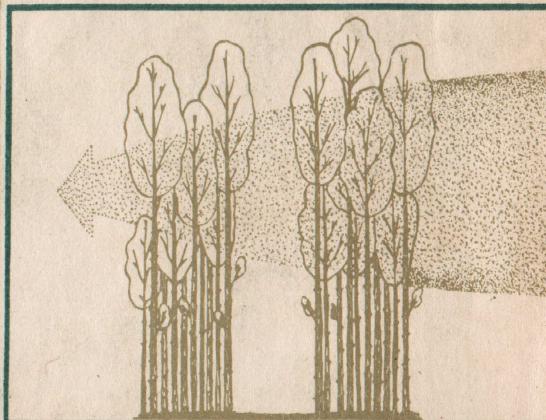


Ю. З. КУЛАГИН

# Индустриальная дендроэкология и прогнозирование



Эта книга была отсканирована  
специально для  
лаборатории лесоведения

Института биологии УНЦ РАН

[www.forestry.chat.ru](http://www.forestry.chat.ru)

все книги лаборатории на сайте!!!

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БАШКИРСКИЙ ФИЛИАЛ

Институт биологии

Ю. З. КУЛАГИН

# Индустриальная дендроэкология и прогнозирование

Ответственный редактор

доктор биологических наук Е.В. КУЧЕРОВ



Москва

"Наука"

1985

К у л а г и н Ю.З. Индустриальная дендроэкология и прогнозирование.  
М.: Наука, 1985.

В книге сформулированы основные понятия, принципы и методы инду-  
стриальной дендроэкологии. Обоснованы методы прогнозирования выжи-  
ваемости древесных растений в техногенных условиях.

Для экологов, лесоводов и работников по охране природы. Табл. 15,  
рис. 5, библиогр. 111 назв.

Рецензенты: Е.Л. Любарский, Б.М. Миркин

К 2001050000-370  
042 (02) -85 227-85-III

©Издательство "Наука", 1985

## ВВЕДЕНИЕ

Создание эффективной системы мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов с гарантированным обеспечиванием оптимальных для жизни и прогресса условий внешней среды требует интенсивного развития экологии и совершенствования экологического прогнозирования. Современная производственная деятельность выступает в роли весьма мощного фактора, способного не только существенно изменить почвенно-растительный покров отдельных природных зон Земли, но и повлиять на направление и темпы эволюционного процесса в биосфере.

Урал с его развитой горнорудной, металургической, химической промышленностью, гидротехническими сооружениями, механизированным сельским и лесным хозяйством, интенсивной урбанизацией с локальными рекреационными перегрузками с 50-х годов стал объектом индустриально-экологических исследований. Необходимость теоретического и методического обоснования работ по фитомелиорации промышленных отвалов Урала привела В.В. Тарчевского (1970) к выделению промышленной ботаники. Б.П. Колесников в 60–70-х годах энергично организовал серию научных совещаний и конференций по проблеме охраны природы и влиянию промышленного загрязнения среды на растительность, опубликовав (1974) итоги работ по биорекультивации нарушенных промышленностью земель. Е.М. Лавренко (1971), учитывая результаты отечественных исследований, предложил считать индустриальной биогеоценологией тот раздел науки о биогеоценозах, который изучает воздействие индустриализации и урбанизации на природный биогеоценологический покров и его формирование на отвалах вскрышных горных пород и при скоплениях промышленных отходов.

Исходя из целесообразности концентрации внимания на биологических аспектах техногенеза, мы (1974, 1980, 1982) предложили оперировать понятием об индустриальной дендроэкологии, рассматривая ее как современный этап развития общей экологии и в то же время как ее особый раздел, специализированный на обслуживании идеями и методами проблемы взаимоотношений между лесообразующими видами и индустриализированным производством с целью управления процессом антропогенной трансформации лесных биоценозов. Поскольку учение о ноосфере молодо и находится в слаборазвитом состоянии, а темпы преобразования биосфера в технобиосферу значительны, то совершенно необходимо подчеркнуть принципиально важное значение вопроса об экологии человека, являющегося одновременно и социальным и биологическим явлением. К человеку в его адаптациогенезе не приложимы методы экспериментальной экологии; наиболее верен курс на оздоровление среды его жизни с

надежно гарантированным обеспечением параметров окружающей среды в тех пределах, которые соответствуют оптимуму человека как биологического вида. Принципиально недопустимо делать ставку на адаптивную перестройку популяции человека в соответствии с изменениями, произошедшими техногенезом; необходимо максимально усилить работу по оздоровлению техногенных ландшафтов, быстро залечить раны, нанесенные промышленностью живой природе.

Основные проблемные задачи индустриальной экологии следует видеть в форсировании исследований по выяснению существа происходящих ныне в биосфере процессов, раскрытию содержания общебиологических закономерностей на современном этапе влияния человека на виды и биоценозы и в ускоренной разработке теории и методов проведения экологических экспертиз в техногенных ландшафтах, в совершенствовании теории и методов экологического прогнозирования с многовариантным планированием и проектированием биофильтров с целью локализации и детоксикации промышленных экскалаторов. Это – крупные этапы экологического познания живой природы для принятия превентивных мер по отсеканию экологически опасных ситуаций и оптимизации условий среды.

В предлагаемой работе обсуждается работоспособность прогнозной триады методов, выясняются адаптации по защите онтогенеза древесных растений, исследуется один из трудных вопросов экологии – внеотборная форма приспособлений и адаптивный полиморфизм, показана перспективность дальнейшего развития сравнительной дендроэкологии для прогнозирования. Автор рассматривает данную работу как дополнение к ранее изданным монографиям "Древесные растения и промышленная среда" (1974) и "Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование" (1980), развивая индустриально-экологические концепции о преадаптациях, критических периодах и экологической эквивалентности в связи с совершенствованием методов дендроэкологического прогнозирования в интересах социалистического народного хозяйства. Индустриальная дендроэкология не должна противопоставляться экологии древесных растений при их произрастании в природных условиях, поскольку техногенные экотопы есть измененные техногенезом природные местообитания, в которых растения черпают необходимые пищевые и энергетические ресурсы, защищаясь одновременно от неблагоприятных и природных и техногенных влияний. Взаимодействие природных и техногенных факторов необходимо учитывать еще и потому, что в техногенных экотопах значение неблагоприятных условий вегетации и зимовки подчас весьма резко возрастает. Точно так же ослабление древесных растений промышленными загрязнителями оказывается настолько значительным, что неблагоприятные природные факторы (засухи, морозы) становятся непосредственной причиной отмирания. Приводимый в данной работе фактический материал, полученный автором преимущественно в горнозаводских и нефтехимических районах Южного Урала и сопредельных территорий, анализируется, с одной стороны, в плане экологических экспертиз, а с другой – для экологического прогнозирования. Именно при таком подходе индустриальная дендроэкология, по нашему убеждению, повышает свою работоспособность, а систематизированное изложение данного раздела знаний – одна из ближайших задач экологии.

## ПРОГНОЗНАЯ ТРИАДА МЕТОДОВ В ДЕНДРОЭКОЛОГИИ

Поскольку любое прогнозирование, в том числе и дендроэкологическое, возможно только на основе научной информации о строении, функционировании и динамике объекта, то совершенно необходимо методы прогнозирования приводить в соответствие с изученностью прогнозируемых объектов. Это положение имеет непосредственное отношение к многокомпонентным и динамичным лесным сообществам и слагающим их лесообразующим видам, о которых до сих пор мы многое не знаем или располагаем скучной фрагментарной информацией. Поэтому характерной чертой дендроэкологического прогнозирования надлежит считать его особенно тесную связь с процессом познания и обязательность соответствия методов прогнозирования основным этапам углубления научной информации. Для дендроэкологического прогнозирования следует признать целесообразным использование идей редукционизма, поскольку создание работоспособных моделей лесных ценозов и лесообразователей включает в себя такие моменты, как схематизация, отсекание второстепенных и сохранение главных деталей. Заметим, что если редукционизм принципиально не верен в методологическом плане, то при решении частных задач и выработке методических подходов его позитивные элементы следует использовать. Это положение согласуется с системой принципов и методов, обсуждаемых В.Н. Большаковым (1983) при моделировании экосистем и практике экологического прогнозирования.

Напомним, что структурно-функциональная организация лесных деревьев весьма сложна и ее моделирование с целью прогноза выживаемости при промышленном загрязнении оказалось возможным осуществить с использованием принципа барьера. Последнее означает ряд препятствий на пути промышленного загрязнителя к растению (фиторельеф – густота лесного сообщества – биоморфа дерева – покровные ткани – плотность внутренних тканей – внутриклеточный детоксицирующий механизм). Выделяя в каждом из барьеров минимальное число структур, затрудняющих движение токсиканта и интоксикацию клетки, мы тем самым обеспечиваем условия для прогностической оценки роли того или иного защитного барьера. Так, например, ксероморфность облиственных побегов как предпосылка газоустойчивости реалистически определяется лишь в комплексе, с одной стороны, с параметрами строения и продуваемости лесного сообщества, а с другой – с уровнем резистентности растительных клеток. При прогнозировании техногенных лесных сукцессий достаточно ориентироваться прежде всего на доминирующие и содоминирующие в древостое виды, поскольку от их выживания или отмирания зависит существование фитоценоза как целого и судьба входящих в его состав эдификаторофилов.

Для индустриальной дендроэкологии ведущее значение имеют понятия о техногенезе, неоэкотопах, промышленном биофильтре и экологической экспертизе, без которых прогнозирование не может приобрести необходимой практической сориентированности. Отметим, что дендроэкологическое прогнозирование целесообразно понимать как процесс выработки таких обобщений и методов, которые обеспечивают предвидение будущих событий и получение конкретных прогнозов с учетом многовариантности условий их реализации по отношению к выживанию, размножению и расселению популяций лесообразующих видов и динамике лесных сообществ. Экологическое прогнозирование постепенно приобретает статус самостоятельного научного направления в связи со спецификой объекта и наличием прямых связей с перспективным планированием и созданием проектов хозяйственного освоения природных ресурсов.

Моделирование экосистем – одна из труднейших задач, решение которой в настоящее время не обеспечено в должной мере фактологией. Достигнутый уровень наших знаний позволяет практически использовать три методических подхода к прогнозированию: аналогии, экстраполяции и расчета как три последовательных этапа выработки все более точных прогнозов в соответствии с использованием более глубокой информации о прогнозируемом объекте. Экологическое прогнозирование носит вероятностный характер как по причине коренных особенностей самого объекта, так и обязательной многовариантности при разработке проектов промышленного освоения природных ресурсов. Целесообразно учитывать три основных варианта: 1) при неизменной технологии с ныне наблюдаемыми уровнями промышленных загрязнений, 2) при максимальном использовании всех практически ныне доступных рычагов сокращения промышленных экскалаторов, 3) при безотходной технологии с комплексной и полной переработкой сырья и утилизацией всех токсичных отходов производства.

