заселения лесосек; 3 — смены за счет сохранившегося после рубки древостоя второго яруса или подлеска

сосна обыкновенная, лиственница Сукачева и береза пушистая. Пихта, все широколиственные породы, береза бородавчатая и осина в связи с их ограниченной холдоустойчивостью способны быть лишь в качестве малочисленного недолговечного подроста или единичных угнетенного роста деревьев. Ель как теневыносливый и успешно размножающийся семенами вид интенсивно вытесняет сосну, лиственницу и березу пушистую, поселяясь под пологом леса (рис. 10). Именно поэтому березняки, возникающие на лесосеках, имеют ярко выраженный коротко-производственный характер и существуют лишь одно поколение. Сосна ведет себя в целом сходно с березой, но в связи с большей (в 2,5–3 раза) долговечностью создает, ассоциируясь с елью, смешанные древостоя. Вопрос о лиственнице будет проанализирован ниже с привлечением материалов по восточным предгорьям Южного Урала, являющимся по отношению к Уфимскому плато в определенной мере экологического антиподом.

В мезофитных условиях с плодородными почвами число лесообразователей резко возрастает и в лесовосстановительной динамике решающее значение приобретает сравнительная теневыносливость. Установлено, что пихта более теневынослива, чем ель, в такой степени, что смена производных лиственных древостояов осуществляется преимущественно за счет более интенсивного поселения пихты под пологом леса (рис. 11). Это хорошо видно в большей (в 5–6 раз) численности самосева пихты в наиболее затененных синузиях и более энергичном росте в высоту в первые 30 лет жизни под сомкнутым пологом, в сдвигнутости максимума гибели сильно угнетенной затенением пихты на 35–45 лет (по сравнению с 25–30 годами у ели). Повышенной теневыносливости пихты благоприятствует ее более плоская и длинная хвоя, более (на 30%) густое охвоение побегов и более продолжительная (на 3–4 года) жизнь хвои при остром дефиците света.

Из сопоставления экоареалов следует вывод о большей засухоустойчивости ели в сравнении с пихтой. Эта разница находит подтверждение в большей ксерофильности хвои и имеет экологически существенное значение для малолетнего подроста на инсолируемых склонах. Периодическое иссушение верхних почвенных слоев ставит ель с ее большей водоудерживающей способностью в более выгодное положение по сравне-

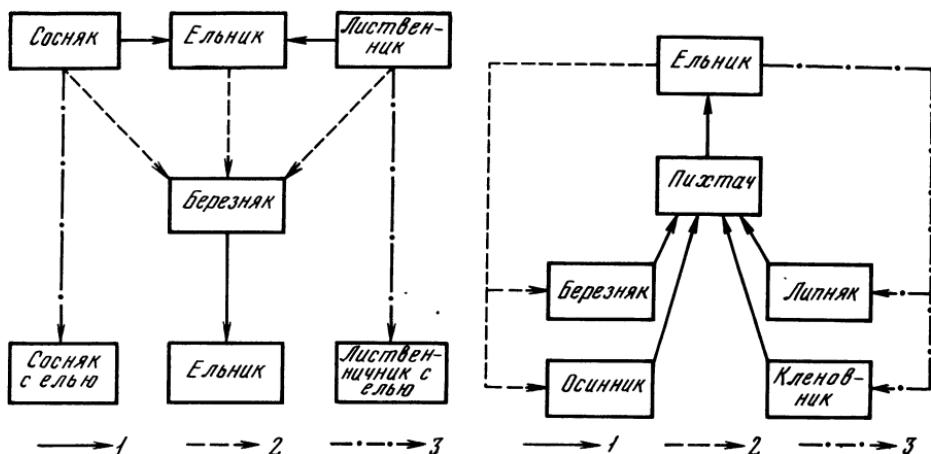


Рис. 10. Динамика типов леса на теневых мерзлотных склонах (сфагново-зеленомошный тип ПРУ)

1 — смены за счет самосева под пологом леса; 2 — смены в результате заселения лесосек; 3 — смены за счет сохранившегося после рубки части древостоя или подроста с одновременным самосевом ели

Рис. 11. Динамика типов леса на теневых пологих склонах (липняково-кислично-сытевый тип ПРУ)

1 — смены за счет самосева под пологом леса; 2 — смены в результате заселения лесосек; 3 — смены за счет сохранившегося после рубки древостоя второго яруса

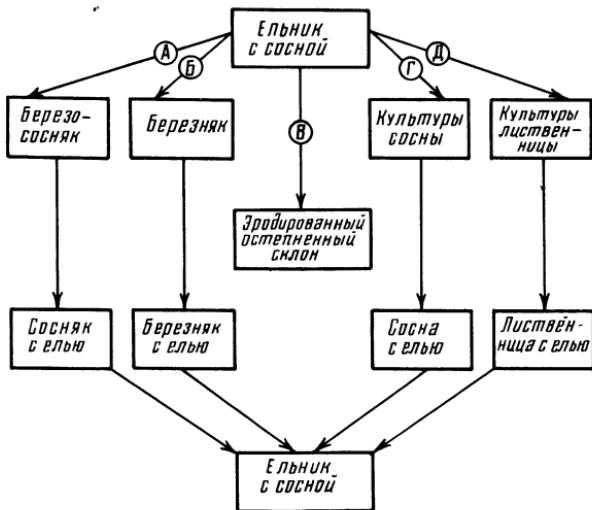


Рис. 12. Динамика типов леса на инсолируемых склонах (осочково-зеленомошный тип ПРУ)

Варианты: А — за счет сохранившейся после рубки части древостоя; Б — за счет самосева на лесосеке; В — результат водной эрозии почвы, поврежденной при трелевке древесины; Г, Д, — с созданием светлохвойных культур и последующим самосевом ели

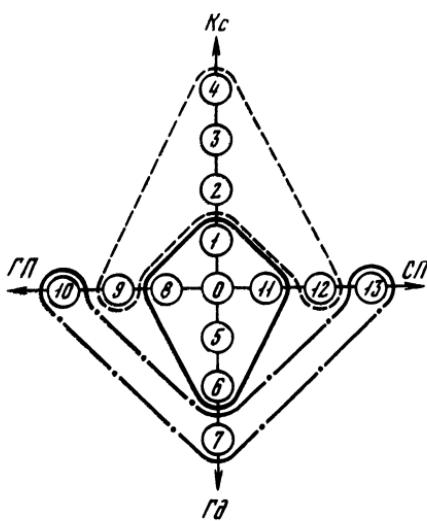


Рис. 13

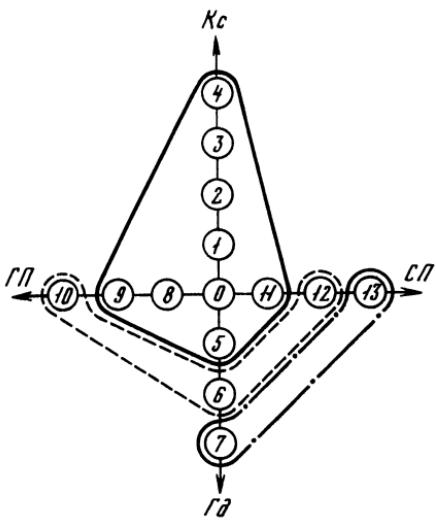


Рис. 14

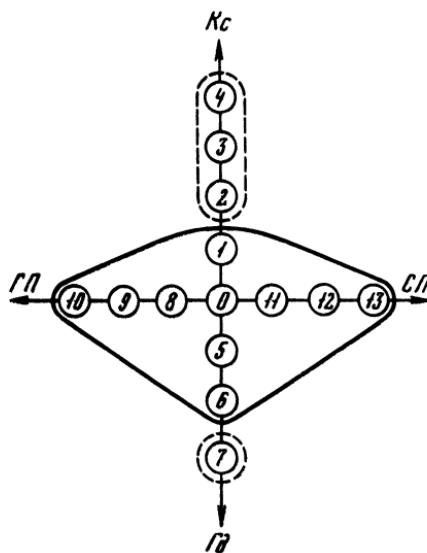


Рис. 15

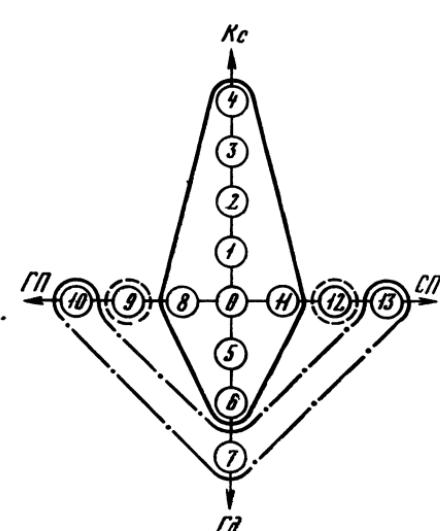


Рис. 16

Рис. 13. Экоареал осины

Рис. 14. Экоареал бересы бородавчатой

Рис. 15. Экоареал бересы пушистой

Рис. 16. Экоареал липы сердцелистной

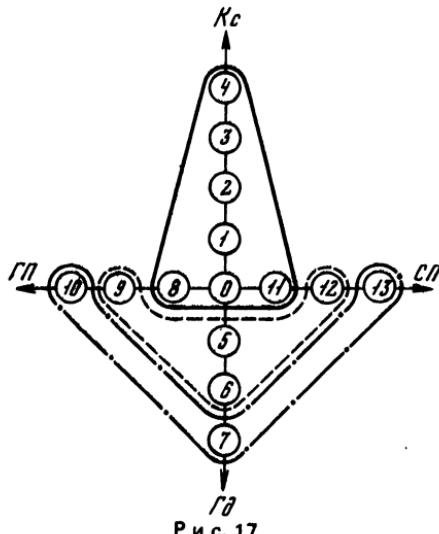


Рис. 17

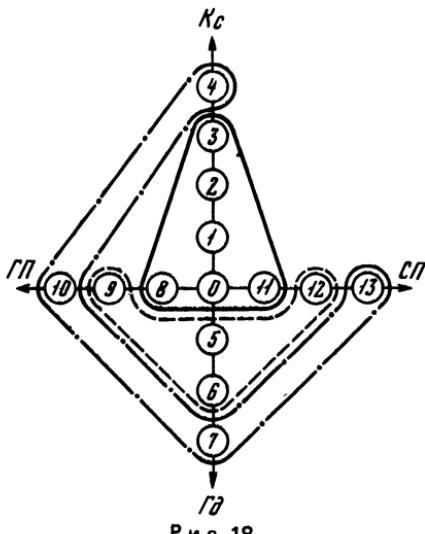


Рис. 18

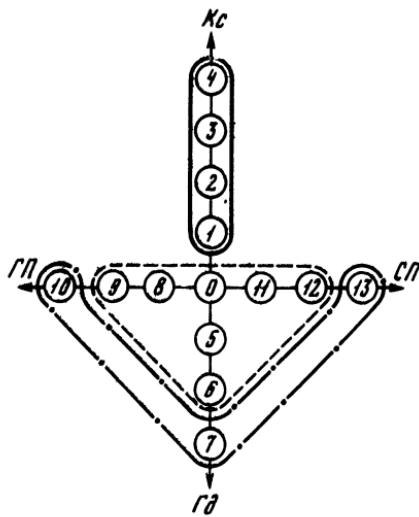


Рис. 19

Рис. 17. Экоареал клена платановидного

Рис. 18. Экоареал ильма горного

Рис. 19. Экоареал дуба летнего

нию с пихтой. Подрост последней чаще погибает при кратковременных почвенных засухах. Заметим, что на инсолируемых склонах с мощным щебнисто-суглинистым делювием взрослые деревья ели и пихты растут успешно. Однако ель явно доминирует, поскольку самосев пихты отмирает в большей мере. Не случайно поэтому в осоково-зеленомощном типе ЛРУ в качестве лесообразователей фигурируют вместе с елью береза бородавчатая и сосна. На рис. 12 показано, что интенсивное естественное возобновление ели становится главным обстоятельством в динамике не только вторичных лесов, но и лесных культур.

На примере экоареалов осины, березы бородавчатой и пушистой можно видеть размеры их территориальных экспансий на вырубках (рис. 13–15).

В коренных хвойных и широколиственно-хвойных типах леса деревья и подрост осины и березы встречаются единично и лишь на гарях и участках с ветровалом образуют временные, т.е. не самовозобновляющиеся древостои. Устранение на лесосеках конкуренции со стороны ели, пихты, листвы, клена, ильма обеспечивает массовое расселение осины и березы и формирование их древостоев. Однако на примере этого процесса, который представляет собой "развертывание" экологических ареалов, можно убедиться в существовании ряда внешних барьеров, а также ограничений в адаптациях. Осинники возникают лишь в наиболее благоприятных по трофности и гидротермике типах ЛРУ, и осина проникает в засушливые условия лишь единичными деревьями, а на холодные и сырьи почвы – в форме недолговечного подроста (рис. 13). Береза бородавчатая оказывается способной создавать древостои и на почвах, испытывающих периодическое иссушение, и проникать единичными деревьями на инсолируемые мерзлотные склоны (рис. 14). Береза пушистая, в отличие от березы бородавчатой, менее засухоустойчива и в то же время более холодаустойчива, заселяет мерзлотные склоны всех экспозиций (рис. 15). Оба вида березы могут образовывать смешанные древостои, ассоциируясь также и с осиной, лишь в 5 типах ЛРУ, занимающих срединное положение в схеме. В этих наиболее плодородных местообитаниях формирование древостоев с доминированием одного вида определяется не экологическими барьерами, порожденными неблагоприятными влияниями охлаждения, иссушения или переувлажнения, а темпами семенного размножения.

Следовательно, экоареалы позволяют определять фактическую реализацию адаптивных возможностей видов и, следовательно, степень насыщенности географического ареала популяциями, обеспечивают как "экологический адрес" лесообразователей, так и организацию практического их использования при прогнозировании лесных сукцессий.

Экологические ареалы позволяют вскрыть неоднородность четко оформленного в ботанико-географическом отношении неморального флороценотического комплекса. Наибольшую эвритопность демонстрирует липа сердцелистная, которая чаще ассоциирует с елью и пихтой.

Повышенная засухоустойчивость присуща дубу летнему, благодаря чему он становится содоминантом сосны в наиболее сухих экотопах. Ильм в сравнении с кленом проявляет меньшую адаптивность и тяготеет к более теплым и мезофитным условиям. Конфигурация экоареалов листвы, клена, ильма и дуба обеспечивает прогнозирование их территориальных экспансий с констатацией закономерного усиления их фитоценотической позиции по мере перехода в более теплые и плодородные экотопы и в связи с этим удлинения процесса возврата хвойных лесообразователей в ранее занимаемые ими местообитания за счет естественного возобновления (рис. 16–19).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АРЕАЛЫ ПОДЛЕСОЧНЫХ КУСТАРНИКОВ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО БАРЬЕРА

В лесных сукцессиях кустарники, способные создавать густой подлесок или заросли на вырубках, должны учитываться как важный биоценотический компонент. Отсутствие в научных публикациях по Уфимскому плато материалов об условиях участия подлесочных кустарников в создании фитоценотического барьера для подроста лесных деревьев побудило нас проанализировать экоареалы важнейших видов кустарников. Прогнозирование лесных сукцессий по типам лесорастительных условий означает прежде всего предвидение условий возникновения настолько густого подлеска или кустарниковых зарослей, что неизбежным становится резкое замедление темпов смен одних лесообразователей другими.

Среди подлесочных кустарников горных широколиственно-хвойных лесов мы выделяем, во-первых, группу ксерофильных светолюбивых видов степной и лесостепной экологии из караганы кустарниковой (чилиги), вишни кустарниковой и кизильника черноплодного. Если в восточных предгорьях Южного Урала мы часто можем видеть густые заросли вишни на остеиненных склонах и сосняки кизильниковые, то на Уфимском плато вишня и кизильник произрастают малочисленными и сильно разреженными группировками. Установлено, что только лишь карагана, или чилига, оказывается способной создавать густой подлесок на узких плато и южных крутых склонах (типы ЛРУ: 4-чил., 3-кн-сн). Ксерофильные кустарники могут произрастать и на инсолируемых склонах с глубокими устойчиво увлажненными (8-лп-зм, 9-ос-зм) и даже мерзлотными (10-зиг-зм) почвами (рис. 20). Но их обилие настолько низко, что нельзя даже говорить о подлеске как ярусе лесного сообщества даже при доминировании в древостое сосны или березы бородавчатой. Заметим, что произрастание на мерзлотных склонах вишни и кизильника обеспечивается мозаичностью почвенного покрова, прерывистостью мерзлотных слоев вследствие выходов крупноглыбистого, и, следовательно, лучше прогреваемого субстрата, где и селятся отдельные кусты этих видов. Кизильник черноплодный в восточных предгорьях Южного Урала выступает в качестве мощного подлесочного кустарника, определяющего облик соответствующих типов леса из сосны, лиственницы, березы бородавчатой. Вырубки древостоев приводят к формированию настолько густых зарослей кизильника, что процесс восстановления хвойного древостоя растягивается более чем на два поколения.

Отсутствие подобных явлений на Уфимском плато допустимо связать не столько с иной почвенно-климатической обстановкой, сколько с более сильным конкурентным давлением со стороны и темнохвойных и широколиственных лесообразователей, которое исключает кизильник черноплодный из числа кустарников с явными территориальными экспансиями.

Таежные кустарники — жимолость алтайская, свидина белая, смородина щетинистая проявляют несомненную психрофильтность, локализуясь на мерзлотных и близких к ним экотопам (10-зиг-зм, 13-сф-зм, 12-

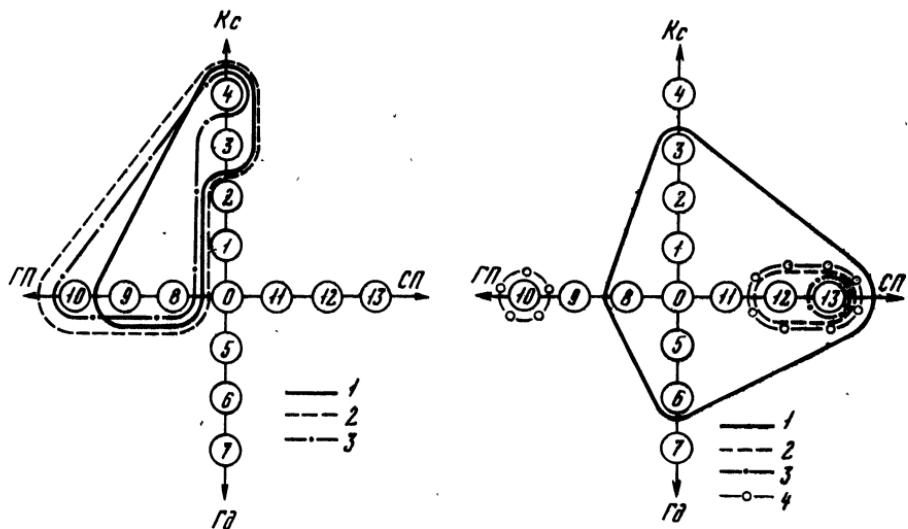


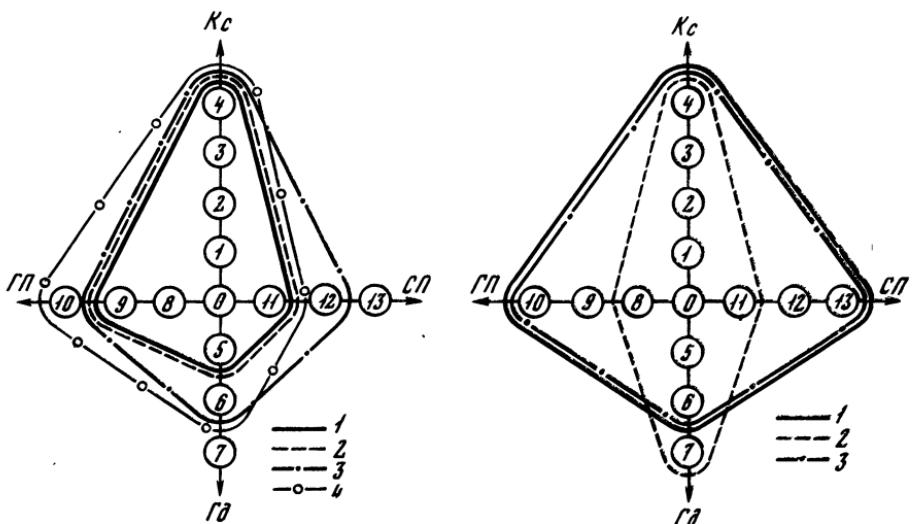
Рис. 20. Эковреалы караганы (чилиги) кустарниковой (1), вишни кустарниковой (2), кизильника черноплодного (3)

Рис. 21. Эковреалы волчаягодника обыкновенного (1), жимолости алтайской (2), свидины белой (3), смородины щетинистой (4)

мп-зм); лишь волчаягодник обыкновенный встречается в значительно большем спектре условий (рис. 21). Однако ни в одном экотопе — под пологом темнохвойных, светлохвойных или бересковых древостоев эти виды кустарников подлеска не создают. Заметим, что эти виды кустарников ни в одном из лесорастительных районов Южного Урала не создают густых зарослей. Даже на вырубках и в рединах подгольцовых темнохвойных лесов таких высокогорий, как Ямантау, Иремель, Зюраткуль не отмечено обилия жимолости, волчаягодника, свидины и смородины. В данном случае ведущую роль играет не конкурентное давление со стороны древостоя, а особенности морфогенеза (низкорослость, ограниченное вегетативное разрастание) и низкие темпы семенного размножения.

Неморальные кустарники (лещина, бересклет) в отличие от ксерофильных и таежных видов проявляют более значительную звритеопность (рис. 22). Но их обилие существенно возрастает лишь там, где разрастается чилига. Следовательно, в подзоне смешанных лесов с их прохладным и влажным климатом лещина и бересклет проявляют термофильность, ассоциируясь при этом с чилигой, создают густые заросли, которые препятствуют поселению лесных деревьев. Следует отметить, что лещина и бересклет находятся близ восточной границы своего естественного распространения. При этом их экологический ареал резко сокращается в соответствии с иным набором типов ЛРУ по сравнению, например, с районом Жигулевских гор [Кулагин, 1958].

Такие обладающие широким географическим ареалом виды как жимолость обыкновенная, калина обыкновенная, крушина ломкая,



Р и с. 22. Экоареалы лещины обыкновенной (1), бересклета бородавчатого (2), жимолости обыкновенной (3), калины обыкновенной (4)

Р и с. 23. Экоареалы рябины обыкновенной (1), черемухи обыкновенной (2), крушины ломкой (3)

рябина и черемуха проявляют на Уфимском плато значительную эвритопность (рис. 22 и 23). Но лишь только при отсутствии сильно затеняющего древесного полога и на повышенно плодородных почвах, т.е. в типах ЛРУ 0; 1; 2; 3; 5; 6; 7; 8 и 11 эти виды могут заметно повышать обилие. Отметим, что световой режим играет роль ведущего фактора, и поэтому при сомкнутости крон 0,7 и выше отмеченные подлесочные кустарники имеют низкое обилие и ослабляют рост. Формирование рябинников нами отмечено лишь на вырубках пихтово-еловых лесов среднегорий Южного Урала, в частности, в районе хребта Зюраткуль. Черемуха доминирует лишь по поймам речек, где способна заменять ольху серую благодаря повышенному химическому плодородию почв и устойчивому увлажнению. Заросли жимолости, калины и крушины, как правило, незначительны по площади, спорадичны и зуотрофны.

Следовательно, несмотря на разнообразие подлесочных кустарников в связи с ясной неоднородностью их экологического происхождения, Уфимское плато не подвергается их экспансиям, хотя и имеет пестрый набор типов ЛРУ. Не считая пойменный {7-сн-лбз} тип ЛРУ, лишь только наиболее теплые и мезотрофные экотопы могут оказаться занятими кустарниковыми зарослями. Поскольку в условиях прохладного и достаточно влажного климата вырубки хвойных быстро застают широколиственными, особенно липой сердцелистной, кленом платановидным и мелколиственными (береза, осина) лесообразователями с их ограниченной засухоустойчивостью, то основным путем для выхода кустарников в ранг мощного фитоценотического барьера становится

наиболее теплые и сухие экотопы с маломощными почвами и изреженным древостоем. Поэтому в прогнозировании места и времени возникновения густого подлеска или кустарниковых зарослей, как препятствий лесовозобновлению, необходимо учитывать, во-первых, ограниченную теневыносливость при одновременной гелиофитности всех видов кустарников, во-вторых, усиление угнетающего влияния затенения со стороны древостоя по мере повышения плодородия лесных почв, в-третьих, термофильность лещины и бересклета, которые совместно с караганой кустарниковой (чилигой) на маломощных теплых горно-склоновых почвах с редкостойными древостоями находят оптимум для размножения и роста.

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ВЫЖИВАЕМОСТИ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ УФИМСКОГО ПЛАТО

Вопрос о динамике и будущем естественных лиственничников в подзоне смешанных широколиственно-хвойных лесов имеет не только лесохозяйственное значение; в теоретическом плане здесь мы сталкиваемся с проблемой вымирания вида-лесообразователя [Кулагин, 1967, 1969]. Древостои из лиственницы Сукачева на Южном Урале и прилегающих территориях сократились настолько, что лесозаготовительные предприятия повсеместно оберегают от рубок этот ценнейший лесообразователь в соответствии с современными требованиями охраны природы. Лиственничные лесные культуры получили широкое распространение; их успешный рост на весьма разнообразных по физико-химическим свойствам почвогрунтах стал сильным доказательством значительной эвритопности этого вида. Это обстоятельство приходится отмечать потому, что почво-приуроченность лиственницы ставится в тесную зависимость от климата; утверждается, что при различных режимах тепла и влажности воздуха лиственница благоприятствуют различные горные породы, как основные, так и кислые, что, в частности на западном склоне Южного Урала, лиственница образует насаждения на глинистых сланцах и избегает известняков, в южной части Среднего Урала лиственница тяготеет к змеевикам, а в восточных предгорьях Южного Урала (Ильменские горы) — к миасцитам [Сочава, 1956]. Заметим, что в этом районе Урала лиственница способна успешно расти и на гранито-гнейсах.

В ботанико-географическом и историческом плане П.Л. Горчаковским [1969] подчеркивается значительность процесса вытеснения лиственницы из состава лесов широколиственными и темнохвойными лесообразователями. В.Б. Сочава [1956] указывает на слабую конкурентную способность лиственницы как на существенную причину ограниченного ее распространения. В то же время уместно напомнить, что лиственница как более быстрорастущее дерево нередко в одновозрастных древостоях вытесняет как при самосеве, так и в посадках сосну, темнохвойные и некоторые широколиственные породы. Следовательно, вопрос об ограниченной конкурентоспособности лиственницы требует изучения также с обязательным учетом широкого спектра лесорастительных условий. Известно, что в качестве решающей причины слабого семенного размно-

жения лиственницы Сукачева часто называют низкую всхожесть семян и их сильную повреждаемость энтомовредителями. Однако в отдельные годы и в различных частях ареала лиственничники дают обильные урожаи полноценных семян.

Мы полагаем, что сопоставление экоареалов лиственницы Сукачева в подзоне широколиственно-хвойных лесов (Уфимское плато) и в подзоне березово-сосновых предлесостепных лесов (восточные предгорья Южного Урала) даст возможность уточнить вопрос о причинах ее вымирания. На основе лесотипологических исследований территории Ильменского заповедника нами создана обобщенная схема типов ЛРУ, использованная для построения экологических ареалов лесообразующих видов [Фильрозе, 1961; Кулагин, 1961, 1962]. В качестве центрального связывающего звена нами взят черничный тип ЛРУ, отвечающий этому требованию. Четыре частных эколого-топографических ряда достаточно полно раскрывают многообразие лесорастительных условий и связанных с ними типов леса. Ряд (Кс) ксеротрофитизации включает в себя брусличный (1-бр), кизильниковый (2-киз) и остепненный (3-ост) типы ЛРУ, которые отражают процесс перехода от горно-дерново-подзолистых щебневатых почв плоских вершин и среднекрутых горных склонов до маломощных горно-лесных сильно щебнистых почв, развитых на элювии горных пород инсолируемых крутых склонов. Ряд гидротрофитизации (ГТ) состоит из экотопов широких долин речек и приручейных местообитаний с повышенно-плодородными почвами. Мы выделяем вейниково-осоковый (4-в-ос), лабазниково-осоковый (5-лбз-ос) и, наконец, нитрофильтровысокотравный (6-втр) типы ЛРУ. Процесс заболачивания озерных котловин и торфонакопления в них нами отображен в трех крупных градациях, слагающих ряд олиготрофитизации (ОТ), в виде кочкарно-осокового (7-к-ос), осоково-сфагнового (8-ос-сф) и, наконец, самого бедного питательными минеральными солями кустарничково-сфагнового (9-кч-сф) типов ЛРУ. Ряд мезотрофитизации (МТ) объединяет экотопы со свежими дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами, локализованными по пологим склонам разных экспозиций, их подошвам и плоским ложбинам. В этом ряду мы считаем целесообразным различать липняково-зеленомошный (10-лп-зм), разнотравный (11-рзтр) с характерным участием многих лесных и лугово-лесных бобовых травянистых растений и широкотравный (12-шт) с доминированием сныти типа ЛРУ.

Экоареал лиственницы по размеру меньше экоареала сосны (рис. 24 и 25). Лиственница избегает повышенно увлажненных и заболоченных почв, но успешно произрастает на всех без исключения горно-склоновых почвах, включая сильно каменистые, испытывающие наибольшее иссушение. Е.М. Фильрозе [1961] отмечает, что в Ильменском заповеднике лиственница наряду с сосной, березой бородавчатой и осиной выступает в качестве основного лесообразователя, образуя параллельно с сосной викарирующие типы леса. Экоареал лиственницы в районе Ильменских гор сходен с экоареалом березы бородавчатой и частично совмещается с экоареалом липы сердцелистной, осины, ели сибирской и пихты сибирской (рис. 26 и 27). Но если липа способна создавать второй ярус в светлохвойных лесах, то ель и пихта произрастают в форме единичных

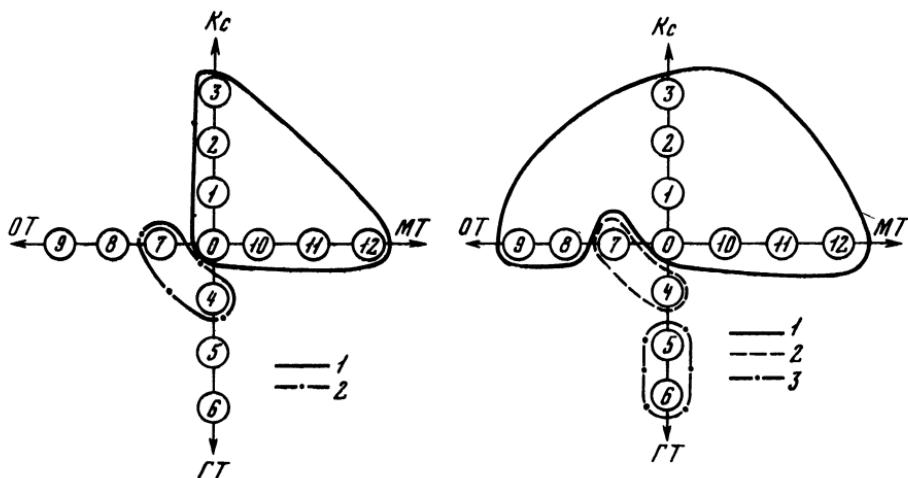
Таблица 3

Численность (шт. на 1 га) подроста лиственницы (ли) и ели (е) по возрастным группам в различных типах леса на темевых мерзлотных склонах

Возраст, лет	Вид	Тип леса; номер пробной площади				
		лиственничник, 47	лиственничник, 45	лиственничник, 46	лиственничник, 43	ельник, 42
1–6	ли	0	0	200	600	0
	е	200	1200	2400	8200	11 600
7–12	ли	0	0	0	200	600
	е	800	3 680	2 080	8 600	10 200
13–18	ли	0	0	0	0	0
	е	80	680	1 800	2 400	1 400
19–24	ли	0	0	0	0	0
	е	240	800	1 040	2 840	600
25–30	ли	0	0	0	0	0
	е	520	800	1 600	80	0
31–36	ли	0	80	0	0	0
	е	720	0	480	240	80
37–42	ли	0	0	0	0	0
	е	320	80	320	160	0
43–48	ли	0	0	0	0	0
	е	400	400	240	320	0

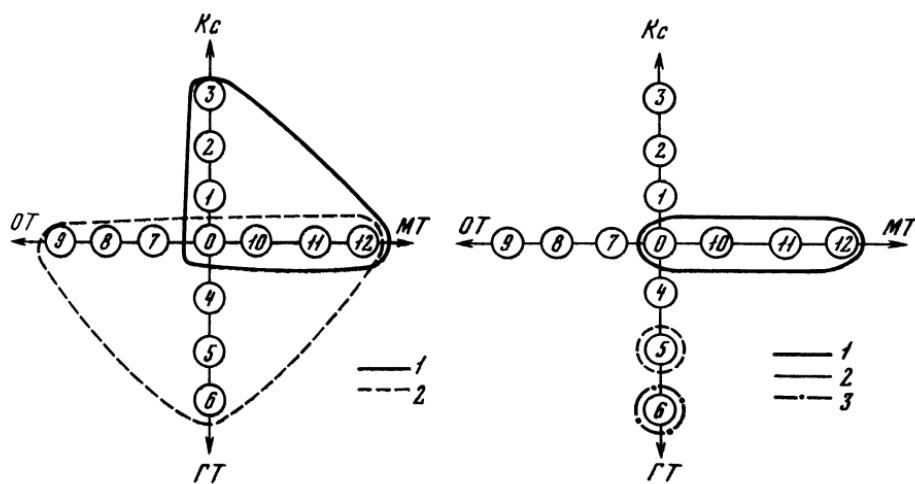
деревьев и малочисленного подроста. Причиной малой встречаемости этих темнохвойных видов следует считать частые в прошлом низовые пожары и заготовки хвойной древесины [Ушков, 1961]. Более частая встречаемость лиственничных и сосново-лиственничных древостоев на возвышенных элементах рельефа объясняется их трудной доступностью для рубки и транспорта. Несомненно, что более интенсивное возобновление сосны, березы и осины и их определенное конкурентное давление необходимо учитывать при объяснении факта значительно меньшей встречаемости лиственничников по днищам горных долин и пологим склонам. Конкурентное давление со стороны сосны и березы несомненно, хотя и слабее, чем со стороны ели, пихты, липы и клена.