Под техногенезом целесообразно понимать динамичный комплекс разнообразных факторов, порожденных производственной деятельностью и приводящих к извлечению из недр, концентрации и перегруппировке широкого ряда химических элементов и их минеральных и органических соединений с последующим вторичным рассеиванием некоторой их части в окружающей среде. Возникающая совокупность геохимических процессов обуславливает появление новых факторов в форме необычных химических веществ или чрезмерного усиления одного из обычных природных факторов. В формирующихся техногенных ландшафтах, характеризующихся добычей сырья, перемешиванием грунтов, скоплением разнообразных техногенных отходов, выработкой и преобразованием тепловой и электрической энергии, различными коммуникациями и урбанизацией, последней стадией нарушения окружающей среды следует считать промышленные пустоши. В них деградация почвенно-растительного покрова максимальна, а познание сохранившихся форм жизни дает представление о пределах толерантности организмов. Понятие о техногенном экотопе или неоэкотопе, предложенное Б.П. Колесниковым (1974), для индустриальной дендроэкологии совершенно необходимо.

В любой из антропогенных сред – лесохозяйственной, сельскохозяйственной, промышленной – можно выделить серии неоэкотопов, различающихся по величине дефицита материально-энергетических ресурсов и уси-

ления неблагоприятных условий, вплоть до появления экологически необычных факторов. Если при незначительных отклонениях от оптимума растения ограничиваются физиологическими аккомодациями, то в гипо-, гиперпессимальных зонах требуются более глубокие структурно-функциональные модификации. При сублетальных значениях природных факторов и возникновении экологически необычных ситуаций, когда перечисленные адаптивные возможности оказываются исчерпанными, включаются в работу летальные свойства. Следует подчеркнуть, что как бы ни был своеобразен неоэкотоп, в нем должны обязательно быть жизненно необходимые условия: лучистая энергия, тепло, углекислота, кислород, вода, минеральные соли. Их источником может стать любой аспект техногенеза, т.е. они могут иметь различное происхождение, но физико-химические характеристики должны быть тождественны природным. Это обстоятельство сочетается с процессом компенсации недостатка одного условия более полным использованием другого, а также с экологической эквивалентностью между различными по происхождению факторами среды.

Рассчитывать на надежное и эффективное проявление локализующей детоксицирующей функции лесных сообществ можно лишь в том случае, когда технологическими средствами удалось резко снизить уровень промышленных выбросов. Это означает, что совокупность природных и искусственно созданных биоценозов, блокированных с промышленным предприятием, будет выступать в качестве "фактора доочистки" и улавливания тех "последних процентов" выбрасываемых токсикантов, которые пока не удается задержать технологическими установками.

Создание биофильтров по отношению к промышленным токсикантам должно находиться в соответствии с адаптивными возможностями видов к экологически новым факторам. Можно выделить три основных этапа в работе биофильтра. Первый из них связан с полной внутриклеточной утилизацией токсикантов, включением их в метаболиты с последующим использованием в структурообразовательных процессах. Здесь следует отметить эффект усиления роста как результат внекорневой подкормки загазованным воздухом. Так, например, тиофильные виды растений на бедных серой почвах реагируют на двуокись серы, как на удобрение. Второй этап соответствует тому уровню интоксикации клеток и тканей, когда возникает опасность некрозов, но они предотвращаются биохимическими механизмами детоксикации. На третьем этапе с появлением видимых некрозов возникает задача выживания организма за счет регенераций. В современной фитоэкологической литературе успешно решен ряд практических ценных вопросов по газоаккумулирующей функции древесных растений. Сейчас стоит задача создания баланса промышленных выбросов и интенсивности их обезвреживания в лесах с количественными оценками по гидрохимическому режиму грунтовых вод. Промышленный биофильтр целесообразно использовать для экологизации производства, где необходимо использовать информацию о состоянии биоценозов и особо чувствительные виды для корректировки технологического процесса.

Экологические экспертизы сейчас становятся обязательными при выработке прогнозов и экологически корректных проектов и планов. Под экологической экспертизой целесообразно понимать процедуру выяснения первопричин конкретных сдвигов в структуре и численности популяции

и особенностей возникновения кризисных ситуаций в биоценозах. Несомненно, что мы должны учитывать не только ближайшие, но и отдаленные последствия современного техногенеза. Но в любом случае работу приходится начинать с раскрытия причинной обусловленности интересующих нас явлений. Одной из важных задач экологической экспертизы следует считать выяснение условий возникновения особо опасных кризисных ситуаций, ведущих к ослаблению роста, депрессии генеративной сферы, некрозам, спаду биоценозов, дегрессивным сукцессиям. Эти негативные явления представляют собой результат сочетания неблагоприятных природных и техногенных факторов, расшифровка которых требует выработки методики, опирающейся на эмпирические обобщения. Из них отметим следующие.

1. Ни один из природных и техногенных факторов не способен, как правило, сам по себе, изолированно от сопутствующих внешних условий, привести к быстрому, т.е. в течение одного поколения, вымиранию всей популяции.

2. Неблагоприятные факторы в процессе воздействия на организмы распределяются в три группы, соответствующие трем фазам формирования кризисной ситуации: ослабляющие – повреждающие – летальные. В то же время различные факторы выступают по отношению друг к другу в трех качествах, во-первых, усиливая действия и создавая эффект синергизма, во-вторых, ослабляя друг друга и вызывая эффект антагонизма, в-третьих, не оказывая заметного влияния и приводя к простому суммированию конечных результатов, т.е. эффекту аддитивности.

3. Степень разрушительности внешних влияний сильно зависит от уровня резистентности организмов, причем его колебания определяются, с одной стороны, возрастными изменениями и фазами сезонных и годичных циклов морфогенеза, а с другой – пессимальным или оптимальным влиянием условий местообитаний.

4. Критические периоды или слабые звенья в онтогенезе при наличии пессимальных факторов могут стать опасной решающей предпосылкой в повреждаемости и гибели организмов в экстремальных условиях среды.

5. На организменном – онтогенетическом уровне могут возникать феномены феноритмической устойчивости, обязанные несовпадению во времени критического периода и экстремального фактора, причем десинхронизация может носить закономерный, в том числе и запланированный, или сугубо случайный характер. При этом на популяционно-видовом уровне в качестве ведущего защитного приспособления, предотвращающего от тотального вымирания, выступает полиморфизм за счет феноэкотипов и модификаций.

6. Косвенный путь влияния внешней среды на организмы включает действие ограничивающих факторов, когда ухудшаются условия использования имеющихся жизненно необходимых ресурсов, причем для толерантности организмов одинаково существенны взаимодействие факторов как в гипопессимальной, так и в гиперпессимальной зонах.

7. Необходимо учитывать существование частичной взаимозаменяемости и компенсации среди жизненно необходимых материально-энергетических факторов, полной взаимозаменяемости среди энтопических косвенно действующих факторов и экологически эквивалентных отношений между

различными по происхождению и физико-химическому содержанию факторами среды.

8. Без учета биотических факторов невозможна расшифровка кризисных ситуаций в лесных сообществах. Динамика численности дендрофильных энтомовредителей и интенсивность биотического фактора изменяется под контролем видовой экологической специфичности, и поэтому вполне закономерны случаи, когда пессимальные условия для изучаемого нами вида оказываются оптимальными для биотического повреждающего фактора.

9. Определение истинности проведенной экологической экспертизы можно осуществить с помощью, во-первых, эксперимента с искусственным воспроизведением основных параметров факторов среды по отношению к интересующему нас объекту, во-вторых, используя критерий прогнозируемости, т.е. базируясь на результатах экспертизы как модели по выработке прогностических оценок определенных структур и биологических свойств в качестве защитных приспособлений к конкретным факторам среды.

Многопричинность явлений гибели растений в техногенных ландшафтах можно продемонстрировать на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – важнейшего лесообразователя Урала: 1) сильное повреждение крон высококонцентрированным потоком двуокиси серы с последующим смертельным обезвоживанием дефолиированных ветвей; 2) сульфатное отравление хвои с сокращением продолжительности ее жизни до 1,5 лет и губительным действием дендрофильных стволовых насекомых на ослабленные деревья; 3) подщелачивание мезофилла хвои и ее отмирание после зимовки с гибелю всего дерева в результате высыхания дефолиированной кроны; 4) подщелачивание ризосферы с отмиранием микоризы и сосущих корней; 5) отмирание приповерхностных корней в результате сильного нагревания почвы при устойчивом пожаре; 6) пережигание приповерхностных опорных корней на маломощных почвах с последующим выводом корневых систем при падении деревьев; 7) ранневесенние солнечные оттепели, чередующиеся с ночных морозами губительны для хвои в сочетании с ослабляющей зимостойкость позднелетней почвенной засухой предшествующей вегетации; 8) объедание хвои гусеницами сосновой пяденицы, активизирующей деятельность в теплом воздухе продолжительных летних засушливых периодов т.е. когда пессимальные условия для лесообразователя оптимальны для его вредителя.

В современном прогнозировании вопрос о дальности действия и точности прогноза получает достаточно четкое освещение: предлагается (Майринь, Тардов, 1975) различать оперативный, кратко-, средне-, долго- и дальнесрочные прогнозы, рекомендуется одновременно выделять поисковый, нормативный и точечный прогнозы. Для дендроэкологического прогнозирования существенно важно при выборе единиц измерения времени использовать понятия о поколениях и общей продолжительности жизни (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В этой связи доступно различать, с одной стороны, краткосрочный, или оперативный, прогноз с целью предвидения времени наступления определенных состояний в пределах жизни лесного дерева или кустарника, включая сюда их самосев, форми-

рование подроста и древостоя в ходе становления короткопроизводных типов леса. С другой – необходима ориентация на более долгосрочные прогнозы в интересах перспективного планирования с выходом в сферу длительнопроизводных типов леса. В этом случае основное внимание неизбежно уделяется определению прежде всего возможных состояний прогнозируемого объекта и путей достижения их в будущем, а не календарных сроков и конкретных параметров. Отметим, что вопрос о точности следует связать не только с дальнодействием прогноза, но и с его вероятностным характером.

Прежде чем приступить к рассмотрению предлагаемого набора методов дендроэкологического прогнозирования, отметим, что на современном этапе развития теории дендроэкологического прогнозирования целесообразно сосредоточить главное внимание на лесообразующих видах и образуемых ими сообществах. Об этом приходится говорить потому, что в настоящее время в экологии широкое распространение получил своеобразный максимализм, заключающийся в том, что в сферу экологии включаются задачи изучения не только биологических видов и биоценозов, но и более крупных экосистем от биогеоценозов до биосфера отдельных регионов планеты, со стремлением охватить биосферу в целом. Несомненно, что подобный максимализм диктуется требованиями жизни, но из этого неизбежно возникает расплывчатость границ экологии, чрезмерное расширение ее объема в комплексе с другими науками, в частности с геохимией, климатологией, географией. Следует подчеркнуть, что экология есть часть биологической науки и что надорганизменный, т.е. популяционный и биоценотический, статус ее объекта надо рассматривать как главный ориентир в определении сферы компетентности. Вполне понятны условность и подвижность границ отдельных научных дисциплин и стремление к интеграции в интересах благополучия биосферы. Но при этом вряд ли оправдан отмеченный экологический максимализм.

Исходя из современного уровня развития теории и методов экологического прогнозирования, необходимо сделать более интенсивным процесс изучения биологических компонентов экосистем и анализировать полученные результаты в комплексе с данными других наук с целью повышения точности и дальнодействия прогноза последствий от современного техногенеза. Напомним, что современное развитие лесной биоценологии успешно осуществляется на комплексной основе через дальнейшее совершенствование и сстыковку таких, в частности, научных дисциплин, как фитогеография, почвоведение, фитоценология, дендроэкология. Это вполне естественно и логично, поскольку экосистемы принципиально нельзя сделать объектом изучения одной какой-либо научной дисциплины. Придание экологии статуса предельно широкой науки неизбежно приводит к настолько глубокой и обширной комплексности, что теряется биологический стержень исследований. Следует признать преждевременность отказа экологии от собственных специфических задач изучения популяций и образуемых ими биоценозов с переходом на позиции науки о биосфере. В экологическом прогнозировании подобный перекос рабочих позиций ведет фактически к дезориентации в поиске главных и узловых задач и методов их решения.

Дискуссионный характер современного статуса общей экологии очевиден.

ден; в этой связи дендрология как ее составная часть и специализированная ветвь должна быть сугубо последовательной в своих рабочих задачах и методах. Сосредоточение внимания на лесообразующих видах и их сообществах целесообразно еще и потому, что до сих пор прогнозирование крупных сдвигов в погодных условиях и климате остается нерешенной задачей. Поэтому предвидение лесных сукцессий приходится базировать на суженной основе – закономерностях онтогенеза и возрастных изменений древесных растений, на более полном учете их связей и взаимодействий с почвенно-грунтовыми и фитоценотическими факторами, возникающими при этом процессами оптимизации или депрессирования роста и размножения.

Предлагаемая нами прогнозная триада методов исходит из практики лесоводства и лесного хозяйства, где тот или иной способ пользования лесными ресурсами тесно связан с предвидением послерубочного лесовосстановления и планированием лесных культур. Обобщенный опыт работы в этом отношении показывает следующее. Прежде всего к назначаемому в рубку лесному участку лесовод стремился подобрать из прошлой лесоводственной практики однотипный по лесорастительным условиям, набору лесообразователей и строению участок, который подвергался рубке. Из их сопоставления делается вывод о сходной судьбе интересующего нас лесного участка, причем прогностическая оценка его эколого-лесоводственных особенностей базируется на аналогии. Этим самым делается шаг к определению будущего состояния леса. После проведения рубки по мере появления подроста и формирования молодняков прогноз лесовосстановления уточнялся экстраполированием уже начавшегося процесса становления леса на будущее. Здесь лесовод руководствуется положением о неотвратимости последующих фаз лесообразовательного процесса, который уже начался и тем более уже прошел наиболее трудный этап – этап первоначального заселения. И, наконец, прогноз о видовом составе и биомассе древесины уточнялся сопоставлением уровня химического плодородия и влагообеспеченности с биологическими свойствами лесообразователей. В данном случае используется обобщенный опыт работы с лесообразующими видами, учитываются их межвидовые различия, делается адаптивная оценка наблюдаемых особенностей роста и размножения в определенных условиях среды.

Следовательно, из ознакомления с лесоводственной практикой прогнозирования видно, что аналоги, экстраполяции и расчет предстают как этапы последовательного уточнения прогноза с обязательным использованием все более глубокой информации о состоянии объекта. Сведения о сходстве в строении и лесотипологической принадлежности дополняются учетом уже реализующихся тенденций возрастной и лесовосстановительной динамики и реализации биологических потенций роста, размножения и устойчивости лесообразующих видов. Экологические аналогии, экстраполяции обобщенного прошлого на будущее на основе наблюдаемых тенденций динамики и адаптивные оценки присущих виду свойств в сопоставлении с материально-энергетическими ресурсами будущей среды находятся в общем соответствии с положением о трех источниках информации о будущем: 1) оценка будущего состояния прогнозируемого объекта на основе опыта, аналогии с известными явлениями и процессами;

2) условное продолжение в будущее тенденций, закономерностей, которые выявлены в прошлом и хорошо известны в настоящем; 3) модель будущего состояния объекта, построенная на вскрытых закономерностях и имеющихся данных (Большаков, 1983).

Поскольку аналогия как понятие базируется не на полном, а лишь на частичном сходстве сравниваемых объектов, то выявление соответствующих параллелей между ними целесообразно рассматривать прежде всего как способ ориентировки в сложных экологических ситуациях. В дендроэкологическом прогнозировании аналог призван быть убедительным примером фактической реализации тех адаптаций, наличие которых мы предполагаем у интересующих нас объектов. Следовательно, при подборе аналога необходимо руководствоваться теми признаками, которые могут быть использованы в качестве доказательств присутствия определенных адаптивных потенций и неизбежности их проявления при определенных внешних условиях у интересующих нас видов.

Объекту экологического прогнозирования присуща комплексность, определяемая динамичными связями организмов с природными условиями и техногенными факторами. Поэтому допустимо различать следующие основные варианты сочетания этих трех компонент при подборе аналога: когда объект и его аналог принадлежат к одному и тому же виду, к близкородственным видам или к разным видам, относящимся к одной жизненной форме; когда сравниваемые виды находятся в один и тех же природных условиях, в разных почвенно-климатических условиях, но в пределах одного географического ареала, или в резко различных условиях произрастания географически отдаленных областей; когда техногенные факторы, действующие на объект и его аналог, равны во всех отношениях, близки по ряду физико-химических параметров и поэтому экологически эквивалентны или резко различны из-за принадлежности к отдельным технологиям.

Более эффективному использованию аналогий призваны содействовать классификации географических областей по особенностям инсоляции, гидротермического и барического режимов, определяющих варьирование концентраций токсикантов и их фитохимические преобразования, промышленных предприятий с учетом тех технологических особенностей, которые обусловливают химизм выбрасываемых токсикантов, экологических групп и жизненных форм растений. Оценка адаптивных возможностей различных видов может быть точной лишь при дифференциированном подходе к физико-химическому своеобразию отдельных токсикантов. При подборе аналогов допустимо объединить в одну группу медеплавильные, свинцовые, цинковые, сернокислотные заводы и использующие каменный уголь, горючие сланцы и мазут теплоэлектростанции, поскольку в их дымовых отходах доминирует двуокись серы. Точно так же по признаку выброса токсичных соединений фтора можно сгруппировать алюминиевые заводы, предприятия по производству эмалей, керамики, стекла, фосфорных удобрений; смеси газообразующих предельных и непредельных углеводородов – разнообразные нефтеперерабатывающие заводы; тонкодисперсной пыли – тальковые, цементные, магнезитовые заводы. Но главное при подборе аналогов заключается в характере фитотоксичности промышленного эксталата, в связи с чем газообраз-

ные сернистые и фтористые соединения могут быть сближены, а проявляющие слабую токсичность тальковую или цементную пыль следует отличать от магнезитовой пыли, поскольку в последней преобладает химически более активная окись магния.

Подбор экологических аналогов к прогнозируемому объекту из числа реально существующих видов, их сообществ и экосистем есть вариант физического моделирования. Поэтому при выборе аналога допустимо игнорировать второстепенные экологически несущественные детали и ориентироваться на решающие узловые моменты. При этом обязательно соблюдение принципа изоморфизма, т.е. наличия у сравниваемых объектов равного числа слагаемых их компонентов, однотипного их строения и взаимодействия. Изоморфизм призван обеспечить главное – равенство или сходство в ответных реакциях объекта и его аналога на равновеликие или близкие внешние воздействия. Чем больше разница в длительности функционирования промышленного предприятия, взятого в качестве аналога, и прогнозируемого нами объекта, тем выше ценность аналога для повышения дальнодействия прогноза. Точность же прогноза должна обеспечиваться за счет выравнивания по видовой принадлежности, лесорастительным условиям и техногенным факторам при одновременном контроле со стороны более общих дендрэкологических закономерностей. Центральным вопросом в прогнозе по аналогии следует считать вопрос о том, действительно ли осуществляются все те изменения у нашего объекта, проектируемого или уже действующего, в течение предстоящего периода, которые нами отмечены у аналога. Вероятностный характер всех без исключения прогнозов дает основание утверждать, что динамика нашего объекта не будет точной копией уже реализованной динамики его аналога хотя бы потому, что неизбежны различия в эволюировании аналога и объекта, что прошлое не может точно повториться в будущем.

Ныне существующий дефицит обобщенной информации об устойчивости лесообразующих видов к токсикантам в новых промышленных районах географически отдаленных областей требует при прогнозировании лесных сукцессий более полного использования аналогий, так как часто иного пути нет. Использование экологических аналогий означает сопоставление интересующего нас объекта с другим реально существующим объектом, но более детально изученным и дальше зашедшим в процессе преобразования под влиянием определенных внешних условий. Предлагаемому нами методу экологических аналогий близки некоторые геоботанические методы изучения динамики растительности (Александрова, 1964, с. 324). К методу аналогий близок метод установления сукцессионных (временных) связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценотических) рядов сообществ. Следует особо указать на опасность ошибок при преобразовании пространственных рядов во временные динамические ряды, особенно в горных условиях. Отметим, что слабо задымленные зоны нельзя, как правило, рассматривать в прямой динамической связи с зоной сильных газовых ожогов. В окрестностях заводов соответствующие зоны отличаются разными режимами задымления в связи с удаленностью от завода и горным рельефом.