Обратимся теперь к широколиственно-хвойным лесам долины р. Уфы. Отметим, что в этом регионе Предуралья экоареал сосны значительно больше, чем у лиственницы, строго локализованной по мерзлотным склонам. Следует учесть, что набор типов ЛРУ Уфимского плато значительно отличается от восточных предгорий Южного Урала в связи с отсутствием ряда заболачивания и наличием многолетней почвенной мерзлоты [Кулагин, 1978б]. Однако исключительно четкая локализация лиственницы на мерзлотных склонах — свидетельство длительного и мощного конкурентного давления со стороны темнохвойных и широколиственных лесообразователей. Очевидно, что нельзя сводить конкурентное давление



Р и с. 24. Эковреал лиственницы Сукачева в восточных предгорьях Южного Урала
 1 – доминирует или содоминирует в древостое; 2 – недолговечный подрост;
 K_c – ксеротрофитизация, OT – олиготрофитизация, MT – мезотрофитизация,
 ГТ – гидротрофитизация. Эти обозначения применены на рис. 24–27

Р и с. 25. Эковреал сосны обыкновенной в восточных предгорьях Южного Урала
 1 – доминирует или содоминирует в древостое; 2 – единичные деревья; 3 –
 недолговечный подрост



Р и с. 26. Эковреал бересклета бородавчатой (1) и бересклета пушистой (2) в восточных предгорьях Южного Урала

Р и с. 27. Эковреалы липы сердцелистной (1), осины (1), ёли сибирской (1), пихты сибирской (1), ольхи черной (2), ольхи серой (3) в восточных предгорьях Южного Урала

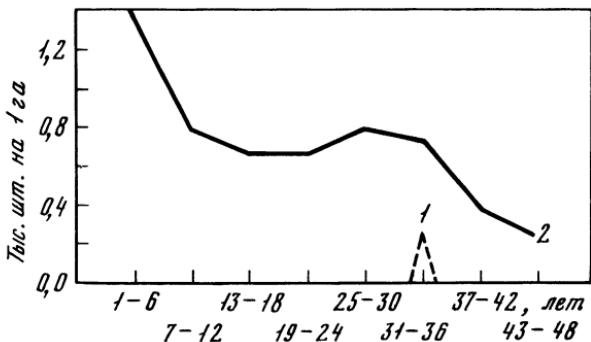


Рис. 28. Возрастная структура подроста лиственницы (1) и ели (2) в лиственничнике сфагново-зеленомошном (пр. пл. 32)

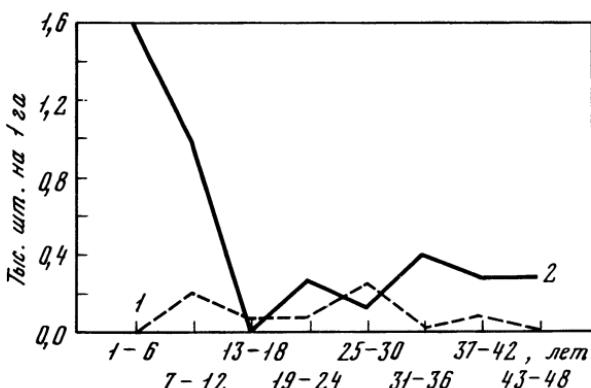


Рис. 29. Возрастная структура подроста лиственницы (1) и ели (2) в сосновке сфагново-зеленомошном (пр. пл. 33)

только к затенению. На примере конфигурации экоареала сосны можно видеть, что она как лесообразователь избегает тех типов ЛРУ, где плодородные почвы благоприятствуют росту не только широколиственных пород, но и лесного широкотравья. Иначе, где покров зеленых лесных мхов находит наиболее благоприятные условия (устойчивое увлажнение верхних слоев почвы) или где из-за частых и сильных иссушений почвы лесное разнотравье развито слабо, то именно там поселяется сосна. Но если сосна с ее частыми урожаями семян значительно сократила число цено-популяций, то лиственница оказалась полностью вытесненной не только с выровненных плато и пологих склонов с плодородными почвами, но и с периодически сухих почв инсолируемых крутых склонов. Но даже на мерзлотных склонах лиственница встречается не всегда. Можно принять, что на инсолированных мерзлотных склонах лиственница, независимо от ее доли участия в древостое, отмечена не более чем в 5% случаев, а на теневых — 90%. Из 5 пробных площадей, заложенных в лиственничниках, одна (№ 47) не имеет самосева лиственницы, тогда как подрост ели представлен более чем 3000 экз.; на трех пробных площадях (№ 32,

Р и с. 30. Возрастная структура подроста лиственницы (1) и ели (2) в ельнике сфагново-зелено-мошном (пр. пл. 44)

45, 46) численность подроста лиственницы не превышает 240 шт., а ель представлена 5–9 тыс. шт. на 1 га (табл. 3). Но даже на пробной площади № 43, где подрост лиственницы более обилен (800 шт. на 1 га), нет гарантии формирования древостоя с преобладанием лиственницы; отметим, что в этом случае конкурентное давление со стороны ели будет особенно велико в связи с ее 28-кратным превышением численности. Наибольшее обилие (4200 шт.) подроста лиственницы при 9-кратном превышении со стороны подроста ели отмечается на пробной площади № 44, заложенной в ельнике; но на другой (№ 42) пробной площади в ельнике численность подроста лиственницы падает до 600 шт., а превышение со стороны подроста достигает 39-кратного уровня.

Во всех местообитаниях возрастные ряды подроста лиственницы сильно прерывисты, а ели — непрерывные (рис. 28–30). Отмирание угнетенного подроста ели с возрастом вполне закономерно, но при наблюдаемся обилии ее самосева можно дать прогноз о гарантированном пополнении елового древостоя (табл. 4).

В качестве главной причины отсутствия лиственницы в большинстве типов ЛРУ и спорадической ее встречаемости на мерзлотных склонах при малочисленности подроста мы склонны видеть конкуренцию через затенение. Если мерзлота оградила лиственницу от пихты, липы, клена, ильма, дуба, то замедленность ее вытеснения елью обязана разнице в темпах роста в высоту. Из табл. 5 видно, что подрост лиственницы растет быстрее, чем подрост ели, не только при полном освещении, но и в условиях затенения — под пологом одновозрастного молодняка берески пушистой (табл. 5). В древостое лиственница имеет большую высоту ствола при любом численном соотношении с елью не только в верхнем, но и во втором ярусе.

Следовательно, прогноз выживаемости лиственничников должен базироваться на закономерностях, свидетельствующих о значительной почвенной эвритопности, включая холодаустойчивость, высо-

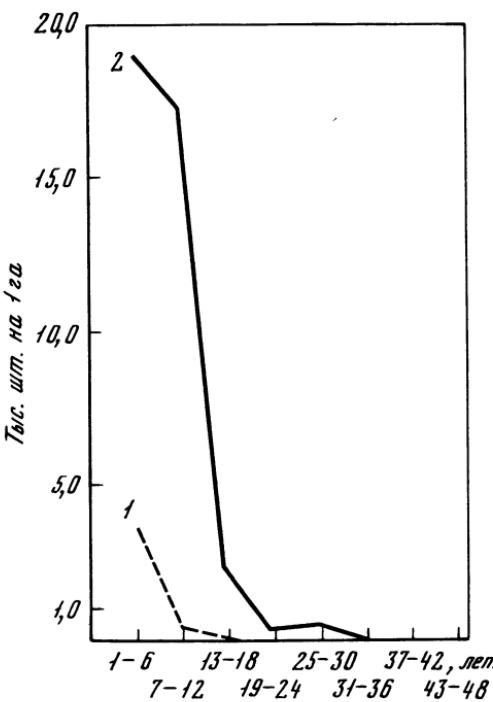


Таблица 4

Соотношение высоты и числа деревьев лиственницы (ли) и ели (е) в различных типах леса сфагново-зеленомошного типа лесорастительных условий

Тип леса, номер пробной площади	Возраст, лет	Средняя высота, м		Число деревьев шт. на 1 га	
		ли	е	ли	е
Лиственничник, 32	35–45	8,5	4,0	2100	1340
	Сухие деревья:				
	25–37	5,0	5,0	360	1180
Лиственничник, 47	1 ярус – 78–80	18,4	13,2	600	68
	2 ярус – 45–60	11,8	5,0	440	1792
	сухие деревья:				
	40–50	8,9	4,6	124	36
Лиственничник, 45	1 ярус – 75–90	17,7	17,0	668	56
	2 ярус – 45–55	12,0	4,4	508	912
	сухие деревья:				
	30–45	9,0	4,2	104	104
Лиственничник, 46	1 ярус – 75–93	18,0	17,5	568	56
	2 ярус – 45–55	11,7	4,8	868	1196
	сухие деревья:				
	40–65	9,1	4,5	196	12
Лиственничник, 43	1 ярус – 110–120	16,4	12,4	726	353
	2 ярус – 70–90	9,0	6,5	170	1160
	сухие деревья:				
	65–90	6,5	4,5	180	510
Сосняк, 33	40–50	10,6	8,4	428	136
Ельник, 44	1 ярус – 106–110	23,0	13,8	75	865
	2 ярус – 70–80	9,8	7,5	8	184
Ельник, 42	1 ярус – 112–120	15,0	12,0	345	780
	сухие деревья:				
	100	11,5	11,3	10	15
	2 ярус – 80–87	11,5	9,0	105	810
	сухие деревья:				
	60–62	6	4	195	785

ких темпах роста ствola в высоту, низкой теневыносливости и пониженной семенной продуктивности лиственницы. Конкурентное давление со стороны совместно произрастающих лесообразователей, особенно широколистенных и темнохвойных, оказывается для лиственницы не только ограничивающим ее расселение фактором, но и ведущим к полному вытеснению. Лишь каменистые крутые склоны с периодически сильно пересыхающими почвами и многолетняя почвенная мерзлота ослабляют конкурентное давление на лиственницу, замедляя процесс ее вытеснения из состава горных лесов как Уфимского плато, так и восточных предгорий Южного Урала.

Таблица 5

Рост лиственницы (ли) и ели (е) (возраст 20–24 года) на вырубке лиственничника сфагново-зеленомошного (в числителе – среднее, в знаменателе – лимиты)

Показатель	Открытое место		Под пологом березы	
	ли	е	ли	е
Высота ствола, м	3,0 2,2–4,2	2,4 1,7–3,0	2,4 1,4–3,4	1,4 1,3–1,4
Протяженность кроны, м	0,6 0,4–0,9	0,3 0,2–0,4	0,6 0,5–0,8	0,4 0,3–0,5
Диаметр ствола, см	2,7 1,8–4,4	3,3 3,2–3,6	1,7 1,2–2,2	2,2 1,9–2,3
Пределы колебаний длины (см) верхушечного прироста ствола по годам:				
1973	17–43	4–28	8–17	2–6
1972	14–28	6–29	12–19	4–10
1971	5–22	7–34	11–23	3–9
1970	11–20	7–32	7–23	6–8
1969	11–30	7–33	10–22	6–9

ВЫВОДЫ

1. Экологический ареал, понимаемый как совокупность типов местообитаний, обеспечивает четкость в сравнительном изучении различных лесообразующих видов. Учет обилия и долговечности особей вида при построении экоареалов позволяет устанавливать роль отдельных групп факторов среды в расселении и выживании ценопопуляций. Экоареалы видоспецифичны в том смысле, что они отражают итоги территориальных экспансий и тем самым реализацию адаптивных возможностей у разных видов. Снятие рубками фитоценотических барьеров широколиственно-темнохвойных лесов обеспечивает раскрытие через размер и конфигурацию экоареала специфики приспособительных потенций видов, формирующих производные леса. Определение экоареалов следует осуществлять на основе графической многолучевой схемы с центральным мезотрофным экотопом и исходящими из него частными экологическими рядами. При изучении лесообразующих видов экологическую градуировку факторов целесообразно базировать на типах лесорастительных условий как узловых точках векторизированных эколого-топографических рядов.

2. В горно-лесных районах целесообразно использовать геоморфологический критерий не только при выделении типов лесорастительных условий и составлении частных эколого-топографических рядов, но и при сопоставлении последних в рамках обобщенной схемы. В качестве централь-

ного связывающего вена следует брать тот тип лесорастительных условий, который характеризуется мезофитизмом и максимальным числом совместно произрастающих лесообразующих видов.

3. Анализ закономерностей распределения видов древесных растений по типам лесорастительных условий в качестве доминантов, содоминантов или асектаторов и темпов их семенного размножения обеспечивает установление пределов расселения, фитоценотических и эдафо-микроклиматических барьераов и локализации оптимумов.

4. Ориентация на сравнительную экологию конкурирующих видов, способных доминировать в древостое, обеспечивает наиболее существенные прогностические оценки дигрессивных и демутационных процессов в лесах, оказавшихся в сфере промышленных заготовок древесины. Учет принципа запретов при анализе размера и конфигурации экологических ареалов означает ориентацию на инадаптивность лесообразующих видов, пределы их адаптивных возможностей.

5. Сопоставление природных и антропогенных популяционных волн, реализующихся в процессе формирования коренных и производных типов леса, способствует прогнозированию не только динамики численности и плотности ценопопуляций отдельных лесообразующих видов, но и перспективности той или иной лесохозяйственной стратегии.

6. В прогнозировании выживаемости лесообразователей со слабым семенным размножением целесообразно сочетать анализ численности возрастных групп подроста в коренных, коротко- и длительно-производных типах леса с сопоставлением экологических ареалов резко различающихся лесорастительных районов. На примере лиственницы четко прослеживается ведущая роль конкурентных отношений в процессе ее расселения и выживания, в связи с чем возрастает прогностическое значение флоро-ценотических характеристик различных частей географического ареала вида.

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

О ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ И ГАЗОАККУМУЛИРУЮЩЕЙ ФУНКЦИИ

В проблеме создания биотехносферы одной из актуальных задач признано территориальное сближение и экологическое "сращивание" промышленных предприятий и лесных сообществ. Последние призваны локализовать и детоксцировать загрязняющие атмосферу соединения, т.е. стать промышленным фитофильтром. Коренным условием функционирования древесных насаждений в качестве защитного фитофильтра выступает их газоустойчивость, т.е. способность сохранять без существенных изменений рост, долговечность, размножение при воздействии газообразных токсикантов. В зависимости от цели выращивания древесных растений большее значение может быть придано декоративности (парки, скверы), биомассе облиственных крон и санирующей окружающую среду функции (санитарно-защитные зоны) или биомассе древесины и самовозобновляемости (леса и лесные культуры). Поэтому в определении понятия "газоустойчивость лесообразующих видов" целесообразно ориентироваться прежде всего на экологический аспект, считая перечисленные признаки как внешние проявления процесса выживания, размножения и расселения видов в токсифицированных экотопах. Несомненно, что для лесообразующих видов принципиально важно сохранение ими ценозообразующей функции.

Поскольку устойчивость любого растительного вида всегда относительна, т.е. ее количественные оценки имеют смысл лишь в конкретных условиях среды, то необходимо подчеркнуть тезис о том, что нет вообще газоустойчивых и негазоустойчивых лесных деревьев и кустарников.

Для лесообразующих видов особенно справедлив тезис о несводимости газоустойчивости к какой-либо одной функции или структуре, как бы ни была велика их роль в защите от токсиканта. В разных экологических ситуациях решающее значение для газоустойчивости приобретают различные структурно-функциональные особенности организации вида. Итоговая устойчивость складывается из двух комплексов адаптивных связей, один из которых ориентирован на природные, а другой — на техногенные факторы. Взаимодействие этих комплексов может быть настолько значительным, что природные невзгоды снижают газоустойчивость к промышленным токсикантам в такой же опасной степени, как и токсиканты — засухоустойчивость и зимостойкость. В основе газоустойчивости лежит случайное взятие на себя какой-либо адаптацией новой, защитной функции по отношению к техногенному токсиканту с одновременным продолже-

нием прежних функций. Газоустойчивость лесообразующих видов продолжает оставаться не достаточно выясненным экологическим явлением, несмотря на ряд несомненных успехов в изучении как патологических сдвигов, так и различных предпосылок к той или иной резистентности. Заметим, что эти два аспекта взаимосвязаны, так как повышенная газоустойчивость, базирующаяся на вполне определенных структурных и физиолого-биохимических свойствах, коррелирует с минимальным отклонением строения и жизнедеятельности растений от нормы. В этом отношении нагляден пример с результатами электрофореза белков у резко отличающихся по газоустойчивости видов растений [Бычкова, 1975].

При прогнозировании газоустойчивости следует прежде всего использовать принцип барьера, т.е. анализа всех возможных препятствий на пути движения токсиканта к организму. При этом положительная прогностическая оценка надежнодается, во-первых, высокой густоте древостоя и подлеска, повышающих непродуваемость насаждения, во-вторых, плотности синузии из более высокорослых растений как микроместообитанию интересующего нас вида, в-третьих, компактности кроны, в-четвертых, сильному развитию покровных тканей благодаря ксероморфности, т.е. анатомо-морфологическому механизму газоустойчивости. Инадаптивны, следовательно, разреженность насаждения с быстрым охватом газовым потоком всех слагающих их растений, ажурность крон, мезоморфность листьев.

Проникновению токсиканта внутрь растения препятствуют плотно закрытые устьица и отсутствие аэренихмы. Но при этом начинает приобретать решающее значение функциональное состояние внутренних тканей, уровень их газообмена с окружающим воздухом в процессе фотосинтеза, дыхания, транспирации. Считается, что слабый фотосинтез коррелирует с меньшей повреждаемостью [Николаевский, 1972]. К этому можно добавить, что сведение к минимуму этой важной функции и входжение растения в анабиотическое или близкое к нему состояние, резко, на несколько порядков, повышает уровень газоустойчивости. Но в ходе летней вегетации неизбежна интенсивная жизнедеятельность, которая форсирует инкорпорирование токсиканта. Несомненно, что на этом этапе решающая роль в защите растения от летальной интоксикации внутренних тканей переходит к биохимическому состоянию клеток, их резистентности, способности клеточных метаболитов к химическому обезвреживанию токсиканта. В настоящее время механизм интоксикации и некротических процессов изучен явно недостаточно, и поэтому выработка прогностических оценок осуществляется достаточно уверенно лишь по отношению к немногим признакам.

Анализ современных научных публикаций убеждает, что информативность результатов исследований заметно возросла при поиске методов повышения газоустойчивости растений. Отметим, что опыты В.А. Гусевой [1950] показали эффективность азотных удобрений, выяснив одновременно феномен сдвига окислительно-восстановительного режима клеточной среды к параметрам, присущим газоустойчивым растениям. Улучшая почвенное минеральное питание, мы тем самым увеличиваем катионно-анионную емкость клеток и тканей и одновременно интенсифицируем об-

менные процессы и рост [Илькун, 1978]. При этом усиливается химическая нейтрализация токсикантов и их транспорт. Внесение в почву органических и минеральных удобрений тем более важно, что на задымляемых территориях нередко разрушается перегнойно-аккумулятивный горизонт, перемещается грунт с выносом на дневную поверхность материнских пород, приносятся отходы разнообразных строительных материалов, а также заводские жидкые стоки, пылевидные и газообразные токсиканты. Следовательно, удобрения призваны ликвидировать дефицит питательных минеральных солей и содействовать химической нейтрализации токсических веществ и оптимизации кислотности почвенного раствора.