Если учесть качественные различия между хроническим слабым задымлением и периодическими или эпизодическими редкими, но сильными

газовыми атаками, то становится ясной, с одной стороны, высокая стабильность разных зон задымления, а с другой – необходимость пролегания отдаленно расположенным и слабее повреждаемыми зонами тех дигрессивных стадий, которые отмечены в близко расположенных к заводу зонах значительно более интенсивного задымления. Необходимо в качестве аналога для лесов той или иной зоны задымления брать лесные участки, сходные в лесотипологическом отношении и по техногенному фактору, действие которого более длительно, чем у прогнозируемого объекта, с обязательным учетом рекреационных нагрузок. Практически это означает, что в окрестностях промышленных городов дигрессивно-демутационные смены лесной растительности нередко испытывают сильное давление со стороны рекреационных процессов. Вытаптываемые лесные массивы с обилием механических повреждений разрушаются быстрее под влиянием задымления. И, наоборот, целенаправленный уход за лесом с разнообразными мелиорациями почв и лесными культурами из высокогазоустойчивых видов резко затормаживает процесс деградации в растительном покрове пригородной зоны.

Центральным рабочим моментом метода аналогий выступает подбор такого аналога из числа реально существующих объектов, который обладает однотипной структурно-функциональной организацией и, следовательно, сходно с сравниваемым прогнозируемым объектом, реагирует на одинаковые или близкие внешние воздействия и, побывав под соответствующим фактором среды и изменившись соответствующим образом, демонстрирует будущее состояние интересующего нас объекта. К методу аналогий приходится прибегать в связи со значительной сложностью и до сих пор слабой изученностью лесообразующих видов и лесных сообществ, что препятствует созданию работоспособных математических моделей с имитацией главных структур, их взаимодействия и функций.

В этой связи уместно напомнить суждение А.А. Ляпунова и Г.П. Багриновской (1975) о том, что сейчас жизненно необходимо интенсивно работать над „предмоделями”, т.е. логическими схемами изучаемых объектов. Поскольку каждый лесообразующий вид обладает морфофизиологической и экологической индивидуальностью, то отсюда следует, что надо обеспечивать принадлежность объекта и аналога к одному виду. Но практический опыт работы убеждает, что это не обязательно, поскольку получение надежных прогнозов по выживаемости в техногенных условиях обеспечивают аналоги, взятые из одной жизненной формы. Так, например, сосна обыкновенная служит аналогом для ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) при воздействии щелочеобразующей пыли, поскольку оба вида относятся к лесообразователям с многолетней хвоей. В тех же условиях береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.) выступает как аналог к лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), поскольку они относятся к листопадным лесообразователям. Точно так же при дефолиирующих факторах аналогом может быть любой вид, если он входит вместе с прогнозируемым объектом в одну группу с высокой регенерационной способностью.

Аналог не тождествен объекту, но всегда сближение их между собой по все большему числу признаков ведет к повышению точности прогноза. Здесь целесообразно напомнить о различиях по уровню устойчивости в

возрастном ряду, в связи с чем разновозрастное состояние аналога и объекта будет причиной ошибочного прогноза.

Значительно меняет ответные реакции на внешние факторы и принадлежность к разным типам леса. Так, например, даже при резко выраженной токсичности промышленного эксталата (щелочнообразующая пыль, кислотообразующие аэрозоли) отмирание идет тем быстрее, чем суще почва и ниже ее химическое плодородие. В подобных случаях возможно заметное влияние и со стороны экотипической принадлежности растений. Особого внимания заслуживает состав дымовых эксталатов, поскольку между различными компонентами возможен синергизм. Так, например, смесь двуокиси серы и фтористого водорода более фитотоксична, чем действие каждого из этих соединений в отдельности; двуокись серы в смеси с окислами тяжелых металлов более токсична, чем в смеси с каменноугольной золой (Чертов, Меньшикова, 1982). Структурные модификации (световые, теневые) и флуктуации микроклиматических условий также необходимо учитывать, так как ксерофилизация ведет к резистентности тканей, а увлажнение воздуха с одновременным нагревом солнечными лучами усиливает фитотоксичность двуокиси серы. Следовательно, при подборе аналогов необходимо их сближать с объектом по строению, функционированию, лесорастительным условиям, включая лесотипологическую принадлежность и сопутствующие микроклиматические факторы и техногенез в целом.

В качестве природных аналогов техногенных местообитаний можно использовать сольфатарные поля вулканов, поскольку газовые выделения и субстрат можно приравнять к промышленным площадкам, а каменистые горные крутосклоны и курумы – к отвалам горнорудной промышленности.

В качестве аналога широко используются таблицы хода роста и шкала бонитетов, которые выполняют роль ориентиров при прогнозировании процесса формирования древостоев определенного лесообразующего вида с обязательным учетом лесорастительных условий, преимущественно почвенно-климатических. В настоящее время техногенезом природные факторы изменяются так широко и интенсивно, что подчас становится совершенно обязательным учитывать историю и режим лесопользования, рекреационные нагрузки и промышленные эксталаты.

Метод экологических аналогий возможно связать с понятием о конвергенциях, когда у неродственных организмов сходное давление отбора приводит к сходным фенотипическим реакциям. Э. Майр (1968) отмечает, что в случае существования только одного эффективного решения определенной функциональной проблемы совершенно неизбежно к этому решению в форме определенной адаптивной биоморфы разными путями придут весьма различные генные комплексы. Факты однотипной приспособленности разных видов древесных растений к определенным экотопам (резко засушливым, избыточно увлажненным, засоленным, с суровыми условиями зимовки и др.) получили обобщение в форме классификаций жизненных форм. Уместно напомнить о понятии экологических эквивалентов, т.е. видов занимающих в разных географических областях близкие экологические ниши (Одум, 1975). Одновременно следует указать на существование и экологически эквивалентных отношений между различными факторами среды (Кулагин, 1980).

В районе Сихотэ-Алиня мы в составе коллектива исследователей (Таранков и др., 1981) провели изучение техногенной динамики лесов из дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.). Сосредоточив внимание на дубняке леспедецевом и получив таксационную характеристику древостоев, подлеска, подроста и аналитические данные по содержанию серы, бора и фтора в листьях дуба, в почве и в воде, мы смогли получить ряд прогностических оценок пробных площадей. Они были заложены к северо-западу от источника эмиссий, в сфере действия летних муссонных ветров. Почва — бурая горно-лесная суглинистая, сформировавшаяся в подзоне кедрово-широколиственных лесов. Дубняк леспедецевый — главный объект изучения — сформировался как производный тип леса в результате рубок и пожаров и в настоящее время широко распространен; его высокая почвозащитная роль в пределах подзоны кедрово-широколиственных лесов приобретает существенное значение в связи с повышенной крутизной инсолированных горных склонов, подвергающихся вблизи химзавода особенно сильной интоксикации.

Установлено, что 15-летние дымовые выбросы, для которых характерны двуокись серы со значительными примесями соединений фтора и бора, привели к значительным изменениям в состоянии задымляемых лесов. Анализ современного состояния пробных площадей (табл. 1–3), описанных с использованием методик В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961), показал целесообразность расчленения пятикилометрового эколого-топографического профиля на три части, входящие соответственно в зоны интенсивного (пробные площади 1 и 2), умеренного (пробные площади 3 и 4) и слабого (пробные площади 5 и 6) задымления. На пробной площади, удаленной от источника выбросов всего лишь на 0,8 км, полное отмирание древостоя из дуба монгольского, подлеска из леспедецы двухцветной (*Lespedeza bicolor* Turcz.) и лесного разнотравья с заменой на густой покров из вейника Лангдорфа [*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.] и мяты Скворцова (*Poa skvortzovii* Probatova) произошло в течение первого десятилетия.

Для достижения сходного эффекта на более удаленной — 1,4 км от источника экскалаторов — пробной площади 2 потребовалось дополнительное пятилетие. На примере пробных площадей 3 и 4 мы убеждаемся, что увеличение расстояния от источника задымления, соответственно на 0,5 и 0,8 км ослабило фитотоксичность дымовых выбросов настолько, что в древостое процент погибших деревьев составил 34 и 26, в подлеске сохранилась леспедеца, а в травяном покрове с вейником содоминирует польнь побегоносная [*Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom.].

В настоящее время состояние древостоя на пробных площадях 3 и 4 таково, что дает основание предполагать его полный распад и озлакование травяного покрова через 10–15 лет. Присутствующие в древостое липа Take (*Tilia taquetii* Schneid.), клен Моно (*Acer mono* Maxim.), березы маньчжурская [*Betula mandshurica* (Regel) Nakai] и даурская (*B. davurica* Pall.) существенно от дуба по газоустойчивости не отличаются. То же самое следует сказать и о лещине маньчжурской (*Corylus mandshurica* Maxim.) и разнолистной (*C. heterophylla* Fisch. ex Trautv.), бересклете малоцветковом (*Euonymus pauciflora* Maxim.) и шиповнике иглистом (*Rosa acicularis* Lindl.) по сравнению с леспедецой. Следовательно, дубняки зоны умерен-

ного задымления изменяются в том же направлении, что и дубняки зоны интенсивного задымления. Поскольку задымление в обеих зонах полностью затормозило семенное возобновление всех видов древесных растений, то их обреченност в условиях продолжающейся интоксикации и, следовательно, неотвратимость полного безлесья весьма вероятны.

Решающей причиной отмирания деревьев и кустарников следует полагать газовые ожоги листьев, поскольку определение pH и содержание серы в почве показало отсутствие чрезмерно сильного подкисления ( $\text{pH} = 5-6$ ) и незначительное насыщение серой. Если верхний пятисантиметровый слой почвы вне задымления (пробная площадь 7) содержит 0,13% серы, а более глубокий (20–30 см) – 0,03%, то в задымляемом и засыхающем дубняке на пробных площадях 2 и 3 соответствующие данные достигают 0,21 и 0,05% (от веса прокаленной почвы). Поэтому на этих почвах возможно без химической мелиорации использовать при создании лесных культур более газоустойчивые виды – акатник амурский (*Maackia amurensis* Rupr. et Maxim.), тополь Максимовича (*Populus maximowiczi* A. Henry), боярышник Максимовича (*Crataegus maximowiczi* Scheid.), рябинник рябинолистный [*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.], шиповник морщинистый (*Rosa rugosa* Thunb.).

Пробная площадь 4 характеризует дубняк, расположенный по юго-восточному, т. е. обращенному к химзаводу, склону горного хребта; на его северо-западном склоне, занятом вследствие более благоприятного почвенного увлажнения дубняком леспедеце-лещиновом (пробная площадь 5), газовые ожоги резко сокращены, доля усохших деревьев снижена до 5%. Следовательно, по гребню упомянутого горного хребта, т. е. между пробными площадями 4 и 5, проходит граница зоны слабого задымления с экологически иным обликом. Заложенные в ее пределах пробная площадь 5 и далее, в 4 км от химзавода, пробная площадь 6 свидетельствуют о резком замедлении процесса разрушения древостоя, вполне удовлетворительном состоянии подлеска и естественном семенном лесовозобновлении, а также о незначительности изменения видового состава травяного покрова. Все эти моменты определяются защитной – барьевой ролью горного хребта и лесной растительности, задерживающей на себе в пределах первых 3 км наиболее концентрированные газовые потоки. Определение содержания серы и фтора в атмосферных (дождевых) осадках показало, что близ химзавода (пробная площадь 1) сера составляет 12,5, сульфаты – 37,5, фтор – 30,5 мг/л, а за горным хребтом (пробная площадь 6) серы и сульфата в два раза, а фтора в пять раз меньше. Следует заметить, что фтористый водород с его большей скоростью реагирования с парами воды и с кронами деревьев распространяется на меньшее расстояние по сравнению с двуокисью серы (Гарчевский, 1964).

Динамика дубняков в зоне слабого задымления качественно отличается от динамики дубняков в зоне умеренного и интенсивного задымления, где неотвратимо идет процесс распада древостоя. В зоне слабого задымления условия существования дубняка определяются не интоксикацией, а комплексом почвенно-грунтовых и биотических факторов, присущих данному природному региону. Это означает, что в горных условиях при преобразовании пространственного ряда лесных участков во временной – динамический – ряд необходимо учитывать резкие изменения градиента

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях (по данным обследования 1978 г.)

Номер пробной площади	Состав	Возраст, лет	Средние		Сумма площадей сечений, м <sup>2</sup>
			диаметр, см	высота, м	
1*	10Д ед. Бм	30	12,0	7,0	—
2	10Д ед. Клм	31	10,2	9,5	0,836
3	10Д ед. Bd	33	10,3	9,6	3,872
4	7Д 3Бд + Лпа	34	9,5	10,7	8,939
5	10Д + Bd ед. Клм	30	9,0	10,3	11,347
6	9Д 1Бд ед. Лпа	43	14,0	11,2	12,97
7	8Д 1Бд 1Лпа + + Тм Клм ед. Лд	35	10,2	10,9	12,98

\* Данные по материалам лесоустройства 1970 г. В настоящее время древостоем на пробной площади отсутствует.

Таблица 2

Состояние подроста и подлеска на пробных площадях

Номер пробной площади	Подрост			Подлесок		
	средний возраст, лет	средняя высота, см	число, тыс. экз/га	средний возраст, лет	средняя высота, см	проективное покрытие, %
1	1,5	21	0,30	1,0	24	0,1
2	3,7	67	3,84	1,6	38	4,9
3	1,0	33	12,70	1,0	48	23,7
4	1,0	50	10,80	1,0	50	15,3
5	1,0	54	32,40	1,0	64	22,1
6	2,5	69	24,80	3,5	100	25,4
7	4,1	78	2,30	5,3	149	68,7

задымления в связи с барьерной ролью рельефа и газоаккумулирующей функцией загазованных лесов.

Возникает вопрос об экологической судьбе занятого мятликово-вейниковской группировкой безлесного горного склона, находящегося в зоне интенсивного задымления. Его облесение возможно лишь в будущем, после резкого сокращения дымовых отходов производства. Наблюдения в восточных предгорьях Южного Урала (Кулагин, 1974) показали, что высококонцентрированные газовые потоки с преобладанием в них двуокиси серы приводят к формированию сильно эродированных, с обнажением горизонта ВС горных склонов. При этом отмечено резкое (рН = 3,5) подкисление почв, имеющих вне задымления слабокислую или близкую к

Запас, м <sup>3</sup>	Полнота	Сомкнутость	Бонитет	Число стволов на 1 га	Индекс листовой поверхности, га/га
—	—	—	IV	—	—
4,25	0,04	0,02	IV	104	0,205
16,93	0,21	0,28	IV	448	0,935
42,47	0,46	0,62	IV	1317	2,712
68,27	0,56	0,69	IV	1913	3,980
74,20	0,66	0,76	IV	930	3,876
74,13	0,67	0,80	IV	1776	5,447

нейтральной реакцию. Этот уральский регион может быть взят в качестве лишь весьма отдаленного экологического аналога, поскольку в качестве лесообразователей выступают иные (береза бородавчатая и сосна обыкновенная) виды, а климат носит четко выраженный континентальный характер.

Но несмотря на эти особенности, ведущее влияние двуокиси серы проявляется в сходстве физиономических черт, если сравнить уральский вариант с тем сихотэ-алинским вариантом, где имеется столь же старый (60 лет) завод с тем же преобладанием двуокиси серы в дымовых отходах. Сравнение окрестностей этих двух старых уральского и сихотэ-алинского промышленных предприятий как источников загрязнения двуокисью серы показывает сходство в сильной эродированности и полной безлесности наиболее сильно задымляемых горных склонов; в наличии мертвопокровных производных лесов березового типа на Урале и дубового в Сихотэ-Алине; в широком распространении соответственно березняков вейниковых в более отдаленных и слабее задымляемых местоположениях, в одинаково успешном произрастании отдельных пятен вейника на сохранившихся участках почвы даже вблизи источника задымления. Из этих общих признаков следует, что задымление выступает в роли настолько сильного фактора, что в резко различных зонально-географических условиях отмечается сходная направленность дигрессивно-демутационных смен лесной растительности. Заметим, что близость в обоих случаях населенных пунктов к сильно повреждаемым и усыхающим древостоям обусловила их сплошную вырубку. Вырубки, которые сопровождаются сильными механическими повреждениями почвенного покрова, привели к интенсивной водной эрозии. Заметное подкисление почв, снизившее их водопрочность, способствовало разрушению и смыву гумусового горизонта. Следовательно, техногенный фактор в сочетании со сплошными рубками обус-

Таблица 3

Содержание серы, бора, фтора в растениях и почвах территории, подверженной выбросам химкомбината (в мг/кг)

Номер пробной площади	Расстояние от источника инверсии, м	Сера			
		почвенная подвижная	в растениях дуба (листьях)	в воде (осадках), мг/л	
1	500–800	64,2	3902	12,5	
2	1400	51,4	1892	—	
3	1900	24,4	1685	—	
4	2200	48,7	2731	—	
5	2700	28,2	2102	10,4	
6	4000	14,1	—	—	
7	7000	10,3	792	1,6	
Контроль	16000	—	—	1,2	

ловил как на Урале, так и в Сихотэ-Алине сходный эффект формирования "газовых пустынь". Сихотэ-алинское предприятие, длительно задымляющее окрестности двуокисью серы, несомненно, более близкий аналог изучаемым нами окрестностям недавно построенного производства, так как оба они входят в подзону кедрово-широколиственных лесов с четко выраженным муссонным климатом. Однако более интенсивное, с присутствием сильно фитотоксичных фтористых соединений, задымление недавно построенного производства ставит леса в более жесткие экологические условия, что препятствует семенному возобновлению лесообразователей в радиусе до 3 км. Экологически менее опасное задымление двуокисью серы можно поставить в прямую связь с фактом достаточно успешного произрастания всего лишь в 1–2 км от завода дубняка (высота стволов 3–4 м при диаметре 5–8 см с общей сомкнутостью крон 0,8–0,9), включающего в себя единичные особи клена моно, бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.), лещины разнолистной, винограда амурского (*Vitis amurensis* Rupr.), чубушника тонколистного (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim.), элеутерококка колючего [*Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.], рододендрона остроконечного (*Rhododendron mucronatum* Turcz.), а в травяном покрове малочисленные куртины вейника Лангсдорфа.

Следовательно, подбор экологических аналогов для прогнозирования вероятности возникновения эродированного горного склона близ источника задымления должен быть подчинен требованию обязательного химического тождества дымовых выбросов и близости их фитотоксичности. Экологические аналоги следует использовать с целью общей ориентировки слабо изученных районах, где ограниченная информация сковывает исследования лесных сообществ с их растянутыми во времени сукцессиями. Подбор далеко зашедших в своей техногенной динамике лесных участков в качестве аналогов для участков вокруг недавно начавших функционировать заводов и их окрестностей – экологически сложная задача. Ее решение необ-

Бор				Фтор	
валовый в почве	подвижный в почве	в растениях дуба (лис- тьях)	в воде (осад- ках), мг/л	почвенный подвижный	в растениях дуба (лис- тьях)
—	10	664	207	30	352
—	18	740	—	10	273
360	10	536	—	34,5	222
238	18	628	—	34,4	189
135	13	532	150	16,1	111
151	7	306	128	15,7	75,2
—	0,9	84	40	4,4	40,4
77	—	28	27	1,2	—

ходимо, так как не только созданные, но и проектируемые предприятия нуждаются в прогнозировании.

В качестве общего довода в подкрепление положения о прогностической ценности понятия конвергенции приведем суждение И.И. Шмальгаузена (1968) о том, что по мере эволюции разнообразные случайные явления, лежащие в основе эволюционного процесса, все более вводятся в русло закономерно направленных процессов с ограниченной мутабильностью, сужением форм выражения отдельных мутаций, ограничением панмиксии, стабилизацией фенотипа, избирательной элиминацией, организацией индивидуальных систем с более четким физиологическими реакциями и адаптивными модификациями. Поэтому эволюция в целом приобретает в определенных условиях существования характер направленного устойчивого движения. И это обстоятельство целесообразно учитывать в экологическом прогнозировании, поскольку направленность приспособительной эволюции существенно облегчает определение будущих состояний; их предвидению способствует знание инадаптивных запросов и направление действия резко выраженного отбирающего фактора.

На примере бореальных (ель сибирская, пихта сибирская, лиственница сибирская) и неморальных (дуб летний, клен платановидный, липа сердцелистная) лесообразователей в условиях Южного Урала адаптивные возможности прогнозируются достаточно уверенно. Следовательно, метод аналогий в экологическом прогнозировании имеет широкое приложение, но от него нельзя требовать точных и дальнодействующих прогнозов. Аналогии способствуют ориентировке в сложной динамике лесов и уточняют поиск признаков для приложения других, более глубоких методов прогнозирования.