Многие исследователи придают важное значение в повышении газоустойчивости растений удобрению почв азотными соединениями и поливам. Следует подчеркнуть, что создание полноценного почвенного минерального питания и водообеспечения через усиление газообмена и увеличение биомассы листьев способствует газоаккумулирующей функции насаждения. Но одновременно следует учитывать и специфичность химизма почв. Так, например, отмечается целесообразность известкования почв не только в случае их оподзоленности, но и при воздействии двуокиси серы, хлористого водорода, сероводорода, подкисляющих почвенный раствор. Предпочтение нитратным удобрениям приходится отдавать потому, что аммиачные соединения усугубляют действие кислых газов [Илькун, 1971; Николаевский, 1972]. Хавйорг [Habjorg, 1973] опытным путем установил положительное влияние доломита на газоустойчивость ряда видов ели, березы, вяза в условиях Норвегии. В загазованных сосняках Польши отмечен наибольший эффект от внесения 2 т/га извести с азотно-фосфорно-калийными удобрениями, выразившийся в увеличении прироста стволовой древесины, повышении веса хвои и снижении содержания серы в ней [Olszowski, 1976]. На примере сосны обыкновенной в Англии установлено, что при прогнозировании степени газовых повреждений целесообразно ориентировать на определение в хвое соотношения серы и азота; отмечается, что для установления уровня атмосферного загрязнения это соотношение более информативно, нежели непосредственный анализ концентрации серы или сульфатиона [Malcolm, Garforth, 1977]. Кляус [Klaus, 1975] подчеркнул, что анализ хвои имеет преимущество перед анализом воздуха в том, что он, с одной стороны, позволяет установить поглощение газообразных соединений серы и фтора в зависимости от особенностей растений, а с другой — дает возможность выявить действие газов на обширных лесных площадях, и особенно с расчлененным рельефом, где анализ воздуха крайне затруднен.

Г.М. Илькун [1978] полагает, что избыточное накопление хлоридных и сульфатных ионов корнями из засаленной почвы приводит к сходным отрицательным изменениям в азотном обмене, возникающем в результате воздействия газообразных токсикантов; это сходство заключается в возникновении таких высокотоксичных соединений, как аммиак, путресцин и кадаверин [Строгонов, 1962].

Г.М. Илькун [1971, 1978] экспериментально доказал, что для внутриклеточной нейтрализации избытков ионов хлора, серы, фтора у разных видов растений и в разных возрастных состояниях листьев используются

различные катионы и чаще всего калий, кальций, магний, натрий. Утверждается, что одним из наиболее существенных в обеспечении газоустойчивости растений свойством следует считать повышенную емкость катионного и анионного обменов. Последнее определяется, с одной стороны, соответствующими условиями почвенного минерального питания, а с другой — эколого-географическим происхождением растительных видов. Эта закономерность доказывается тем, что хвоя меловой формы сосны обыкновенной более (в 2–3 раза) газоустойчива, чем хвоя сосны, растущей на песках. Вероятность нахождения более газоустойчивых видов среди галофитов и кальциевитов значительно выше, чем среди гликофитов и оксилофитов.

Двуокись серы, поступая в растение, окисляется в сульфаты и тем самым снижается токсичность в 30 раз. В этой форме сера может накапливаться в значительном количестве без существенных функциональных нарушений и включаться в обменные реакции [Thomas, Hendricks, Hill, 1944; Илькун, 1978]. Отметим, что в наибольшем количестве поглощенная из воздуха сера накапливается в растворимых белках, хлоропластах и митохондриях [Тоги, Fujiwara, 1966]. Свообразие газоустойчивости допустимо видеть в том, что эти сульфаты, сами по себе опасные для жизнедеятельности листьев при высокой концентрации, есть в то же время защитная форма связывания серы, поскольку тем самым тормозится процесс накопления весьма токсичных сульфоорганических соединений типа сульфонов и сульфоксидов [Гетко, 1972]. Фогель, Бортитц, Польстер [Vogl, Börtitz, Polster, 1965], подразделяя газоустойчивость на пассивную, т.е. связанную с препятствиями к проникновению токсических газов внутрь растительных тканей, и активную, отмечают, что последняя базируется на способности растений нейтрализовать поступающие в них токсические вещества, продолжая нормальную жизнедеятельность.

Допустимо считать, что уровень накопления сульфатов в листьях в чистом воздухе за счет почвенного минерального питания может быть ориентиром в предварительной оценке видов по степени газоаккумулирующей способности их листьев. Об этом свидетельствуют материалы Н.В. Гетко [1972], В.Г. Антипова [1975], Г.М. Илькуна [1978].

Биохимический механизм устойчивости к аммиаку отмечает В.Б. Марценюк [1978] у некоторых видов древесных растений, в листьях которых аммиак нейтрализуется органическими кислотами; следовательно, высокое содержание последних может быть оценено прогностически. Одновременно на примере жимолости татарской показана инадаптивность низкой буферной способности клеточного содержимого.

По изменению дыхания, согласно Г.М. Илькуну [1978], трудно дать прогноз газоустойчивости растения, так как, во-первых, под действием токсикантов дыхательный газообмен сначала активируется, а затем сменяется глубокой депрессией, во-вторых, процесс дыхания вообще не является специфически чувствительным к токсикантам, в-третьих, он заметно варьирует при более или менее значительном накоплении токсикантов в клетках листьев. Заметим, что отмечаемые многими исследователями значительные изменения углеводного обмена обусловливаются как подавлением фотосинтеза и изменением активности окислительного

превращения веществ в процессе дыхания, так и инактивированием некоторых ферментных систем, катализирующих превращения углеводов в растениях.

Пути повышения устойчивости растений к промышленным токсикантам:

Форма устойчивости	Направление воздействий
Фитоценотическая	Увеличение ярусности и густоты
Анатомическая и физиологическая	Ксерофитизация и галофитизация
Биохимическая	Минеральные удобрения
Феноритмическая	Десинхронизация токсиканта и критического периода
Регенерационная	Оптимизация роста
Популяционная	Увеличение разновозрастности и биотипического разнообразия

Для прогнозирования газоустойчивости представляет определенное значение, во-первых, сходство в изменении фотосинтетической системы (подавление процесса формирования хлоропластов, торможение синтеза пигментов, снижение их функциональной активности) под влиянием низких концентраций токсических газов, чрезмерно сильным или недостаточным освещением, водным дефицитом, почвенным засолением, т.е. четкая экологическая эквивалентность; во-вторых, факт подавления токсикантами активности фотосинтеза в наибольшей мере во время цветения и начала плодоношения, т.е. критический период; в-третьих, факт стабильности и даже возрастания фотосинтетической активности листовых пластинок, получивших не более 20% газовых ожогов [Илькун, 1978]. Небезынтересно отметить, что при уничтожении молодых буковых деревьев во Франции с помощью гербицидов было установлено, что в достижении летального эффекта большее значение имеют оптимальные сроки обработки, т.е., иначе говоря, критический период, нежели дозы гербицидов [Arbonnier, 1967].

В прогнозировании газоустойчивости растений необходимо иметь в виду и закономерности, определяющие условия возникновений высококонцентрированных газовых потоков, и факторы, выступающие в качестве синергистов. Ветровой и барический режимы атмосферы, как известно, играют существенную роль в распространении дымовых отходов. Периоды с безветрием и температурной инверсией характеризуются сосредоточением газообразных токсикантов близ земной поверхности [Берлянд, 1975; Илькун, 1978]. Низкая облачность и туман также приводят к резкому возрастанию загрязненности воздуха. Нами для восточных предгорий Южного Урала показана ведущая роль среднелетних дождевых циклонов в формировании сильных газовых атак, повреждающих бересковые и сосновые леса [Кулагин, 1974а]. Депрессии рельефа — межгорные котловины и глубокие речные долины — благоприятствуют скоплению газовых масс, тем более что дымовые отходы сосредоточиваются в основном в толще воздуха высотой до 1–2 км. Можно утверждать, что зонально-географические закономерности в сезонной динамике метеорологических условий и в комплексе с особенностями рельефа должны широко использоваться в прогнозах времени и места возникнове-

ния опасных газовых атак. Поддающаяся достаточно точному учету технологическая ритмика дымовых выбросов придает данным прогнозам большее дальнодействие и надежность.

Проблема биологической очистки атмосферы от дымовых токсикантов вполне логично разрабатывается в двух аспектах – экологическом и биогеоценологическом. Их тесная взаимосвязанность придает дендроэкологическому прогнозированию ряд характерных особенностей. Это прежде всего обязательность заблаговременного определения газоустойчивости лесообразующих видов, поскольку именно они "держат на себе" всю сложнейшую систему биогеоценоза. Далее следует отметить способность лесообразователей поглощать токсиканты в процессе жизнедеятельности и тем самым держать под своим контролем всю последующую цепь их миграций и химических превращений. Важным обстоятельством становится и способность лесообразователя создавать вокруг себя консортивную группу из травянистых растений, грибов, бактерий и мезофауны, так как с их помощью в напочвенной и внутрив почвенной среде происходят весьма интенсивные биохимические преобразования токсикантов. И наконец, размер и плотность видовых ценопопуляций, определяя структуру биогеоценоза, тем самым сильно влияют на степень детоксикации поглощенных дымовых компонентов. Следовательно, экология лесообразующих видов лежит в основе тех биохимических процессов, куда оказываются вовлечеными токсиканты. Оценка индустрально-экологических свойств лесообразующих видов производится чистотой воздуха, профильтрованного лесным сообществом, и чистотой вод поверхности и внутрив почвенного стока, сформировавшегося в пределах биогеоценоза.

Знание химических свойств газообразных токсикантов и внешних физико-химических условий позволяет прогнозировать темпы самоочищения атмосферы. Так, в частности, атмосферные осадки (дождь, снег) через адсорбцию и агрегирование ведут к осаждению токсикантов. Двуокись серы фотохимическим окислением в течение примерно 5 суток трансформируется в серный ангидрид, который, давая в дождевой воде серную кислоту, быстро нейтрализуется в форме сульфатов. Повышенная влажность воздуха и присутствие в нем озона, окислов азота благоприятствуют ускоренному прохождению этого процесса. Двуокись серы, адсорбируясь на минеральных частицах почв и горных пород, может образовывать различные соли, в том числе и аммонийные. Сероводород в свободной атмосфере также постепенно окисляется до серного ангидрида. Фтористые и хлористые газообразные соединения в конечном счете также идут по пути надежной химической детоксикации при взаимодействии с солнечной энергией, водой, минеральными солями.

Высокий уровень токсицированности атмосферы существует в результате непрерывного выброса дымовых отходов и замедленности процессов их природной детоксикации. Мы имеем достаточные основания утверждать, что промышленный фитофильр может быть мощным средством территориальной локализации дымовых отходов и их детоксикации, поскольку активная жизнедеятельность лежит в основе ускоренной газоаккумуляции.

Методические трудности в количественной оценке лесного сообщества как промышленного фитофильтра значительны и будут преодолены лишь в результате напряженного труда многих исследователей. Но и сейчас мы располагаем определенным набором эмпирических обобщений и закономерностей, позволяющих совершенствовать прогнозирование. Это, во-первых, стартовое (исходное) положение облиственных крон лесных деревьев по отношению ко всей последующей системе циркуляции токсиканта. Древостой принимает на себя основную дозу токсикантов дымового потока, что подтверждается фактом преимущественного участия в локализации дымовых частиц крон деревьев и второстепенной ролью растений нижних ярусов. Следует отметить главенствующее активное участие интенсивно ассимилирующих листьев в инкорпорировании токсикантов прежде всего в связи с максимумом их газообмена с окружающим воздухом. Именно поэтому листья древесных растений во всех – и отечественных и зарубежных – исследованиях используются как главный объект изучения. Во-вторых, поверхностная адсорбция токсикантов ветвями, стволами деревьев и подлесочных кустарников занимает в газопоглощении чаще всего второстепенное место. В-третьих, прогнозирование уровня газоочищающей функции лесного ценоза обеспечивается не только определением биомассы облиственных крон и суммарной поверхности незеленых органов древесных растений, но и степенью продуваемости насаждения. Многоярусные густые насаждения, выступая в роли слабо продуваемых конструкций, поглощают дымовой поток иначе, чем одноярусные редкостойные древостои. С одной стороны, задержание дымовых частиц осуществляется в меньших масштабах в силу обтекания воздушными потоками плотных опушек и верхнего полога, а с другой – проникший внутрь ценоза дым полнее локализуется не только за счет большей биомассы листьев и поверхностной адсорбции, но и вследствие резкого снижения скорости движения частиц и неизбежного их оседания на нижние ярусы растительности и почву. В-четвертых, из общего количества проникших в мезофилл газообразных сернистых токсикантов до 20% оттекает в составе метаболитов в ветви, ствол и корни, около 10–25% может быть вымыто водой атмосферных осадков, а часть газообразных соединений порядка нескольких процентов снова выделяется из листьев в воздух и из корней в почву [Илькун, 1971, 1978]. Следовательно, возникает опасность вторичного загрязнения атмосферы, особенно транспортируемой влагой. Отметим, что химический состав, например, конденсата транспортируемой воды менее токсичен вследствие неизбежного химического преобразования токсиканта в растительных тканях.

Фитотоксичность газообразных углеводородов весьма своеобразна и внешне проявляется в эпинастии [Кулагин, 1974а; Илькун, 1978]. Установлено, что углеводороды активно поглощаются растением и локализуются в основном в хлоропластах и частично в цитоплазме [Дурмшидзе, Угрехелидзе, 1968]. Подвергаясь глубоким окислительным превращениям, углеводороды включаются в разнообразные соединения (органические кислоты, аминокислоты, сахара) и тем самым в общий обмен организма, а остальная часть окисляется до углекислого газа; избыточное накопление углеводородов, особенно ароматических, приво-

дит к инактивации ряда ферментных систем. В-пятых, попадающие в почву токсиканты весьма интенсивно поглощаются минеральными и органическими частицами, а также почвенными микроорганизмами [Илькун, 1978].

Отмеченные положения несомненно полезны в построении прогноза скорости и степени очистки атмосферы, точность и дальнодействие которых определяется во многом экологически корректным обобщением информации о состоянии конкретных лесных сообществ по зонам захвачивания. Возрастные изменения и сезонная феноритмика растений на фоне погодичных колебаний и сукцессионных сдвигов неизбежно придают прогнозам ярко выраженный вероятностный характер. Газоаккумулирующая функция лесообразующих видов и лесных ценозов неизбежно связана как с депрессией самих растений, так и с обеднением видового состава и упрощением структуры биоценоза. Это можно видеть не только на факте угнетения роста, генеративной сферы, снижения долговечности древесных растений, но и на настолько четких сдвигах в темпах размножения аммонифицирующих, целлюлозоразрушающих и усваивающих минеральные формы азота микроорганизмов, что оказались практически возможными соответствующие методы индикации промышленного загрязнения [Веденеев, 1978; Добровольский, 1978].

Мы полагаем, что среди древесных растений существуют две группы видов, одна из которых защищается от интоксикации двуокисью серы путем быстрого преобразования в сульфаты при наличии высокого порога сульфатного отравления, а другая — путем быстрого оттока соединений серы из листьев вместе с продуктами фотосинтеза. Тем самым в обоих вариантах исключительно важные для жизнедеятельности растения фотосинтезирующие органы ограждаются от действия высокотоксичных продуктов измененного обмена веществ. Существование двух групп видов, у одной из которых поглощенная из воздуха сера локализуется в основном в листовых пластинках, а у другой — наблюдается ее интенсивный отток в листовые черешки и корни, подтверждается В.П. Тарабрин [1974].

Переходя к вопросу о количественной оценке газоаккумулирующей функции лесообразующих видов, уместно для общей ориентации дать представление об основных путях и способах влияния древесно-кустарниковых насаждений на находящиеся в атмосфере дымовые токсиканты.

Влияние древесно-кустарниковых насаждений на промышленные токсиканты:

Пути влияния	Способ
Перераспределение дымовых потоков	Фиторельефом, ярусностью и густотой ценозов
Поверхностная адсорбция токсикантов	Стволами, ветвями и побегами, листьями
Инкорпорирование токсикантов через устьица, чечевички, эпидермис и корнями	Адсорбицией поверхности клеток мезофилла и коры, включением в метаболиты
Детоксикация	Химическими реакциями: на поверхности листьев, стволов, ветвей; в мезофилле; в тканях ствола и корней; при минерализации и гумификации отмерших тканей и органов

Относительно газоустойчивости хвойных в научной литературе высказаны многочисленные и весьма разноречивые мнения, включающие как полное отрицание целесообразности их использования на задымляемых территориях, так и признание определенной практически значимой газоустойчивости. При выяснении причин резких колебаний газоустойчивости древесных растений с многолетней хвойой целесообразно различать два режима задымления — постоянный и кратковременный [Кулагин, 1974а]. Если в первом случае происходит постепенная интоксикация тканей хвои и ее преждевременное отмирание, то во втором — решающее значение приобретают видимые повреждения в форме некрозных пятен ("ожогов"). Ежегодная листопадность обеспечивает повышенную устойчивость при длительном воздействии пониженных концентраций токсиканта так же успешно, как и ксероморфность ограждает хвою от более интенсивных, но кратковременных газовых атак. Но наряду с этими широко признанными в экологии положениями есть еще один существенный момент — ведущая роль однолетней и двухлетней хвои в углеродном питании. Вопрос о значении молодой хвои и перезимовавшей хвои для роста побегов и, следовательно, в конечном счете для общей продуктивности насаждений сосны и его долговечности возник в прямой связи с загазованным воздухом. При хронической интоксикации сернистыми соединениями прежде всего отмиранию подвергается хвоя старших (3–5 лет) возрастов, в связи с чем сосновые насаждения вблизи заводов располагают лишь хвойей, возникающей на побегах текущего прироста, и двухлетней хвойей. Данные В.И. Юшкова [1976] свидетельствуют о том, что формирование побегов у сосны обыкновенной происходит за счет запасов углеводов в старой хвое и отчасти за счет продуктов текущего фотосинтеза. Молодая растущая хвоя вначале является потребителем углеводов, а не их экспортером. Именно поэтому наличие в этом периоде интенсивно фотосинтезирующей двухлетней хвои есть жизненная для сосны необходимость. Далее важно подчеркнуть, что фотосинтетическая продуктивность хвои текущего прироста во второй половине вегетации возрастает настолько, что превышает продуктивность двухлетней хвои. Заметим, что величина вклада в углеводный баланс со стороны хвои третьего и четвертого года жизни низка; ее отсутствие незначительно сказывается на росте побегов. Следовательно, сосна обыкновенная обладает наряду с определенной ксероморфностью хвои еще одним свойством, несомненно полезным при произрастании в загазованном воздухе. Именно поэтому целесообразно перейти к вопросу о газоаккумулирующей способности хвойных, в том числе и сосны, а затем проанализировать методику прогноза долговечности сосновых насаждений на загазованных территориях.

Проанализируем материалы по сосново-лиственничным лесным культурам из сосны обыкновенной и лиственницы Сукачева в окрестности одного нефтеперерабатывающего завода (Башкирская АССР). Сделана попытка выяснить некоторые закономерности в варьировании интенсивности и емкости поглотительной способности хвои по отношению к сернистым соединениям. Методика базировалась на сопоставлении вариантов, различающихся по загазованности воздуха. Накопление серы в хвое определялось с помощью озоления двухграммовой навески азотной кис-

лотой, перевода серы в ионное состояние и осаждением в виде сульфата бария. По разнице результатов анализа на содержание серы у тщательно отмытой и "грязной" хвои устанавливалось количество серы, находившейся на поверхности хвои [Гетко, Кулагин, Яфаев, 1978]. Биомасса хвои в кронах насаждений определялась взвешиванием всех охвощенных ветвей, срубленных с крон 3–5 модельных деревьев от каждой односантиметровой ступени толщины ствола при таксации древостоя [Молчанов, Смирнов, 1967]. Если общий вес срубленных ветвей не превышал 5 кг, то хвоя обрывалась со всех побегов; если вес ветвей находился в интервале 5–10 кг, то использовалось 50%, а при весе более 10 кг – 10% ветвей, с которых с учетом возраста побегов бралась хвоя. Влажность последней устанавливалась термовесовым методом в 10-кратной повторности. Для определения суммарной поверхности хвои насаждения у 10 хвоинок каждой возрастной группы всех модельных деревьев измерялась длина с точностью до 1 мм, ширина и толщина – с точностью до 0,01 мм. Поверхность хвои вычислялась на основе методических рекомендаций А.А. Молчанова и В.В. Смирнова [1967], причем через вес 100 хвоинок и площадь 1 г хвои устанавливалась величина поверхности хвои кроны деревьев. Полученные данные пересчитывались с пробной площади при 200 деревьях на площадь в 1 га.

Изучение хвойных в данном плане связано со следующими обстоятельствами: во-первых, с наличием у хвойных вполне определенной газоустойчивости; во-вторых, со стремлением озеленителей и лесоводов к более широкому использованию хвойных, обладающих, в частности, способностью поглощать токсиканты и в осенне-зимне-весенний период при температуре до минус 5–6°; в-третьих, предстоящими широкими работами по восстановлению коренных типов леса с доминированием хвойных в связи с прогрессом по газоулавливанию и налаживанию "бездымных" заводских технологий.

Исходя из фактов угнетенного роста и усыхания хвойных лесов в районах сосредоточения металлургических и химических заводов и опытов в газовых камерах, многие исследователи пришли к выводу о пониженной газоустойчивости хвойных, отмечая в то же время наличие у них способности произрастать при некоторых режимах задымления. А.А. Молчанов [1964] сообщает, что двуокись серы при концентрации 260 мг/м³ губит хвойные древостоя через несколько часов, при концентрации 1,82–5,20 они лишь сокращают прирост древесины, а при концентрации 0,46–0,52 мг/м³ имеют очень слабые повреждения или "почти не повреждаются". С. Рашев [1975] утверждает, что при содержании двуокиси серы в воздухе 0,08–0,09 мг/м³ еловово-лиственничные насаждения живут до 20 лет, при 0,05–0,06 – до 40 лет, а при 0,03–0,04 мг/м³ они получают незначительные повреждения, существенно не снижающие долговечность. Высказано мнение, что концентрация двуокиси серы 0,09–0,2 мг/м³ безвредна для хвойных [Чуваев, Кулагин, Гетко, 1973]. Наблюдаемый разнобой в цифрах, обозначающих летальный порог в концентрации двуокиси серы, связанный с варьированием газочувствительности хвои в разных почвенно-климатических и погодных условиях, не может опровергнуть тезис о существовании у хвойных практически значимого уровня

газоустойчивости. Заметим, что при этом мы учитываем не только защитное влияние ксероморфности хвои (сизые и серебристые формы ели колючей) или ежегодной хвоепадности (лиственница), но и резистентность клеток мезофилла к накапливающимся в хвое сернистым соединениям.

Установлено, что хвоя ели и сосны начинает отмирать при накоплении серы до 0,3–0,5% в пересчете на сухое вещество; в чистом воздухе хвоя содержит 0,05–0,07% серы, что означает способность ели и сосны извлекать из воздуха и связывать в форме сульфатов и других соединений значительное количество газообразных сернистых соединений [Чуваев, Кулагин, Гетко, 1973]. В итоге хвойные древостои проявляют достаточно ощущимые для людей оздоровительные функции. Так, например, О.З. Гурьянова [1965] отметила, что потоки сернистого газа задерживаются сосновым лесом в пределах 4 км, тогда как на безлесной территории они распространяются до 7 км. Г.М. Илькун [1978] указывает на способность 1 га сомкнутого спелого древостоя за летний период поглотить до 200–250 кг двуокиси серы, 100–200 кг хлора, 75–100 кг фтора и осадить до 40–45 т пыли. Эти данные, по нашему мнению, дают возможность количественно оценить общую емкость газопоглощения, но для прогнозирования газопоглотительной функции древесных растений и их сообществ необходимо опираться на закономерности изменения этой функции в связи с видоспецифичностью и лесорастительными условиями.

На примере ели обыкновенной и ели колючей установлено [Чуваев, Кулагин, Гетко, 1973], что интенсивность поглощения, измеряемая числом миллиграммов двуокиси серы на 1 кг сухой хвои за 1 ч., наиболее высока в разгар вегетации (июнь) и сокращается с увеличением возраста хвои. Сравнение однолетней хвои с трехлетней показывает падение интенсивности газопоглощения у ели обыкновенной с 202 до 88 в июне и с 225 до 82 в августе, а у ели колючей – со 114 до 65 в июне и с 77 до 50 в августе. Если принять биомассу хвои ельников на 1 га за 9,5 т, то подсчеты показывают, что в июне ель обыкновенная поглощает за 1 ч 1,3 кг двуокиси серы, а ель колючая – 0,9 кг, а в августе соответственно 1,6 и 0,6 кг. При той же биомассе листьев 1 га березняка способен за 1 час поглотить до 2 кг двуокиси серы. Выяснено, что у сосны обыкновенной продолжительность жизни хвои сокращается до двух лет тогда, когда загазованность воздуха настолько высока, что в однолетней хвое к концу вегетации создается концентрация серы 0,36%, а через год – 0,47%. В этом случае расчет газопоглотительной способности лишен смысла, так как древостой быстро погибает. В менее загазованном воздухе создание концентрации серы в однолетней хвое – 0,08–0,1% с последующим ежегодным возрастанием на 0,3–0,5% обеспечивает сосновой хвое трехлетнее, а еловой – пятилетнее функционирование. Сублетальной концентрацией серы в хвое ели и сосны следует считать 0,2%. У лиственницы Сукачева сублеталь создается при 0,9% серы, а летальный уровень, т.е. когда начинается некроз тканей хвои, равен 1,0%. Указанные цифры не носят характера констант, так как flуктуации уровня резистентности хвои неизбежны; поэтому эти данные могут быть полезны как ориентиры в приближенных расчетах емкости газонакопления в хвое.

Произрастание сосны и лиственницы в загазованном воздухе с выполнением оздоровительной функции оплачивается потерей значительной части хвои. Так, близость к нефтеперерабатывающему заводу в 11-летних посадках обусловила у сосны уменьшение биомассы (в пересчете на 1 га) однолетней хвои на 31%, т.е. до 644 кг, двухлетней — на 51%, т.е. до 435 кг, а трехлетней — на 56%, т.е. до 114 кг. В итоге общее количество извлеченных из воздуха и накопившихся в хвое сернистых соединений (в пересчете на двуокись серы) составило 6 кг, из которых основное количество (55%) задержалось в однолетней хвое, 38 и 7% — соответственно в двух- и трехлетней хвое.

У лиственницы хвоя, образующаяся на побегах текущего прироста, сократила вес на 55%, т.е. до 173 кг; хвоя же, растущая пучками из перезимовавших почек, уменьшилась по весу на 41%, т.е. до 991 кг. В итоге общее количество накопившейся в хвое 1 га лиственничного насаждения двуокиси серы составило 12 кг, из которых 88% поглощено "пучковой" хвой.

Одновременно с падением биомассы хвои у обоих видов уменьшилась и ее суммарная поверхность, что, естественно, повлекло за собой уменьшение адсорбированных сернистых соединений. У сосны это падение составило в целом 51%, а у лиственницы — 36%. При этом суммарная поверхность 1 га соснового насаждения составила 16,6 тыс. м², а лиственничного — 52,9 тыс. м². Более чем трехкратное превышение суммарной поверхности хвои у лиственницы над сосновой заслуживает внимания, так как адсорбции сернистых газов и задержанием сажевых и зольных частиц лиственница внесет соответственно больший вклад в оздоровление атмосферного воздуха.

Из изложенного следует, что увеличением биомассы хвои можно заметно усилить газоочистительную функцию сосново-лиственничных насаждений. Нами установлено, что в 11-летних культурах, находящихся близ нефтеперерабатывающего завода, диаметр ствола варьирует у сосны от 5 до 10 см, а общий вес хвои в кроне одного дерева — соответственно от 0,9 до 3,2 кг; у лиственницы диаметр колеблется от 5 до 10 см, а вес хвои при этом соответственно возрастает от 0,7 до 2,4 кг на одно дерево.

Максимум биомассы хвои совмещается с максимальным диаметром ствола. Поскольку в сосновом насаждении наиболее толстых деревьев насчитывается всего лишь около 2%, а в лиственничном — 11%, то становится желательной перспектива — за счет мелиораций и усиления роста стволов и крон значительно поднять общую биомассу хвои и тем самым уровень газопоглотительной способности. Расчеты показывают, что при данием 80% стволам сосны диаметра 9 см, а лиственницы — 10 см можно поднять биомассу хвои на 1 га до 1,6–1,9 т, что поведет к возрастанию извлекаемых из воздуха сернистых соединений более чем в 1,5 раза. Увеличение возраста насаждения, сопровождаемое возрастанием биомассы хвои, ведет к заметному повышению эффективности хвойных насаждений в оздоровлении атмосферы. Так, например, сопоставлением 17- и 22-летних культур сосны в окрестностях одного из уральских медеплавильных заводов установлено, что за 5 лет биомасса хвои увеличилась в 3 раза, причем уровень газонакопительной способности поднялся на 68%, т.е. на 9,7 кг двуокиси серы на 1 га.

Расчеты показывают, что поверхность хвои в 1000 м² может адсорбировать 0,63 г двуокиси серы при условии распределения мономолекулярным слоем. В пересчете на 1 га 11-летнего насаждения сосна извлечет таким способом из воздуха всего лишь 10,5 г, а лиственница – 33,3 г двуокиси серы. Это – весьма малая величина. Однако фактические определения количества серы, находящейся на поверхности "грязной" хвои, оказались более высокими. Так, 1 кг однолетней хвои сосны задерживает на своей поверхности 1,9 г, двухлетней – 1,4 г и трехлетней – 1,2 г двуокиси серы. В пересчете на 1 га это составляет соответственно 1,2, 0,6 и 0,2 кг, т.е. в сумме – 2 кг. Это – значительное усилие фильтрующей функции хвойного насаждения. Дальнейшие опыты убедили, что дожди смывают с поверхности хвои частицы сажи и золы и связанные с ними сернистые соединения. Если принять 10-кратное в течение года отмывание атмосферными осадками поверхности хвои, то путем расчетов мы приходим к 20 кг двуокиси серы, улавливаемой 1 га насаждения. Следовательно, общее количество сернистого газа, задержанного 1 га соснового насаждения, возрастает до 26 кг, а лиственничного – до 72 кг. Мы не учтываем адсорбцию поверхностью стволов, ветвей, травянистых растений и почвы, а также механического осаждения пылеватых частиц внутри ценоза; последние, по данным А.А. Молчанова [1970], в 80-летних сосновках могут достигать 36 т на 1 га.

Следовательно, хвойные насаждения способны к значительному вкладу в оздоровление атмосферного воздуха промышленных районов. Наиболее эффективными и надежными следует считать лиственничники как более газоустойчивые при постоянном задымлении и имеющие, по сравнению с сосновками, двукратное превышение в накоплении сернистых соединений в хвое при трехкратном превышении ее суммарной поверхности. Заслуживают внимания в санитарно-гигиеническом отношении и насаждения из сизохвойных и серебристых форм ели колючей, обладающих достаточно высокой зимостойкостью не только в западных районах нашей страны, но и в Предуралье.

К МЕТОДИКЕ ПРОГНОЗА ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ

Поскольку морфометрия и функциональная диагностика одной особи не может обеспечить характеристику состояния всей популяции, то совершенно необходимо стремиться к количественной оценке структуры соответствующего насаждения по тем или иным признакам. В качестве таковых для загазованных сосновых культур нами взяты: общая высота и диаметр ствола, продолжительность жизни хвои, величина изменения длины верхушечного прироста ствола в данном году по сравнению с предыдущим годом (сохранение прироста на прежнем уровне с колебанием ± 5 см, увеличение или снижение его более чем на 20 см), сопряженное изменение верхушечного и радиального приростов древесины ствола в данном году по сравнению с предыдущим. Сделаем пояснение к двум последним диагностическим показателям.

Если верно, что популяция слагается из нетождественных, обязательно различающихся особей, то вполне допустимо при количественной оценке древостоев определенных экотопов использовать колебания индивидуальных приростов. В.А. Сретенский [1970] использовал этот показатель при характеристике культур сосны, определяя "соотношение между приростом за отдельный год и приростом предшествующего или следующего года у каждого дерева, имеющего увеличенный прирост по сравнению с приростом за смежный год"; данный показатель определялся через "число деревьев, имеющих повышенный прирост по сравнению со смежным годом в процентах от общего количества исследуемых деревьев". Нами реализован иной подход к сравнительной оценке древостоев сосны, базирующийся, во-первых, на отказе от предложенной В.А. Сретенским ориентации только на "повышенный прирост", во-вторых, на учете сопряженного изменения верхушечного и радиального приростов древесины ствола, в-третьих, на более полном раскрытии структуры древостоя, понимаемого как совокупность взаимовлияющих друг на друга деревьев, и, следовательно, не сводимой к простой сумме растений. Выявление деревьев, повышающих прирост тогда, когда другие деревья, напротив, снижают его под очевидным воздействием неблагоприятных погодных условий, само по себе небезынтересно для генетико-селекционных работ. Если же процент этих деревьев равен у двух сравниваемых лесных культур, одна из которых находится под воздействием газообразных токсикантов, то мы вправе положительно оценить газоустойчивость данного древостоя как целого. Чтобы усилить информативность данного метода, мы стремились определять процентное участие деревьев, сохраняющих без изменения годичные приrostы и снижающих их в благоприятные по условиям роста годы. Следовательно, количественная "перестройка" древостоев под влиянием газообразных промышленных токсикантов в различных погодных ситуациях есть несомненно четкий критерий оценки адаптивных возможностей насаждения как целого и его газоустойчивости. •

Рассмотрение сопряженных изменений верхушечного и радиального приростов целесообразно ориентировать на выделение 9 групп, которые предстают как результат сочетания между собой трех возможных вариантов: повышения (+), снижения (-) и неизменности (0) приростов. Это: 1— B^+P^+ , т.е. вариант одновременного повышения и верхушечного (B) и радиального (P) приростов, свидетельствующий о высокой жизнеспособности деревьев; 2— B^-P^- , т.е. вариант с одновременным снижением и верхушечного и радиального прироста, свидетельствующий о значительной, охватывающей и апикальную меристему и камбий, депрессии в жизнедеятельности дерева; 3— B^0P^0 , т.е. вариант, формально занимающий промежуточное положение между двумя вышеотмеченными, а фактически сближенный с B^+P^+ , так как в экологическом плане при ухудшении лесорастительных условий в связи с насыщением воздуха и листьев фитотоксикантами сохранение прироста на прежнем уровне существенно важно, как и его повышение. Приравнивание данных двух показателей приобретает информационную значимость в противопоставлении с ситуацией снижения прироста. Нижеследующие варианты: 4— B^+P^- , 5— B^-P^+ ,

$B^-B^0P^-$, $B^-B^0P^+$, $B^-B^+P^0$, $B^-B^-P^0$ – ориентируют нас в конечном счете на дифференцированную оценку соответствующих вариаций верхушечного и радиального приростов. Анализ цифровых материалов показал малочисленность 3,6,7,8 и 9 групп деревьев, поскольку их выделение базируется на неизбежно низкой вероятности случаев арифметического равенства приростов двух следующих друг за другом вегетаций. Поэтому признано целесообразным объединить эти 5 групп с 1,2,4 и 5 группами, руководствуясь выше сформулированным критерием равнотенности B^+ и B^0 , P^+ и P^0 . В результате объединения B^+P^+ с B^0P^0 , B^+P^0 и B^0P^+ , а также B^+P^- с B^0P^- и B^-P^+ с B^-P^0 предлагаемый нами для оценки состояния древостоя как целого перечень групп деревьев включает в себя четыре основные группы: $B^{+0}P^{+0}$, B^-P^- , $B^{+0}P^-$, B^-P^{+0} . При прогнозе долговечности основного древостоя в загазованном воздухе неизбежно приходится придавать большее значение характеру изменения длины верхушечного прироста, поскольку с ним связано охвечение, чем ширине годичного кольца вторичной ксилемы; водопропускная способность последней не относится к числу сильно ограничивающих жизнедеятельность дерева внутренних причин. Мы полагаем, что если древостой в течение ряда лет, несмотря на неизбежные колебания погодных условий и уровня загазованности, постоянно сохраняет в себе группы $B^{+0}P^{+0}$ и $B^{+0}P^-$, то неблагоприятные факторы оказываются не настолько сильными, чтобы вызвать тотальную депрессию в росте всех деревьев. В экологическом анализе целесообразен и другой тезис: если после весьма неблагоприятного года, когда резко возросла доля участия групп B^-P^- и B^-P^{+0} , мы констатируем восстановление высокой численности групп B^+P^- и особенно $B^{+0}P^{+0}$, то, следовательно, древостой в целом сохраняет высокую жизнеспособность. Этими положениями мы и предлагаем руководствоваться при выработке прогностических оценок состояния древостоев сосны обыкновенной вблизи медеплавильных и нефтеперерабатывающих заводов. Прогноз газоустойчивости и долговечности сосновых культур был бы более точным и дальнодействующим, если бы в тех же условиях произрастала серия разновозрастных древостоев, включающая в себя спелые и перестойные древостои. В этом случае подобная серия древостоев или хотя бы одно более старое насаждение сыграло роль экологического аналога.