Если метод экологических аналогий предусматривает подбор моделей из числа реально существующих объектов, то метод экстраполяций требует найти в самом прогнозируемом объекте тенденции и признаки будущего. При этом совершенно обязательно исходить из обобщенного прош-

лого, поскольку в любом явлении, если смотреть на него в плане развития, "всегда окажутся остатки прошлого, основы настоящего и заряды будущего..." (Ленин, т. 1, с. 181). Используя термин "экстраполяция", мы тесно связываем этот метод анализа динамики прогнозируемого объекта с методом аналогий, поскольку обобщенное прошлое с пониманием закономерностей повторяемости периодов и фаз онтогенеза и сукцессий есть, в известном смысле, аналоговая модель. Ее использование при выработке прогноза означает, по существу, перенос или экстраполяцию известного на будущее. В этой связи следует напомнить о методе прогнозной экстраполяции и методе исторической аналогии (Мауринь, Тардов, 1975). Если первый из них предусматривает выбор и использование априори симметрирующей функции с обязательным учетом условий и ограничений развития объекта, то второй основан на установлении и использовании аналогии объекта с одинаковым по природе другим объектом, который в своем развитии идет с опережением. Н.П. Бочков (1981) также включает в метод экстраполяций процедуру использования ретроспективных обобщений, отмечая, что отсутствие сведений о предыдущей динамике и соответствующих эмпирических обобщений делает метод экстраполяций беспочвенным.

В дендроэкологическом прогнозировании метод экстраполяций базируется на закономерности повторяемости фаз лесообразовательного процесса, в основе которого лежит онтогенез лесного дерева, периодизация которого обеспечивает более точное понимание возрастных изменений древостоев. Анализ возрастной структуры древостоев обеспечивает увеличение дальности прогноза. Неотвратимость фаз онтогенеза, неизбежность их прохождения в определенные сроки при наличии соответствующих оптимальных условий придает прогнозу как возрастной, так и восстановительной динамике определенность и достоверность.

При преобразовании пространственных рядов разновозрастных лесных участков во временные – динамичные – ряды приходится быть особенно внимательным к различным местным, исказжающим нормальный ход лесообразовательного процесса, влиянию, к проявлению новых биологических свойств видов и формируемых ими сообществ. В этой связи точнее уясняется вероятностный характер любого дендроэкологического прогноза. Смена ивняка осокорником с последующим формированием вязовника и затем липняка по мере повышения уровня поймы или смена березняка ельником на вырубках не всегда реализуется в связи с разнообразными антропогенными влияниями. Поэтому сейчас становится особенно необходимой для дендроэкологического прогнозирования обобщенная информация об устойчивости видов к техногенным факторам, порождаемых современной производственной деятельностью.

Одновременно возникает вопрос о многовариантности прогнозирования, обвязанной сочетанию их трудно прогнозируемых многолетних циклов с многообразным техногенезом; последний и планируется, но до сих пор детально не изучен по своим экологическим последствиям. Напомним слова А.Е. Ферсмана о том, что "сейчас промышленная деятельность человека по масштабу перемещения химических элементов делается соизмеримой с деятельностью других факторов геологического и геохимического порядка" (1958, с. 506). Добавим, что учет лишь одного параметра

техногенеза – его высоких темпов действия на природную среду – ставит лесовода перед необходимостью выяснения экологического своеобразия техногенных местообитаний и трактовки их как неоэкотопов.

Более полно представлены геоботанические методы, близкие к предлагающему нами методу экстраполяций. При этом базой прогноза становится повторяемость тех фазовых состояний объекта, которые связаны с годичным циклом морфогенеза и функционирования побегов, ствола, корней, с моррофизиологическими преобразованиями древесных растений в онтогенезе, с ходом лесообразовательного процесса.

Решению прогнозной задачи в последнем случае способствует предложенное В.Д. Александровой (1964) расчленение стадий (им соответствуют растительные сообщества в сукцессионном ряду) на три фазы: инициальную, оптимальную, которую, по нашему мнению, лучше назвать зрелой, и терминальную. Последняя расценивается как дегенеративная, причем в ней деструктивные процессы идут одновременно с зарождением инициальной фазы следующей стадии. Регистрация признаков инициальной фазы или начала формирования оптимальной, или точнее, зрелой фазы, есть конкретное овладение прогнозом.

При этом целесообразно использовать такие предложенные Александрой (1964, с. 324) методы, как изучение сохранившихся растительных остатков, выявление среди компонентов сообщества экологических реликтов, свидетельствующих о прошедшей смене, выявление видов, недавно проникших в сообщество и свидетельствующих о начинающейся смене, изучение возрастной структуры популяций, слагающих сообщество, учет "шрамов", например следов пожара, остающихся на долгоживущих растениях в результате произошедших событий, которые должны были повлечь за собой смены растительности, то же, но в пределах почвенного профиля (корневины, кротовины и др.), изучение реликтовых явлений в микрорельфе, обусловливаемых жизнедеятельностью растительного сообщества. В определенной мере здесь уместен и метод сопоставления современной растительности со старыми планами, картами, описаниями и др.

Все отмеченные моменты целесообразно рассматривать как следы прошлого и признаки будущего и, следовательно, как информацию о направлении и темпах сукцессионного процесса. Соответствующий фактический материал по лесным сукцессиям и их прогнозированию в лесоводственной литературе представлен обильно. Уместно напомнить о генетической лесной типологии (Колесников, 1958), которая позволяет существенно повысить прогностическую ценность полевых материалов по характеристике разновозрастных лесных участков. Их объединение в единый ряд развития обеспечивается строгим соблюдением однородности лесорастительных условий. В рамках одного типа леса объединяются лесные участки, относящиеся к различным стадиям возрастных или восстановительных смен, но при условии обязательного наличия главного лесообразователя. Доминирование последнего может быть как в подросте и молодняке, так и в спелом древостое. Основное заключается в том, что главный лесообразователь обязательно должен приобрести доминирующее положение в возрасте спелого леса и достичь при этом класса бонитета, который характерен для данного типа лесорастительных условий. Онтогенез главного лесообразователя, следовательно, выполняет роль своеобразного стержня, на кото-

рый называются отдельные стадии в форме лесных сообществ, различающихся по возрасту.

Следует отметить, что восстановительные смены, вызванные катастрофическими лесоразрушительными факторами, также идут через возрастные ступени онтогенеза главного лесообразователя и сопутствующих видов. Поэтому при прогнозе темпов как дигрессивного (разрушение), так и демутационного (восстановление) витков лесообразовательного процесса в пределах одного типа лесорастительных условий необходимо базироваться на закономерной последовательности возрастных стадий главного лесообразователя. Несомненно, что чем сильнее был удар, разрушивший лесное сообщество, тем больше требуется времени для восстановления доминирующей позиции главного лесообразователя и дольше сохраняется господство сопутствующих ему видов деревьев. Поэтому в прогнозировании лесных сукцессий необходимо использовать понятия о восстановлении без смены лесообразователя, о коротко, длительно, устойчиво производных типах леса, о коренных и вторичных лесах, о климаксовых лесных сообществах, дифференцированных по спектру орографических и почвенно-грунтовых условий в рамках географического ареала лесообразующего вида.

Метод адаптивных оценок особенностей структур (покровные и механические ткани, биоморфа дерева, морфология корневой системы); сезонной феноритмики с критическими периодами в морфогенезе побегов, цветков, плодов и семян; физиологических функций (интенсивность газообмена и водообмена); биохимических свойств (емкость катионно-анионного обмена, буферность) приложим к следующим аспектам: определение летальных дозировок токсикантов, определение порога смертельного обезвоживания, нагревания, замораживания, установление мощности защитных тканей, их резистентности и репарационных возможностей в сопоставлении с интенсивностью экстремального фактора, сравнение материально-энергетических ресурсов местообитания с биологическими свойствами лесообразующего вида.

С методом адаптивных оценок согласуются такие предложенные В.Д. Александровой (1964, с. 324) методы, как метод эксперимента, т.е. изучение смен, сознательно организованных исследователем, и метод учета жизненности компонентов сообщества. В обоих случаях учитываются адаптивные ответные реакции на дозированные или точно регистрируемые внешние воздействия. Тем самым добывается информация для определения пригодности того или иного лесообразующего вида для иных, в том числе и будущих условий среды. Ясно, что данный метод требует еще более углубленных фактов, получение которых без эксперимента и измерительных приборов часто невозможно.

При прогнозировании лесных сукцессий существенное значение имеет учет конкурентных отношений между лесообразователями. Вытеснение одного из них другим прогнозируется по данным, характеризующим, во-первых, обилие самосева, во-вторых, сравнительную теневыносливость подроста, в-третьих, сравнительную скорость роста в молодняках, в-четвертых, различия в долговечности древостоев. На примере березово-сосновых, ли波во-пихтово-еловых, березово-еловых и лиственнично-еловых лесов Уфимского плато (подзона смешанных широколиственно-хвойных

лесов) мы убеждаемся также в необходимости обязательного учета плодородия почв и микроклиматических условий. Последнее означает сравнение роста, долговечности и самовозобновляемости перечисленных лесообразователей на лесотипологической основе.

Дендроэкологическому прогнозированию способствуют понятия об эвритопности, экологической валентности и толерантности, которые ориентируют на раскрытие адаптивного потенциала видов и его реализацию в изменяющихся условиях среды. Эти понятия позволяют предвидеть выживаемость, накопление биомассы и расселение при изменении лесораспространительных условий техногенными факторами.

Многие лесные деревья Урала мезофитны при поселении, но во взрослом состоянии способны проявлять устойчивость к засухе (береза бородавчатая, дуб летний, сосна обыкновенная), к заболачиванию [сосна обыкновенная, ель сибирская, береза пушистая (*Betula alba L.*)] , аллювиальности и весеннему затоплению (дуб летний, вяз гладкий – *Ulmus laevis Pall.*). Существует группа повышенно влаголюбивых при поселении лесообразователей, во взрослом состоянии не выдерживающих заболачивание, но проявляющих заметную засухоустойчивость (осокорь – *Populus nigra L.*, тополь белый -- *P. alba L.*). Сходное положение можно отметить и в отношении лесообразователей к теплообеспеченности почвы: будучи в целом мезотермными таежные лесообразователи выделяют из себя макротермную группу – сосну обыкновенную, ель сибирскую, лиственницу сибирскую, березу пушистую, способных успешно выдерживать режим многолетней почвенной мерзлоты.