Проанализируем рост и состояние двух групп сосновых культур, одна из которых находится в восточных предгорьях Южного Урала (подзона березовых и сосновых предлесостепных лесов), подвергаясь периодическим кратковременным воздействиям двуокиси серы дымовых отходов медеплавильного завода, а другая – в равнинном Предуралье (подзона широколиственных лесов), находясь под периодическим воздействием сложной смеси предельных и непредельных углеводородов с присутствием сероводорода и двуокиси серы как отходов нефтеперерабатывающего завода. Концентрации газообразных токсикантов в обоих случаях таковы, что они не вызывают острых повреждений – некрозных “ожогов” пятен хвои сосны и листьев сопутствующих видов деревьев и кустарников [Кулагин, 1974а].

В широкой долине р. Каса-Елга (приток р. Миасс), находящейся в 3 км к юго-западу от завода, размещены 17-летние посадки сосны. В

Таблица 6

Рост 17-летних культур сосны в окрестностях медеплавильного завода

Показатель	Пробная площадь № 1	Пробная площадь № 2	Пробная площадь К
Рельеф	Подошва склона	Средняя часть склона	Средняя часть склона
Почва	Влажная лугово-черноземовидная супесчано-суглинистая	Горно-лесная светло-серая легкосуглинистая свежая — периодически сухая	Горно-лесная светло-серая легкосуглинистая свежая — периодически сухая
Средняя высота, м	5,3	5,4	5,9
Средний диаметр, см	9	8	10
Процент плодоносящих деревьев	10	12	18
Процент деревьев с хвойей:			
1-летней	100	100	100
2-летней	99,5	98,5	100
3-летней	82,5	72,5	85,0
4-летней	13,0	4,5	50,0
5-летней	0,0	0,0	20,0

интервале между заводом, функционирующим с 1910 г., и речной долиной лежат два невысоких горных увала с межгорным понижением с тремя последовательно сменяющими друг друга зонами: безлесных эродированных горных склонов с максимумом газовых воздействий, мертвопокровных березняков с постепенно ослабевающими газовыми повреждениями крон и, наконец, зона березово-сосновых лесов с вейниковым травяным покровом и с эпизодически (один раз в 5–10 лет) сильными газовыми атаками. Вырубка усыхающих групп деревьев сосны в последнем случае не приводит к безлесью, поскольку интенсивно семенным путем возобновляется береза бородавчатая с участием сосны обыкновенной. Именно в этой — последней — зоне "гасятся" острые газовые атаки, вследствие чего в обследованной нами горной долине с р. Каса-Елгой и обширными, до 300 га, сосновыми культурами проникающий сернистый газ существует без видимых ожогов хвои. Поэтому горная долина, заполненная сосновыми культурами, выполняет роль газопоглотителя и тем самым защитного барьера по отношению к далее расположенным обширным массивом хвойных лесов Уралтау.

В табл. 6 дана характеристика трех 17-летних сосновых культур, одна из которых (№ 1) расположена на влажной лугово-черноземовидной почве, другая (№ 2) и взятая к ней в качестве контроля (К), т.е. вне задымления, приурочены к менее плодородным светло-серым горно-

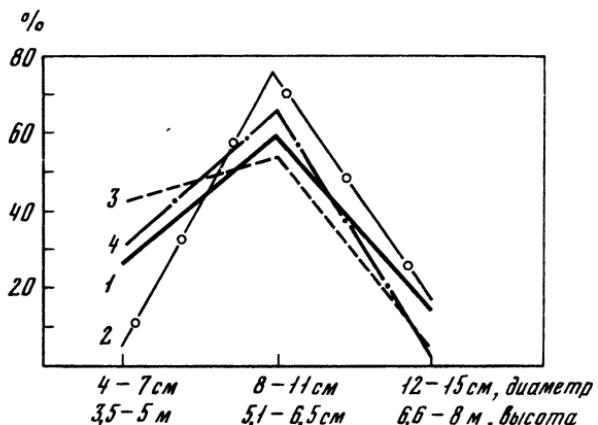


Рис. 31. Распределение (в %) 17-летних деревьев сосны обыкновенной по диаметру (1) и высоте (2) ствола в чистом и загазованном отходами медеплавильного завода воздухе

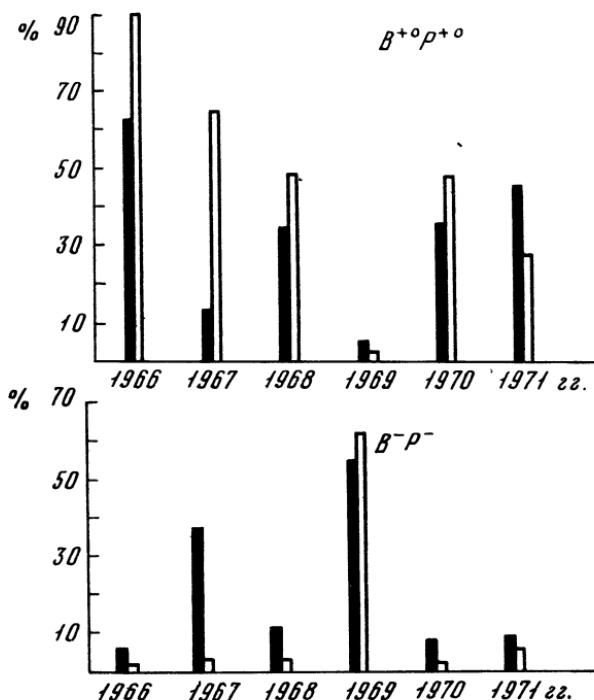
В чистом воздухе: 1 — диаметр; 2 — высота; в загазованном воздухе: 3 — диаметр; 4 — высота

лесным периодически сухим почвам. Сравнение пробных площадей № 1 и 2 дает возможность выяснить влияние повышенного плодородия на сосну в условиях загазованного воздуха, а сравнение пробных площадей № 2 и К — установить степень отрицательного влияния сернистого газа на сосну на однородном почвенном фоне.

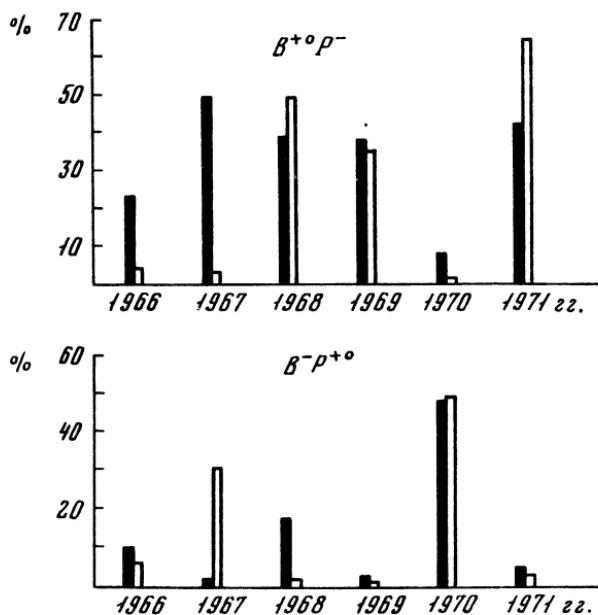
Из данных табл. 6 видно, что, во-первых, загазованность снижает рост деревьев в высоту и по диаметру, уменьшает число деревьев с единично появляющимися женскими шишками, сокращает продолжительность жизни хвои, во-вторых, повышенное почвенное плодородие в загазованном воздухе незначительно, судя по усредненным таксационным данным, усиливает рост и замедляет процесс преждевременного отмирания хвои. Поскольку загазованность воздуха не вызывает усыхания сосновых культур и в целом не приводит к чрезмерному ослаблению роста, то в интересах прогнозирования их долговечности необходимо обратиться к более детальному анализу особенностей их роста.

Установлено, что в загазованном воздухе увлажнение и обогащение почвы гумусом не оказывают значительного влияния в 17-летней сосновой культуре на число (в % от п-200) деревьев, увеличивающих более чем на 20 см верхушечный прирост ствола в 1967—1971 гг. Разница между пробной площадью № 1 и 2 в этом отношении может быть проиллюстрирована соответствующими парами цифр по годам: в 1967 г. — 4,5 и 6,5, в 1968 г. — 2 и 8, в 1969 г. — 12,5 и 7, в 1970 г. — 5 и 3, в 1971 г. — 34 и 34.

Сходная картина наблюдается и при сопоставлении числа деревьев, сохраняющих свой верхушечный прирост на неизменном уровне: в 1967 г. — 19,5 и 21, в 1968 г. — 26 и 20, в 1969 г. — 19,5 и 22, в 1970 г. — 32 и 23,5, в 1971 г. — 11,5 и 10. Приведенные данные указывают на неспособность газообразных токсикантов существенно изменить структуру



Р и с. 32. Распределение (в %) 17-летних деревьев сосны обыкновенной по признаку сопряженного изменения (пояснения в тексте) верхушечного (B) и радиального (P) приростов древесины ствола в загазованном (зачерненный столбик) отходами медеплавильного завода и чистом (белый столбик) воздухе



Р и с. 33. Дополнение к рис. 32

соснового древостоя по признаку варьирования верхушечного прироста ствала.

Загазованность увеличивает число тонкомерных и уменьшает число толстых деревьев, причем улучшенное почвенное питание заметно ослабляет угнетающее влияние газообразного токсиканта; сходная обстановка видна и при распределении деревьев по высоте, но благотворного влияния со стороны повышенного почвенного плодородия не наблюдается (рис. 31). В качестве более чуткого показателя роста и, следовательно, потенциальной жизнеспособности сосновой культуры нами взято распределение деревьев, сопряжено изменяющих верхушечный и радиальный прирост древесины ствола данного года по сравнению с предыдущим.

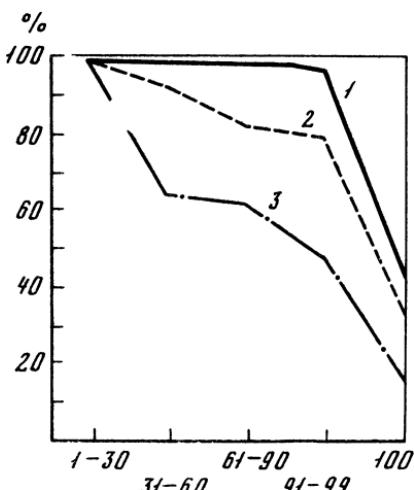
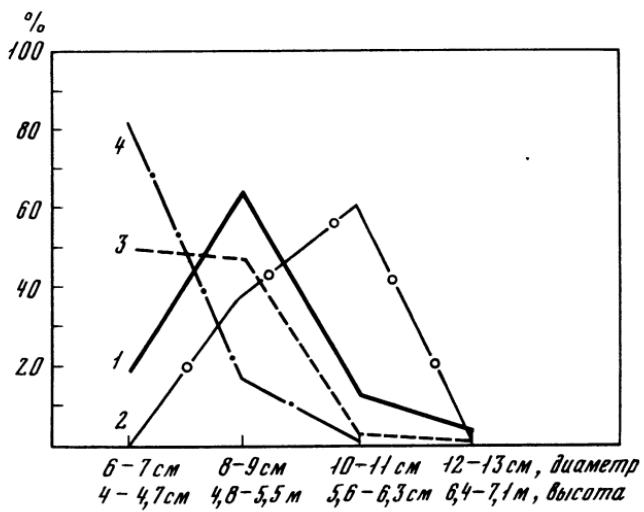
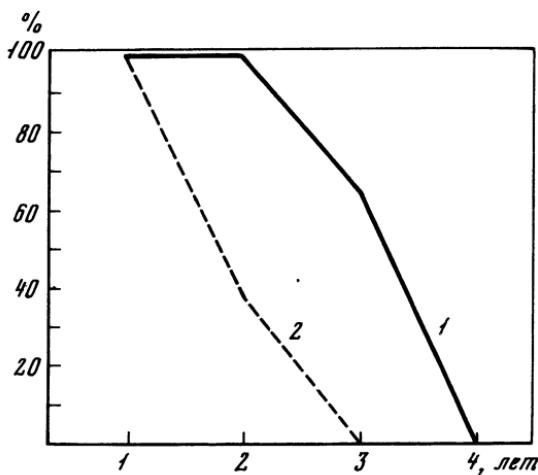


Рис. 34. Количество восстановивших (в % от $n = 1000$) нормальную жизнедеятельность 7-летних деревьев сосны обыкновенной в связи со степенью повреждения охвощенных крон низовым пожаром и высотой ствала (1 – от 141 до 200 см, 2 – от 71 до 140 см, 3 – от 40 до 70 см)

Из приведенных на рис. 32 и 33 материалов следует, что на всех пробных площадях и во все (1966–1971) годы наблюдений присутствуют все категории деревьев по сопряженному изменению приростов древесины. Более того, в отдельные (1966, 1969, 1970, 1971) годы доля деревьев, одновременно повышающих и верхушечный и радиальный прирост, по сравнению с долей деревьев, ведущих себя противоположным образом, изменялась вне зависимости от загазованности воздуха. Отрицательное влияние загазованности через снижение числа деревьев, увеличивших верхушечный прирост как отдельно, так и сопряжено с радиальным приростом, наблюдалось в 1967 и 1968 гг. В объяснении этих фактов уместно отметить, что в период вегетации (май–сентябрь) 1967 и 1968 гг. число случаев северо-восточных ветров, выносящих дымовые отходы медеплавильного производства в горную долину с изучаемыми сосновыми культурами, было максимально высоким (162–178). В остальные же годы их число варьировало в пределах 38–99. Это означает,



Р и с. 35. Распределение (в %) 11-летних деревьев сосны обыкновенной по диаметру и высоте ствола в чистом и загазованном отходами нефтеперерабатывающего завода воздухе (обозначения см. рис. 31)



Р и с. 36. Распределение (в %) 11-летних деревьев сосны обыкновенной по продолжительности жизни хвои в чистом (1) и загазованном (2) отходами нефтеперерабатывающего завода воздухе

что усиление загазованности воздуха ведет к заметному возрастанию числа замедляющих рост деревьев, но не может ввести в угнетенное состояние весь древостой сосны в целом. Иначе говоря, полиморфизм сосновой культуры по набору деревьев, различающихся по типу сопряженного изменения верхушечного и радиального приростов, в качественном отношении стабилен.

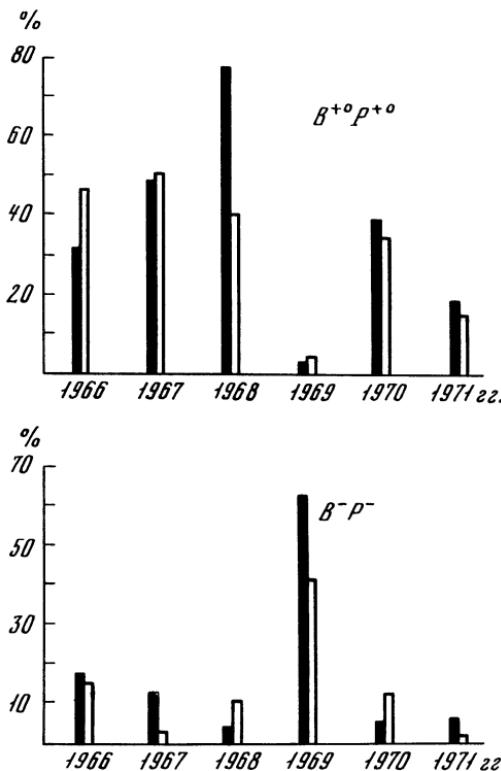


Рис. 37. Распределение (в %) 11-летних деревьев сосны обыкновенной по признаку сопряженного изменения (пояснения в тексте) верхушечного (B) и радиального (P) приростов древесины ствола в загазованном (зачерненный столбик) и чистом (белый столбик) воздухе

Прогноз долговечности этих обследованных 17-летних культур сосны заключается в провозглашении ее нормальной жизнедеятельности на протяжении не менее 80–100 лет, так как, во-первых, мы констатируем нормальный "пульс популяции", т.е. закономерную погодичную ритмику приростов древесины ствола и отсутствие признаков каких-либо необратимых патологических сдвигов в росте, во-вторых, отсутствие усыхания в 70–80-летнем сосняке, расположенному на 1 км ближе к заводу, в-третьих, произрастание в сильно угнетенном близостью (в 0,5 км к северу) к заводу состоянии редкостойного мертвопокровного сосняка в течение 60 лет, в-четвертых, способностью сосны достаточно успешно расти при сокращении продолжительности жизни хвои до 2 лет. В этой связи уместно рассмотреть данные о сильно поврежденных низовым пожаром 7-летних культурах сосны (рис. 34). Установлено, что с увеличением размера 7-летних деревьев возрастает шанс на восстановление нормальной охвоенности за счет формирования новых охвоенных побегов из сохранившихся от огня почек. Наиболее крупные деревья полностью восстанавливают поврежденные даже до 90% огнем кроны, тогда

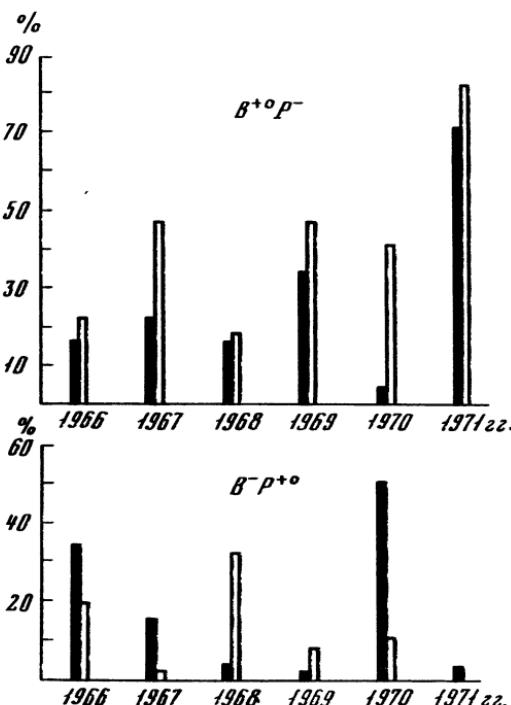


Рис. 38. Дополнение к рис. 37

как значительная часть (40–50%) мелких деревьев погибает. Полная гибель хвои в кроне не приводит к тотальной гибели; и в этом варианте сохраняется отмеченная зависимость восстановления кроны от размера деревьев. Следовательно, частичная повреждаемость крон сосны не становится причиной неотвратимой гибели, а в случае потери хвои старше 2 лет не может существенно нарушить выше охарактеризованный "пульс популяции", проявляющийся в погодических колебаниях прироста стволов.

Вторая группа сосновых культур произрастает в непосредственной близости с нефтеперерабатывающим заводом, подвергаясь угнетающему влиянию углеводородов с примесью сернистых соединений. В 11-летнем возрасте средняя высота соснового древостоя составила 5,2 м – на 0,4 м меньше, а средний диаметр стволов 7 см – на 2 см меньше, чем в чистом воздухе (рис. 35). Если двухлетней хвойей в чистом воздухе обладают все деревья, то в загазованном – всего лишь 38%. Трехлетняя хвоя и в чистом воздухе отсутствует у 35% деревьев, а в загазованном – у 100% (рис. 36).

Обратимся теперь к структуре древостоя по признаку колебаний верхушечных приростов (табл. 7). Обращает на себя внимание факт присутствия во все годы наблюдений (1966–1971 гг.) деревьев, усиливающих прирост, несмотря на загазованность. Процент деревьев, снижающих прирост в загазованном воздухе, колеблется от 1,5 до 14, а в чистом воздухе – от 0 до 10,4. Нет значительных отличий и в отношении числа деревьев, сохраняющих прирост на прежнем уровне. Данные рис. 37

Таблица 7

Количество деревьев (в %), сохранивших на прежнем уровне верхушечный прирост ствола и изменивших его более чем на 20 см в данном году по сравнению с предыдущим годом в 11-летней культуре сосны обыкновенной вблизи нефтеперерабатывающего завода (Газ) и вне задымления (К)

Характер изменения прироста	Экотоп	Год формирования прироста, сравниваемого с предыдущим					
		1966	1967	1968	1969	1970	1971
Увеличение	Газ	3,1	1,6	24,6	1,0	1,0	31,5
	К	6,2	42,7	4,1	2,1	5,2	35,3
Снижение	Газ	4,2	3,7	1,5	14,0	6,5	1,5
	К	3,1	0	10,4	6,2	2,0	1,3
Без изменений	Газ	28,6	33,1	5,2	15,0	30,5	9,0
	К	17,8	6,4	16,3	28,2	30,4	6,6

и 38 свидетельствуют о неспособности газообразных токсикантов полностью "выбить" из древостоя деревья, могущие одновременно усиливать и верхушечный и радиальный приrostы. Лишь в отдельные (1969 г.) годы резко возрастает доля деревьев, одновременно сокращающих и верхушечный и радиальный прирост. Но при этом около одной трети деревьев, снизив радиальный, смогло одновременно усилить верхушечный прирост, содействуя тем самым охвоению кроны.

Материалы по характеристике роста 11-летней культуры лиственницы Сукачева в тех же условиях свидетельствуют о том, что и хвоепадность не ограждает от угнетающего влияния газообразных выбросов. Если в чистом воздухе средняя высота лиственничного древостоя составила 7,4 м при диаметре 11 см, то в загазованном воздухе соответственно 6,7 м и 8 см. Сопоставление менее газоустойчивой сосны с более газоустойчивой лиственницей в этом отношении заслуживает внимания.

Прогноз долговечности сосновых культур затруднен отсутствием старых древостоев. Факт удовлетворительного роста древостоя и отсутствия усыхания в 20-летней сосновой культуре даже после сильных атмосферных засух 1973–1975 гг. свидетельствует о достаточно высокой газоустойчивости сосны. Проводя сравнение с сосновыми насаждениями в сфере действия медеплавильного завода и учитывая отсутствие необратимых отрицательных сдвигов в приростах, можно считать приемлемым прогноз о способности культур сосны дожить вблизи нефтеперерабатывающего завода не менее чем до 50–60 лет.

ВЫВОДЫ

1. В прогнозировании газоустойчивости лесообразующих видов необходимо базироваться на прогностической оценке прежде всего тех структурно-функциональных особенностей всех уровней организации индивидуума и популяции, которые могут быть защитным средством по отно-

шению к токсикантам при газообмене как лесных сообществ, так и отдельных растений с окружающей воздушной средой. В этом газообмене, ведущем к интоксикации, должны быть учтены не только клеточно-тканевой; но и онтогенетический, а также популяционно-ценотический уровни.

2. Газоустойчивость того или иного растительного вида – сугубо относительное понятие, так как без "привязки" вида к определенному режиму задымления и типу лесорастительных условий нельзя получить объективную оценку его резистентности к токсиканту. Выявление устойчивых для определенных неоэкотопов видов деревьев и кустарников должно быть сопряжено с определением их газоаккумулирующей функции.

3. При количественном определении санирующей загазованный воздух функции древесно-кустарниковых насаждений необходимо располагать данными прежде всего о биомассе листьев, их суммарной поверхности, содержании инкорпорированного и поверхностно-адсорбированного токсиканта, его летальной концентрации в клетках и тканях.

4. Усиление газоаккумулирующей функции осуществимо при учете закономерностей в сезонных, годичных и возрастных изменениях тех параметров древесного растения, которые имеют непосредственное отношение к интенсивности и емкости газопоглощения. Рациональная организация лесного ценоза как промышленного фитофилтра надежно обеспечивается подбором видов, их пространственным размещением с обязательной оптимизацией условий для роста и новообразования биомассы листьев.

5. В прогнозировании газоустойчивости лесообразующих видов необходимо базироваться на закономерностях, определяющих, во-первых, барьерный эффект лесного биоценоза, облиственных крон и покровных тканей, во-вторых, темпы интоксикации внутренних тканей при их газообмене с загрязненным воздухом и, в-третьих, совершенно детоксицирующих внутриклеточных механизмов. Поиск аналогов и выявление экологически-эквивалентных отношений между различными экстремальными факторами обеспечивает выработку более надежных прогнозов выживаемости и долговечности древесных растений.

6. При прогнозировании газоустойчивости насаждения как целого целесообразно исходить из факта биотипической неоднородности древостоя по степени отзывчивости годичных приростов древесины ствола на изменение погодных условий. Чем в более полном объеме сохраняет древостой соответствующую биотипическую структуру при ухудшении лесорастительных условий газообразными токсикантами, тем более точным и дальнодействующим становится прогноз об отсутствии необратимых деструктивных изменений и, следовательно, продолжения жизнедеятельности насаждения с выполнением газоаккумулирующей функции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема формирования оптимальной биотехносферы требует дальнейшего совершенствования прогнозирования, особенно по отношению к современному техногенезу и лесообразующим видам деревьев и кустарников с их мощными средостабилизирующими и оздоровительными функциями. Постоянно возрастающая индустриализация производственной деятельности обязывает быть максимально осторожным при преобразовании природных экосистем и учитывать ограниченность адаптивных возможностей растительных видов. Территориальное сближение промышленных предприятий и лесных биоценозов, их экологическое "сращивание" на основе адаптивных преобразований организмов при одновременном приложении технологий к приспособительным потенциям видов — один из главных ориентиров в развитии учения о биотехносфере и индустриальной дендрэкологии. Для обеспечения экологически корректных превентивных мер по отношению к лесообразующим видам и их местообитаниям необходима интенсивная работа по дальнейшему совершенствованию теории и методов экологического прогнозирования.

Все более четкой и ясной становится идея о том, что лес и человек — это тесно связанные крупнейшие компоненты нашей планеты. В будущую общую теорию изменяемой индустриализированной производственной деятельностью биосферы существенный вклад вносит ныне интенсивно развивающийся синтез "природной" и "индустриальной" экологии. Эколого-эволюционная оценка техногенных факторов и сосредоточение внимания на причинной обусловленности антропогенных популяционных волн призваны совершенствовать индустриально-экологические исследования, одной из частных практических целей которых является оптимизация техногенных ландшафтов с помощью лесообразующих видов. В этом плане прогноз "первого шага" видов в неоэкотопы, т.е. поселение, размножение и начало формирования в них новых популяций, необходим так же, как и расчет промышленного фитофилтра.

В прогнозировании газоустойчивости целесообразно базироваться на двух вариантах, один из которых ориентирует на преадаптивный аспект, а другой — на феномен патологического сдвига в состоянии растения при его интоксикации. Если первый вариант позволяет дать в основном качественную прогностическую оценку различным признакам организации лесообразующего вида при его вхождении в неоэкотоп, то второй — количественное сопоставление интенсивности техногенного фактора и запаса устойчивости растения. Следовательно, преадаптивная ориентировка в сочетании с расчетным методом выживаемости выступает в несомненной взаимосвязи.

Сосредоточение внимания на структурно-функциональных особенностях биоморфы лесного дерева, на индивидуальных (онтогенетических) и популяционных (видовых) адаптациях в их постоянном взаимодействии, на причинах инадаптивности лесообразующих видов обеспечивает фактологическую основу прогнозов. Эмпирические обобщения результатов частных исследований устойчивости древесных растений к различным неблагоприятным природным и техногенным факторам приобретают достаточно высокую прогностическую ценность благодаря использованию идей о преадаптациях, экологической эквивалентности, кризисных ситуациях и экологических ареалах. Метод аналогий и принцип запретов полезны в условиях ограниченной информативности об экологических механизмах лесных сукцессий и морфофизиологическом содержании феноменов выживания и расселения видов.

В прогнозе дигрессивно-демутационных смен низкогорных широколиственно-хвойных лесов, экологической судьбы лиственничников на Уфимском плато, долговечности сосновых насаждений в загазованном воздухе и расчете газоаккумулирующей функции посадок хвойных показана достаточно высокая работоспособность выше сформулированных положений. Необходимо подчеркнуть, что противопоставление техногенных факторов природным условиям так же неправомерно, как и изолированное рассмотрение отдельных структур и функций в качестве самодовлеющих преадаптаций.

Многообразие и динамика природных и техногенных факторов, случайное, т.е. без изначальной программированности, использование имеющихся у растений структур и функций в качестве неспециализированных предпосылок при вхождении в неэкотопы неизбежно придают дендроэкологическим прогнозам вероятностный характер. В повышении точности и дальнодействия дендроэкологических прогнозов существенное значение приобретает заблаговременная информированность о физико-химических параметрах техногенных факторов в связи с их антропогенной обусловленностью. Сопоставление уровня резистентности тканей и органов с ожидаемой интенсивностью техногенных факторов повышает точность прогноза выживаемости. Существование экологически эквивалентных отношений между различными природными и техногенными факторами в их гипо- и гиперпессимальных, сублетальных и летальных значениях облегчает выбор оптимальной стратегии в подборе высокоустойчивых видов. Высока прогностическая ценность идеи о ведущей роли внутриклеточной химической нейтрализации промышленных токсикантов с помощью как экзогенных катионов и анионов, так и эндогенных органических соединений типа органических кислот и дубильных веществ.

Закономерности газоаккумулирующей способности лесообразующих видов и полиморфизма их насаждений придают дендроэкологическому прогнозированию роль эффективного инструмента в решении задачи биологической очистки атмосферы от промышленных токсикантов.

Детоксицирующая функция горных водоохранно-защитных лесов по отношению к дымовым отходам и загрязненным атмосферным осадкам

как служит гарантией чистоты речных и озерных вод. Через воздух и воды замыкается биохимический цикл в системе "лес—промышленность".

Актуальное значение приобретает задача сохранения существующих горно-лесных экосистем Урала путем надежного самовозобновления коренных типов леса и полной детоксикации промышленных выбросов в пределах санитарно-защитных зон с помощью системы газопоглотительных и пылезадерживающих лесополос. Достигнутые лесоводами Урала успехи в лесовосстановлении и защитном лесоразведении следует квалифицировать как начало нового, оптимистического витка в эволюции уральского сектора биотехносферы.

ЛИТЕРАТУРА

- Антипов В.Г.** Отношение древесных растений к промышленным газам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленингр. лесотехн. акад. им. С.М. Кирова, 1975.
- Ации Д.** Сельскохозяйственная экология/Пер. с итал. М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. 344 с.
- Берлянд М.Е.** Современные проблемы атмосферной диффузии и загрязнения атмосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 182 с.
- Библь Р.** Цитологические основы экологии растений. М.: ИЛ, 1965. 463 с.
- Бирюкова З.П., Бирюков В.Н.** Физиологическое состояние и устойчивость к засухе сосны Казахского мелкосопочника. — В кн.: Тезисы докладов III Уральского совещания по физиологии и экологии древесных растений. Уфа: БФ АН СССР, 1970, с. 148—149.
- Борзовский Р.В.** О влиянии Рыбинского водохранилища на леса Дарвинского заповедника. — В кн.: Рыбинское водохранилище. М.: МОИП, 1953, т. 1, с. 21—50.
- Бычкова З.Н.** Воздействие двуокиси азота на морфологические особенности овощных культур в районе Воскресенского химкомбината: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1975.
- Васильев И.М.** Зимовка растений. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 191 с.
- Васильев Я.Я.** Объем понятия "тип леса" и схема классификации типов лесов. — Сов. бот., 1935, № 1, с. 36—63.
- Веденеев А.Л.** О микробиологической индикации промышленного загрязнения биогеоценоза. — В кн.: Тезисы докладов Всесоюзного совещания в Днепропетровске 26—28 октября 1978 г. "Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов". Днепропетровск: Днепропетровский ун-т, 1978, с. 226.
- Вендрев С.Л., Дьяконов К.Н.** Водохранилище и окружающая природная среда. М.: Наука, 1976. 135 с.
- Веретеников А.Л.** Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М.: Наука, 1964. 87 с.
- Воробьев Д.В.** Типы лесов европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 450 с.
- Всеволожская Г.К.** Влияние различных условий минерального питания на повышение засухоустойчивости древесных пород. — В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 503—507.
- Генкель П.А., Окнина Е.З.** Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М.: Наука, 1964. 242 с.
- Георгиевский А.Б.** Проблема преадаптации (историко-критическое исследование). М.: Наука, 1974. 148 с.
- Георгиевский А.Б., Петленко В.П., Сахно А.В., Царегородцев Г.И.** Философские проблемы теории адаптации. М.: Мысль, 1974. 277 с.
- Гетко Н.В.** Газоустойчивость и газопоглотительная способность растений в условиях Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Мин. гос. ун-т, 1972.
- Гетко Н.В., Кулагин Ю.З., Яфаев Э.М.** О газопоглотительной способности хвойных. — В кн.: Экология хвойных. Уфа: БФАН СССР, 1978, с. 112—120.