При катастрофических воздействиях, приводящих к полной дефолиации кроны или гибели ствола, решающее значение приобретает регенерация. В этом отношении заслуживают внимания виды с полным отсутствием пнево-порослевой способности (хвойные) и с ее сильным развитием [дуб летний, липа сердцелистная, клен платановидный, ильм горный – *Ulmus glabra Huds.*, вяз гладкий, береза бородавчатая, береза пушистая, ольха черная – *Alnus glutinosa (L.) Gaerth.*, ольха серая – *A. incana (L.) Moench*], дающей основу для стабильного ведения низкоствольного порослевого хозяйства. Несомненно, важна и корнеотпрывковая способность, которая у осокоря и тополя белого сочетается с пневой порослью, а у осины она настолько выражена, что учитывается при планировании послерубочного возобновления древостоев. При облесении бедных питательными веществами отвалов горных рудников решающее значение приобретает определенная олиготрофность, которую проявляют сосна обыкновенная, береза бородавчатая, хотя они успешно растут совместно и с мезотрофами.

Метод адаптивных оценок приложим и к прогнозированию пожароустойчивости лесов, когда необходимо учитывать не только толщину коры, порослевую способность и регенерацию стволового камбия, но и глубину залегания корней. Последнее на Южном Урале определяется, в частности для сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и березы бородавчатой, мощностью мелкоземистой толщи почвы в связи с глубиной нахождения корненепроницаемых горных пород. Наши наблюдения в подзоне предлесостепенных сосновых и березовых лесов показали, что высокая опасность от низовых пожаров возникает там, где горносклоновые маломощные почвы подстилаются серпентинитом, а на поверхности нако-

пилась лесная подстилка вследствие длительного, не менее 50 лет, отсутствия пожаров. Устойчивые, т. е. с полным выгоранием всей лесной подстилки, включая верхние, до 1–2 см, слои перегнойно-аккумулятивного горизонта, низовые пожары производят два разрушительных вида работ: пережигают толстые горизонтальные корни и тем самым лишают механической опоры древесный ствол с кроной, что приводит к ветровалу и прогревают сосущие и проводящие корни до опасной температуры (свыше 60°), что приводит к их отмиранию от перегрева и в конечном счете усыханию деревьев на корню.

К методу адаптивных оценок примыкает имитационное моделирование, в процессе которого конструируется такая модель реального объекта, которая позволяет ставить эксперименты и на основе получаемых данных описать, объяснить и предсказать поведение объекта (Шенон, 1978). В то же время следует отметить, что модель всегда отличается от объекта, т. е. она выступает в качестве аналога. Это связано с тем, что интересующее нас "свойство реального объекта представляется некоторым другим свойством аналогично по поведению объекта" (Шенон, 1978, с. 20).

Метод адаптивных оценок структурно-функциональных предпосылок внедрения лесообразующего вида в неоэкотоп требует более полного решения вопроса о преадаптациях и постадаптациях. Чтобы предвидеть их позитивную роль в новых условиях среды, надо знать, какие структуры и свойства способны установить адаптивные связи с новыми факторами среды с тем, чтобы обеспечить сохранение в норме морфогенез сеянца, полноценный онтогенез и размножение. Особое значение приобретает внутрипопуляционный гетероморфизм, определяющий феномен адаптивного полиморфизма. Это обстоятельство тем более значимо, что признано (Шмальгаузен, 1968) целесообразным считать носителямиrudиментарных структур и свойств лишь часть особей популяции. Тем самым при резком изменении условий среды сразу же начинается перестройка популяции с отмиранием тех индивидов, у которых нетrudиментов, способных к быстрой активации и приобретению статуса постадаптации.

Следует отметить совпадение нашей прогнозной триады методов с методами, используемыми Н.П. Бочковым (1981) при прогнозировании эффектов мутационного процесса у человека. Н.П. Бочков предлагает использовать два взаимодополняющих метода – экстраполяции на основе ретроспективных обобщений данных по интенсивности мутационного процесса во времени и аналогии с индуцированным мутагенезом в эксперименте. Поскольку существует острый дефицит обобщенной информации, то предлагается широкое цитогенетическое обследование рождений с учетом возраста родителей и определением частоты наследственных отклонений. Следовательно, мы можем отметить стремление выявить закономерности реагирования организма на то или иное внешнее воздействие с количественной оценкой мутагенного эффекта. По нашему мнению, методический прием соответствует методу адаптивных оценок, поскольку в его основе лежит учет реагирования организма на определенный фактор среды. От этого положения один шаг к расчету адаптивных возможностей организма к будущим внешним воздействиям.

Характеризуя метод аналогий, Бочков ставит вопрос о коэффициентах поправок при экстраполяции данных эксперимента по индуцированному

мутагенезу. Перенос концентрационных и экспозиционных зависимостей ионизирующих излучений и химических мутагенов с растений и животных на человека — способ использования аналоговой модели. Метод аналогий необходимо совершенствовать за счет углубления представлений о механизме мутагенеза, поскольку экспериментировать с человеком принципиально нельзя. Заметим, что и по отношению к лесным сообществам это положение в определенном смысле приложимо. Если мы стремимся заблаговременно, на основе прогноза, принять плановое решение и соответствующий технологический проект, то мы не должны подвергать ценные лесные массивы опасному испытанию на устойчивость к промышленным загрязнителям. Подбор аналога и расчет запаса устойчивости — это фактическое средство защиты заблаговременным выбором экологически приемлемой технологии.

На конкретных примерах рассмотрим работоспособность прогнозной триады методов в целом. В прогнозе долговечности теневого подроста клена платановидного и, следовательно, сохранения им способности создать древостой при благоприятных условиях освещения можно видеть приложение всей триады. Во-первых, по аналогии с ранее наблюдаемыми процессами лесовозобновления в том же типе леса. Во-вторых, экстраполируя первые этапы лесовозобновления на последующие и заключительные этапы, связанные с неизбежным отмиранием угнетенных сильным затенением теневых торчков или с ускоренным их ростом в высоту при вырубке затеняющего древостоя. В-третьих, сопоставляя степень теневыносливости с количеством проникающего под полог света, интенсивность водопотребления кленового молодняка с наличествующими запасами влаги в корнеобитаемой толще почвогрунта. Разумеется, что прогностическая надежность триады методов гарантируется отсутствием каких-либо катастрофически действующих факторов — пожаров, чрезмерно сильного выпаса или других разрушающих ценоз влияний.

В случае пылевидной окиси магния (Кулагин, 1974) мы применяем вначале метод аналогий, причем быстрее погибающие сосняки становятся аналоговой моделью для прогноза неизбежного отмирания ельников, а также посадок сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в связи с при- надлежностью всех этих лесообразователей к жизненной форме лесных деревьев с многолетней хвоей, не способных жить только с хвойой, функционирующей не более одного года. Далее мы применяем метод экстраполяций, согласно которому в условиях постоянного запыления начавшая отмирать молодая хвоя неизбежно приведет к полному оголению кроны, поскольку в базальной части ветви идет встречный процесс отмирания хвои в результате ее естественного старения.

И, наконец, для окончательного принятия прогнозного решения о неизбежности отмирания деревьев с многолетней хвойой мы применяем метод адаптивных оценок, согласно которому хвоя любого вида в процессе своего роста и формирования и неизбежно при этом слабо развитых эпидермальных покровов инфильтруется щелочным водным раствором, а после перезимовки оказывается не способной восстановить нормальную жизнедеятельность и подвергается некрозу. При этом следует сказать, что взрослая хвоя успешно переносит запыление поверхности. Далее, согласно методу адаптивных оценок, следует привлечь низкий уровень щелочеустой-

чивости корней лесообразователей бореально-лесной и широколиственно-лесной зон, поскольку они сформировались как оксилофилы на лесных почвах и способны выдерживать pH не выше 8. Отсюда следует, что их самосев не способен появляться под пологом усыхающих лесов. Но если скорость усыхания лесных деревьев с многолетней хвоей определяется по скорости оголения их крон, то скорость усыхания листопадных деревьев определяется по скорости подщелачивания всей корнеобитаемой толщи.

Поскольку максимальная глубина проникновения щелочи с повышением pH более 8 не превышает 50 см, то более глубокие корни позволяют произрастать листопадным, в том числе и лиственнице, даже в условиях сильного запыления. Несколько угнетенный рост побегов и ствола не ведет к быстрому усыханию всего дерева: его жизнедеятельность продолжается за счет глубоких корней, и мы принимаем ее как основу, достаточную для достижения естественного старения.

Сравнение гидрата окиси магния как слабо растворимой в воде щелочи средней силы с гидратом окиси кальция как хорошо растворимой и сильной щелочи есть, по существу, использование метода аналогий с целью прогнозирования фитотоксичности пылевидной окиси кальция, поскольку фитотоксичность пылевидной окиси магния нам уже известна. Прогнозное решение о большей скорости действия и более сильной токсичности гидрата окиси кальция по отношению к облиственной кроне и корневым системам древесных растений имеет под собой достаточное основание. Приложение метода экстраполяций оправдано тем, что начавшийся процесс губительного действия сильной щелочи с неизбежностью приведет к летальным эффектам среди лесообразователей. Метод адаптивных оценок также позволяет с весьма высокой степенью вероятности полагать некротизацию листьев, быстрое и сильное подщелачивание почв и отмирание корней. Дополнительным прогнозом из рассмотренного материала будет суждение о неизбежности острых негативных последствий в лесных сообществах окрестностей завода, если в обжигаемое при температуре 900° сырье попадает значительная масса карбонатной горной породы.

Подводя итог изложенному, необходимо отметить, что дендроэкологическое прогнозирование должно учитывать принцип редукционизма не только при уточнении главных задач, но и при моделировании онтогенеза лесообразователей и лесных сукцессий. Ограниченная информативность о состоянии и динамике объектов прогнозирования вынуждает широко использовать метод аналогий, причем в качестве аналоговых моделей чаще приходится брать реально существующие лесообразующие виды и их сообщества, подвергающиеся сходным внешним влияниям. Углубленная информация об онтогенезе и сукцессиях служит базой для метода экстраполяций, а экспериментальное уточнение резистентности тканей и оптимумов роста и размножения позволяет использовать метод адаптивных оценок. Предлагаемая нами прогнозная триада методов облокирована логикой поэтапного углубления в строение лесных деревьев, образуемых ими сообществ, динамику лесов, онтогенез и возрастные изменения лесообразователей и их адаптивные возможности. Аналогии, экстраполяции и расчет как методы прогнозирования находятся в соответствии с многолетним опытом лесоводства и современными разработ-

ками лесоведения и геоботаники. По мере создания более точных моделей лесообразующих видов и лесов станет более совершенной практика дендроэкологического прогнозирования с использованием математического аппарата.

## АДАПТАЦИИ ПО ЗАЩИТЕ ОНТОГЕНЕЗА

В решении проблемы хозяйственного освоения Арктики, аридных областей, высокогорий и других районов с крайне неблагоприятными условиями среды существенную роль играет фитомелиорация с помощью лесообразующих древесных растений.