- Гилляров М.С.** Закономерности приспособления членистоногих на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.
- Гилляров М.С.** Экологические и этологические признаки в систематике и филогенезе насекомых. — Журн. общ. биол., 1974, № 1, с. 13 - 33.
- Глазовская М.А.** Техногенез и проблемы ландшафтно-геохимического прогнозирования. — Вестн. МГУ. Сер. геогр., 1968, № 1, с. 30-36.
- Глумов Г.А.** Естественные леса южной части лесостепи Зауралья. — Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 19, с. 49-75.
- Горчаковский П.П.** Основные проблемы исторической фитogeографии Урала. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. 1969, вып. 66. 286 с.
- Горчаковский П.П.** Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Гречиш Я.** Влияние промышленной загрязненности воздуха на сосновые и еловые леса. — В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск: УФАН СССР, 1970, с. 20-25.
- Гроздов Б.В.** Дендрология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 435 с.
- Гурьянова О.З.** Влияние промышленных газов на физиологические процессы хвойных пород в лесопарковом поясе Москвы. — В кн.: Тезисы докладов Второго Уральского совещания по экологии и физиологии древесных растений. Уфа, 1965, с. 213-214.
- Гусева В.А.** Влияние минерального питания на окислительно-восстановительный режим и газоустойчивость растений. — В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. Горький; Москва: Изд-во Горьк. ун-та, 1950, с. 211-259.
- Дадыкин В.П.** Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 277 с.
- Джапаридзе Л.И.** Пол у растений. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1965, ч. 2. 307 с.
- Дмитриев П.А., Кулагин Ю.З., Трифонов П.М. и др.** О причинах повреждения и гибели культур сосны на Зи-лаирском плато. — Тезисы докладов научно-практической конференции "Комплексное ведение лесного хозяйства Башкирии". Уфа, 1975, с. 70-73.
- Добровольский И.А.** Биогеоценотические основы оптимизации техногенных ландшафтов. — В кн.: Тезисы докладов Второго республиканского совещания "Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование". Киев: Наук. думка, 1978, с. 159-161.
- Дурмишидзе С.В., Угрехелидзе Д.Ш.** Окисление этана, пропана и пентана высшими растениями. — Сообщ. АН ГССР, 1968, т. 50, № 3, с. 661-666.
- Дурмишидзе С.В., Нуцубидзе Н.Н.** Поглощение двуокиси азота листьями растений. — В кн.: Материалы I Всеобщего симпозиума "Человек и биосфера". М.: Наука, 1975, с. 310-311.
- Егоров Ю.Е.** Стабилизирующий эффект случайной элиминации. — Журн. общ. биол., 1975, т. 36, с. 221-226.
- Заблуда Г.В.** Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловск: Свердлов. обл. гос. изд-во, 1948. 130 с.
- Завадский К.М.** Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Заикина И.Н.** К биологии цветения некоторых видов клена в Московской области. — Бюл. науч.-техн. информ. ВНИИПМ, 1958, № 6, с. 32-37.
- Зубарева Р.С.** Типы широколиственных хвойных лесов северной части Уфимского плато: Проблемы ботаники на Урале. — Зап. Свердл. отд-ния Всесоюз. бот. о-ва, 1973, вып. 6, с. 100-110.
- Илькун Г.М.** Газоустойчивость растений. Киев: Наук. думка, 1971. 145 с.
- Илькун Г.М.** Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1978. 245 с.
- Илюшин И.Р.** Усыхание хвойных лесов от задымления. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953. 38 с.
- Кадильников И.П., Кадильникова Е.И., Кудряшов И.К. и др.** Физико-географическое районирование Башкирской АССР. — Учен. зап. Башк.

- ун-та. Сер. геогр., 1964, т. 16, № 1. 210 с.
- Колесников Б.П.** О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР. — Изв. СО АН СССР, 1958, № 4, с. 113—124.
- Колесников Б.П.** Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием. — В кн.: Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. Свердловск, 1961, с. 107—132.
- Колесников Б.П.** О научных основах биологической рекультивации технологенных ландшафтов. — В кн.: Проблемы рекультивации земель в СССР. Новосибирск: Наука, 1974, с. 12—25.
- Колесников Б.П.** Зонально-географические системы ведения лесного хозяйства — научная основа его интенсификации на Урале. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск: Средне-Уральск. кн. изд-во, 1978, с. 3—16.
- Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смоленков Е.П.** Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 174 с.
- Комин Г.Е.** Цикличность в динамике лесов Зауралья: Автoref. дис. . . д-ра биол. наук./Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1978.
- Конституция (Основной Закон) Союза Советских Социалистических Республик. Москва, 1977.
- Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И.** Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1976. 198 с.
- Крамер П., Козловский Т.** Физиология древесных растений: Пер. с англ. М.: Гослесбумиздат, 1963. 627 с.
- Красинский Н.П.** Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений. — В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. Москва; Горький, 1950, с. 9—110.
- Крашенинников И.М., Кучеровская-Рожанец С.Е.** Растительность Башкирской АССР. — В кн.: Природные ре-
- сурсы Башкирской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, т. 1, с. 3—154.
- Крылов Г.В.** Фитоценологическая схема групп типов леса на экологической основе. — В кн.: Сборник работ к 75-летию В.Н. Сукачева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 330—339.
- Крылов Г.В.** Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 254 с.
- Кулагин Ю.З.** Влияние подтопления на некоторые виды деревьев и кустарников. — Учен. зап. Казан. ун-та, 1958а, т. 118, кн. 5, с. 119—183.
- Кулагин Ю.З.** Бересклет бородавчатый на территории Жигулей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958б, т. 63, № 6, с. 101—105.
- Кулагин Ю.З.** Эколо-систематический обзор дендрофлоры Ильменского заповедника. — Тр. Ильменского заповедника, 1961, вып. 8, с. 51—56.
- Кулагин Ю.З.** Типы болотных лесов Ильменского заповедника и их динамика. — Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 28, с. 45—56.
- Кулагин Ю.З.** К познанию биологии лиственницы Сукачева. — В кн.: Тезисы докладов научной конференции по вопросам биологии, посвященных 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Уфа: Баш. ун-т, 1967, с. 85—87.
- Кулагин Ю.З.** Особенности распространения лиственницы Сукачева на Южном Урале. — В кн.: Рефераты докладов, посвященных 50-летию Башкирской АССР. Уфа: БФАН СССР, 1969, с. 132—133.
- Кулагин Ю.З.** К методике создания зеленого фильтра. — В кн.: Материалы научной конференции "Растения и промышленная среда". Киев: Наук. думка, 1971, с. 13—15.
- Кулагин Ю.З.** Газоустойчивость растений и преадаптации. — Экология, 1973, № 2, с. 50—54.
- Кулагин Ю.З.** Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974а. 124 с.
- Кулагин Ю.З.** Преадаптации и экологический прогноз. — Журн. общ. биол., 1974б, т. 35, № 2, с. 223—227.
- Кулагин Ю.З.** Экологические особенности урбанизированной среды. — В кн.:

- Тезисы докладов научно-технического совещания "Зеленое строительство и окружающая среда". Минск: АН БССР, 1975а, с. 9—11.
- Кулагин Ю.З.** К эколого-эволюционной оценке антропогенных факторов. — В кн.: Тезисы докладов Всесоюзного совещания "Методологические основы теории преобразования биосфера". Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975б, с. 151—152.
- Кулагин Ю.З.** О феномене экологической эквивалентности. — Журн. общ. биол., 1975в, т. 36, № 5, с. 709—715.
- Кулагин Ю.З.** О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье. — Экология, 1976, № 2, с. 24—29.
- Кулагин Ю.З.** О кризисных для древесных растений ситуациях. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 1, с. 11—14.
- Кулагин Ю.З.** Экологические ареалы пород — лесообразователей в районе Уфимского плато. — Лесоведение, 1978а, № 5, с. 24—29.
- Кулагин Ю.З.** Хвойные лесообразователи и экологическое прогнозирование. — В кн.: Экология хвойных. Уфа: БФАН СССР, 1978б, с. 5—21.
- Кулагин Ю.З.** Экологический аспект проблемы преадаптаций. — Журн. общ. биол., 1978в, т. 39, № 6, с. 823—828.
- Куражковский П.Н.** О затопленных лесах Рыбинского водохранилища. — В кн.: Рыбинское водохранилище. М.: МОИП, 1953, ч. 1, с. 12—20.
- Лавренко Е.М.** Основные проблемы биогеоценологии и задачи биогеоценологических исследований в СССР. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 4, с. 395—408.
- Лобанов Н.В.** Микротрофность древесных растений. М.: Сов. наука, 1953. 227 с.
- Лобанова М.В.** Отношение некоторых древесных пород к затоплению. Учен. зап. Казан. ун-та, 1955, т. 115, кн. 5, с. 95—110.
- Лосицкий К.П.** Дубравы северной лесостепи и зоны смешанных лесов. — В кн.: Труды ВНИИЛХ. М.; Л.; Гослесбумиздат, 1949, вып. 29, с. 105—152.
- Лыкошин А.Г.** Многолетняя мерзлота в долине р. Уфы. — Природа, 1952, № 1, с. 115.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Макаренко А.А.** Отрицательный массовый отбор в сосняках Казахского мелкосопочника. — В кн.: Рефераты докладов научно-методической конференции "Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. Алма-Ата: КАЗНИИЛХ, 1969, с. 43—45.
- Максимов Н.А.** Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 559 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
- Мамаев С.А., Махнев А.К.** Некоторые вопросы селекции растений в условиях среды, измененной техногенными воздействиями: Проблемы генетики и селекции растений на Урале. — В кн.: Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977, с. 126—128.
- Марков М.В., Фирсова М.И.** Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. — Учен. зап. Казан. ун-та, 1955, т. 115, кн. 5, с. 5—94.
- Марценюк В.Б.** Устойчивость декоративных растений к аммиаку и некоторые их физиолого-биохимические особенности: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Казань: Ин-т биол. Казан. фил. АН СССР, 1978.
- Мауринь А.М., Лиела И.Я., Дрике А.Я., Паспелова Г.Е.** Прогнозирование плодоношения древесных растений. — В кн.: Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука, 1977, с. 50—53.
- Махонин А.С., Смолоногов Е.П.** Генетическая классификация лесов северного макросклона Восточного Танну-Ола (Тувинская АССР). — Тр. Ин-та экол. раст. и жив. УНЦ АН СССР, 1976, вып. 101, с. 3—17.
- Махонина Г.И., Чибрик Т.С.** Агрехимическая и геоботаническая характеристика гидроотвалов Челябинского угольного бассейна. — В кн.: Растения и промышленная среда. Сверд-

- ловск: Уральск. ун-т, 1974, вып. 3, с. 127–132.
- Молчанов А.А.** Атмосфера как компонент лесного биогеоценоза. — В кн.: Основы лесной биогеоценоологии/ Под ред. В.Н. Сукачева, Н.В. Дылписа. М.: Наука, 1964, с. 50–90.
- Молчанов А.А.** Загрязнение атмосферы вредными для растений промышленными выбросами. — В кн.: Доклады советских ученых на Международном симпозиуме по влиянию леса на внешнюю среду. М.: Наука, 1970, т. 2, с. 109–116.
- Молчанов А.А., Смирнов В.В.** Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 98 с.
- Молчанов А.М.** Математические модели в экологии: Роль критических режимов. — В кн.: Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 133–141.
- Морозов Г.П.** Биологические особенности древесных пород с генетико-эволюционной точки зрения. — В кн.: Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978, с. 27–44.
- Некрасова Т.П.** Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 131 с.
- Николаевский В.С.** Биологические основы устойчивости декоративных растений к сернистому газу: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Пермь: Пермский ун-т, 1972.
- Основные направления развития народного хозяйства СССР на 1975–1980 годы, принятые XXV съездом КПСС. М.
- Паули В.** Об идее дополнительности. — В кн.: Физические очерки. М.: Наука, 1975, с. 50–56.
- Письмеров А.В.** Почвенно-геоморфологическая классификация типов лесорастительных условий елово-пихтовых лесов Уфимского плато. — В кн.: Сборник трудов Башкирской лесной опытной станции по лесному хозяйству. Уфа, 1964, вып. 7, с. 24–35.
- Плотников В.В., Семериков Л.Ф.** Популяционно-экологические аспекты тератологии древесных растений. — Докл. АН СССР, 1976, т. 227, № 2, с. 472–474.
- Поварницын В.А.** Леса из сибирской пихты в СССР (типологический очерк). — В кн.: Сборник работ к 75-летию В.Н. Сукачева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 408–424.
- Погребняк П.С.** Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 456 с.
- Показий И.Т.** Возможности повышения биологической устойчивости леса к листогрызущим вредителям при создании дубовых насаждений. — В кн.: Защита леса от вредителей и болезней. М.: Колос, 1972, с. 59–62.
- Прозина М.Н.** Биология цветения некоторых видов клена. — Вестн. МГУ. Сер. биол., 1956, № 1, с. 39–46.
- Раменский Л.С.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Рахим-заде Ф.К., Трофимов С.С.** Экологические и социально-экономические критерии районирования рекультивационных работ в Сибири. — В кн.: Восстановление техногенных ландшафтов Сибири (теория и технология) Новосибирск: Наука, 1977, с. 3–13.
- Рашев С.** Устойчивостта на различни дървесни видове на отровни газове в ЧССР. — Горскостопанство, 1975, т. 31, № 6, с. 41–43.
- Рузавин Г.И.** Вероятность, индукция, детерминизм. — В кн.: Современный детерминизм и наука. Новосибирск: Наука, 1975, т. 1, с. 63–84.
- Сабинин Д.А.** Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
- Северцов А.Н.** Этюды по теории эволюции: Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин: Госиздат РСФСР, 1921. 312 с.
- Сенининова-Корчагина М.В.** О ксероморфизме вечнозеленых болотных вересковых. — Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук, 1956, вып. 11, № 213, с. 3–110.
- Сергеев Л.И., Сергеева К.А., Мельников В.К.** Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа: БФАН СССР, 1961. 210 с.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений: Жизненные формы

- покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 146–205.
- Сказкин Ф.Д.** Влияние элементов минерального питания на устойчивость хлебных злаков к недостатку воды в почве в различные периоды их развития. — В кн.: Труды конференции по физиологии устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 402–408.
- Соболев С.С.** О бонитировке почв. — Науч. тр. МЛТИ, 1972, вып. 40, с. 4–35.
- Соков М.К., Габиб-Заде Л.А.** Внутривидовые различия в газоустойчивости сосны. — В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977, с. 213–216.
- Соколов С.Я., Связева О.А.** География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 264 с.
- Сочава В.П.** Лиственничные леса. — В кн.: Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, т. 1, с. 249–318.
- Спероу А.Х., Вудвелл Дж.М.** Чувствительность растений к хроническому γ-облучению. — В кн.: Вопросы радиоэкологии. М.: Атомиздат, 1968, с. 57–85.
- Сретенский В.А.** Исследование некоторых особенностей роста сосны обыкновенной в культурах Уфимского механизированного лесхоза Удмуртской АССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск: Урал. лесотехн. ин-т, 1970. 17 с.
- Строгонов Б.П.** Физиологические основы солеустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 366 с.
- Сукачев В.Н.** Дендрология с основами лесной геоботаники. М.; Л.: Гослестхиздат, 1938. 574 с.
- Тарарабин В.П.** Устойчивость древесных растений в условиях промышленного загрязнения окружающей среды: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. Киев: Ин-т физиол. растений АН УССР, 1974. 54 с.
- Тарчевский В.В.** О выделении новой отрасли ботанических знаний — про-
- мышленной ботаники. — В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск: УФАН СССР, 1970, с. 5–9.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.** Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.** Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Ткаченко М.Е.** Усыхание лесов Башкирии и меры к их оздоровлению. — В кн.: Сборник трудов Башкирской лесной опытной станции. Уфа: Башиздат, 1948, вып. 2, с. 3–15.
- Туманов И.И.** Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. — В кн.: Труды Конференции по физиологии устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 5–17.
- Ушков С.Л.** Лесные пожары и особенности возобновления сосны и березы на гарях Ильменского заповедника. — В кн.: Флора и лесная растительность Ильменского заповедника им. В.И. Ленина. — Тр. Ильменского заповедника, 1961, вып. 8, с. 159–170.
- Фильзозе Е.М.** Закономерности естественного лесовозобновления в лесах Ильменско-Вишневогорского лесорастительного района. — Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1961, вып. 25, с. 83–96.
- Шахов А.А.** Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 538 с.
- Шварц С.С.** Эволюционная экология животных — Тр. Ин-та экологии раст. и живот. УФАН СССР, 1969, вып. 65. 198 с.
- Шиманюк А.П.** Естественное возобновление на концентрированных вырубках (по исследованиям в сосновых лесах таежной зоны Европейской части СССР) М.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 4–53.
- Шиятов С.Г.** Дендрохронология, ее принципы и методы. — В кн.: Проблемы ботаники на Урале. — Зап.

- Свердлов. отд-ния Всесоюз. бот. о-ва, 1973, вып. 6, с. 53—81.
- Шмальгаузен И.П. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 450 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Чендлер У. Плодовый сад: Листопадные плодовые культуры. М.: Сельхозгиз, 1960. 617 с.
- Чуваев П.П., Кулагин Ю.З., Гетко Н.В. Вопросы индустриальной экологии и физиологии растений. Минск: Наука и техника, 1973. 52 с.
- Цельникер Ю.Л. Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию. — Тр. Ин-та леса АН СССР, 1955, т. 27, с. 6—28.
- Юшков В.И. Влияние искусственной дефолиации на рост и интенсивность потенциального фотосинтеза у сосны обыкновенной. — Тр. Ин-та экологии раст. и живот. УНЦ АН СССР, 1976, вып. 100, с 14—23.
- Ярошенко П.Л. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 474 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1	
Индустриальная дендроэкология и прогнозирование	5
О техногенезе и антропогенных средах	—
Особенности дендроэкологического прогнозирования	11
Об адаптациях лесных деревьев	21
Выводы	29
Глава 2	
Некоторые понятия и принципы индустриальной дендроэкологии	30
О преадаптированности растений	—
Феномен экологической эквивалентности	38
Критические периоды и кризисные ситуации	45
Выводы	54
Глава 3	
Экологические ареалы лесообразующих видов и прогнозирование лесных сукцессий	56
О понятии "экологический ареал вида"	—
Обобщенная схема типов лесорастительных условий как основа построения экологических ареалов лесообразующих видов	58
Экологические ареалы лесных деревьев и прогнозирование лесовосстановительной динамики	62
Экологические ареалы подлесочных кустарников и прогнозирование фитоценотического барьера	69
Прогнозирование выживаемости лиственничников Уфимского плато	72
Выводы	79
Глава 4	
Прогнозирование газоустойчивости древесных растений	81
О газоустойчивости и газоаккумулирующей функции	—
К методике прогноза газоустойчивости сосновых насаждений	93
Выводы	103
Заключение	105
Литература	108

Юрий Захарович К у л а г и н

**ЛЕСООБРАЗУЮЩИЕ ВИДЫ,
ТЕХНОГЕНЕЗ
И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ**

*Утверждено к печати Институтом биологии
Башкирского филиала Академии наук СССР*

Редактор издательства Е.К. Исаев

Художественный редактор И.Ю. Нестерова

Технический редактор Н.М. Петракова

ИБ № 17401

Подписано к печати 31.03.80. Т – 07314

Формат 60 x 90 1/16. Бумага офс. № 1. Печать офсетная

Усл.печ.л. 7,3, Уч.-изд.л. 8,1

Тираж 800 экз. Тип. зак. 1160

Цена 1 р. 20 к.

**Издательство "Наука",
117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90;**

**Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12**