Без них нельзя добиться положительных результатов и при оптимизации техногенных территорий, закономерно возникающих вследствие интенсивной добычи и переработки природных ресурсов. Но возникающий при этом комплекс неблагоприятных почвенно-климатических и техногенных факторов, которые надлежит существенно ослабить с помощью средообразующей функции лесообразователей, оказывает на последние угнетающее воздействие. Несомненно, что за выполнение полезной средоулучшающей функции древесные растения "вынуждены платить", сокращая биомассу, долговечность, темпы размножения. Поэтому наша задача в этой обстановке должна заключаться в подборе видов с более мощной средоулучшающей функцией, с меньшим размером "платы", т.е. обладающих повышенной устойчивостью.

Но кроме подбора соответствующих лесообразователей необходимо прогнозировать их выживаемость, рост и самовозобновление в различных неблагоприятных местообитаниях. Напомним, что в качестве критерия степени совершенства защитных приспособлений принято использовать их итоговый эффект — осуществление нормального органогенеза и прохождение растением полного онтогенеза, на которых и базируются интересующие лесоводов процессы роста, размножения и расселения. Следовательно, встает необходимость целенаправленного усиления адаптаций, обеспечивающих защиту структурных новообразований при росте и размножении и тем самым целостность онтогенеза. В данной главе обсуждаются три взаимосвязанных вопроса: особенности биоморфы древесных растений в связи с длительностью их онтогенеза, периодизация онтогенеза и выделение адаптаций, обеспечивающих защиту онтогенеза и растения как целого в его индивидуальном развитии. Использованы обобщенные результаты исследований лесообразующих видов таежной, неморальной и лесостепной экологии, выполненных автором в 1956–1983 годах на Урале и сопредельных к нему территориях.

Известно, что любая адаптация как специализированное приспособление должна быть результатом действия отбора и, следовательно, формироваться в течение нескольких поколений. Поэтому отбирающий фактор обязательно должен быть длительно векторизован. Говоря об адаптациях растений к экстремальным факторам среды, мы неизбежно должны признать эти факторы постоянно или периодически действующими в среде обитания и исключить из их числа различные по происхождению и содержанию эпи-

зодические и кратковременные неблагоприятные влияния. Последнее не означает, что они экологически несущественны, их необходимо исследовать, но анализировать следует в связи с внеотборными формами приспособлений.

Термином "экстремальные условия или факторы" целесообразно обозначать гипо- и гиперпессимальные, вплоть до сублетальных, значения любых факторов среды, отрицательно влияющих на рост, размножение и расселение растений вследствие нарушения метаболизма, органогенеза и повреждений растений. Говоря о прогнозировании процесса приспособления растений к постепенно нарастающим условиям среды, следует отметить особую актуальность определения сроков исчерпания имеющихся у растений адаптаций и создание новых адаптивных связей за счет преадаптаций и активацииrudиментарных структур. Последнее относится к числу слабо изученных вопросов современной экологии, над которыми следует упорно работать. Без полной расшифровки адаптивного потенциала лесообразующего вида нельзя обеспечивать не только экологическое прогнозирование и органически связанные с ним долгосрочное планирование и проектирование новой технологии природопользования, но даже ретроспективное объяснение причин и предпосылок возникновения дендроэкологических кризисных ситуаций.

Напомним, что по сравнению с травянистыми древесные растения принято считать менее совершенными в эколого-эволюционном отношении при заселении территорий с неблагоприятными почвенно-климатическими условиями. Но следует подчеркнуть, что террофитность не стала апогеем приспособительной эволюции. Весьма характерно, что именно в неблагоприятных условиях среды среди трав доминируют многолетние формы. Для последних, как и для древесных растений, характерно то, что они избегают ежегодного прохождения наиболее уязвимых фаз прорастания семян и формирования проростков и сеянцев. В этом кроется значительное повышение онтогенеза в целом, поскольку однократное прохождение герменального и ювенильного периодов находится в сочетании с многолетним функционированием более надежно защищенного взрослого растения.

Уместно напомнить, что травянистые растения сохранили и развили многие адаптивные качества, взятые у древесных предков. Это можно видеть при сравнении влагоемкого древесного ствола и суккулентности, глубоких корней и гемиксерофитности, ксероморфности побегов и склерофитности, летнего листо- и веткопада и эфемерофилии, в ременной инактивации при засухе и зимовке и пойкилофитности трав. Иначе говоря, вегетативные органы лесных деревьев содержат в себе не только потенциальные возможности к развитию высокоеффективных специализированных защитных адаптаций в процессе формирования новых, с менее продолжительным онтогенезом, форм, но и реально использовать эти потенции с сохранением биоморфы дерева. Наши опыты показали, что при полном отключении корневой системы содержащаяся в стволе вода обеспечивает сохранение жизнеспособности побегов в течение экологически значимых периодов времени не только в зимующем, но и облиственном состоянии. Точно так же ксерофитизация листьев в сочетании с глубокими, достигающими стабильно и повышенно увлажненных слоев почвогрунта корнями и

с летним, преждевременным, но не губящим крону листопадом оказывает-  
ся весьма существенной формой для произрастания в засушливых условиях.

Центральной группой среди древесных растений надо полагать лесные одностольные кронообразующие деревья. Ведущим их свойством выступает четко выраженный фототропизм в условиях плотных популяций и нередко многовидных и многоярусных лесных сообществ на достаточно обеспеченных водой и питательными веществами почвогрунтах. Дефицит света, резко и скачкообразно нарастающий от верхнего полога насаждения к приземным слоям, выступает в качестве определяющего фактора при выработке адаптаций по максимально возможно полному улавливанию скучной лучистой энергии. Поэтому целесообразно рассматривать соответствующий комплекс приспособлений (вынос кроны стволом высоко над поверхностью почвы, форма и степень ажурности кроны, взаимное расположение ветвей и побегов, листовая мозаика, строение листьев как органов фотосинтеза, особенности функционирования листьев при различном освещении, морфогенез сеянцев и подроста) как главный, по отношению к которому и на базе которого группируются другие адаптивные свойства.

Отметим, что замена симподиальностью и ежегодной листопадностью моноподиальных форм с многолетними листьями должна быть расценена как существенный эколого-эволюционный выигрыш. Симподиальность позволила заметно усилить ветвление и, одновременно, число листьев и почек возобновления. При этом возникло, в частности, высокоадаптивное свойство преобразования ауксиблотов в брахибласты и обратно (Ермаков, 1975), а также появилась возможность создать силлептические и пролептические побеги. Ежегодная обновляемость листьев резко повышает шансы на их более оперативную модификационную перестройку в соответствии с изменяющимися режимами вегетации.

В условиях резко изменяющегося водоснабжения мобильная перестройка побегов, базирующаяся на симподиальности и листопадности, оказывается также тесно связанной с широко модифицирующими водопоглощающими, водопроводящими и транспирирующими тканями. Здесь следует отметить адаптивный динамизм в строении корневых систем, поглотительной и проводящей частях корней, их ветвлении, темпов годичного прироста древесины и изменения диаметра сосудов. Отметим, что в жилковании листа следует видеть не только ту или иную степень совершенства водоподачи во все участки листовой пластинки, но и оттока фотоассимилятов, могущих тормозить фотосинтез.

Кроме этих моментов, не менее важно механическое укрепление листа при водном дефиците и потере тurgора и сохранение жизнедеятельности листа при появлении в нем некрозных участков. В связи с этими признаками игольчатый многолетний лист надлежит признать менее совершенным, чем живущий одно лето пластинчатый лист. Некротизация базальной или срединной части хвои ведет к отмиранию ее вышерасположенных частей, тогда как пластинчатый лист выживает при более широком варьировании размещения некрозных участков. При этом перисто- или пальчатонервному жилкованию с его достаточно автономным обеспечением различных участков листовой пластинки следует придать большее адаптивное значение, чем параллельно- или дугонервному жилкованию. Отметим, что более

сильно развитая средняя жилка, выполняющая роль центральной проводящей магистрали и механической опоры, должна быть дополнена более усиленным и равномерным жилкованием за счет мелких пучков. Обстоятельно изученные картины ксероморфности пластинчатых листьев при усилении засушливости местообитаний убеждают в значительности адаптивных сдвигов в строении эпидермиса, устьичного аппарата и густоты армированных проводящих пучков не только у суходольных (липа сердцелистная, береза бородавчатая, лещина обыкновенная – *Corylus avellana L.*), но и пойменных (дуб летний, ольха черная) лесообразователей.

При сокращении материально-энергетических ресурсов среды, т.е. при снижении химического почвенного плодородия и обеспеченности теплом, водой, лучистой энергией, рост лесных деревьев и полнота древостоя уменьшаются. Появляется многоствольность и стланцевость, возникает извилистость ствола, адаптивные черты которой на примере берез раскрыты В.И. Ермаковым (1981). Кустарники как дальнейший этап приспособительной эволюции древесных растений и ухудшающимся условиям среды развивают сильнее многоствольность и низкорослость, увеличивают число почек возобновления, вырабатывают геоксильтность, нередко сочетая ее с корнеотпрысковостью (шиповник коричный – *Rosa majalis Herrm.*); геоксильтность и корнеотпрысковость обеспечивают защиту появляющихся молодых побегов почвой, т.е. тем самым создают адаптивный эффект криптофитности.

Древесные растения при всем их многообразии биоморф обладают общими признаками, которые можно поставить в прямую связь с их длительным и многофазным онтогенезом.

1. Прорастание семян есть процесс формирования зародышевых вегетативных органов, которые обеспечивают переход от гетеротрофного к автотрофному питанию в связи с полным разрывом с материнским растением.

2. Преобразование проростка во взрослую форму осуществляется через промежуточное – ювенильное состояние, характерной чертой которого выступают палеоморфные структуры, наиболее четко выраженные в варианте гетеробластности.

3. Палеоморфные структуры можно связывать с процессом филогенеза и рассматривать их какrudименты ранее функционировавших адаптаций. На примере мезоморфных первичных листьев клена платановидного, липы сердцелистной можно видеть современный приспособительный характер палеоморф благодаря их причастности к сциофитности.

4. Для взрослых форм характерно интенсивное развитие вторичных тканей, выполняющих не только сугубо защитные функции, но и обеспечивающих метаболизм и ростовые процессы. Зародышевые и ювенильные ткани переходят в инактивное состояние и чаще всего деградируют.

5. Апикальные меристемы стебля и корня сохраняют прямую связь с образовательными тканями зародыша и проростка и обеспечивают увеличение ассимиляционной поверхности прежде всего через ветвление. Камбий как вторичная меристема обеспечивает возрастание поперечного сечения стебля и корня и тем самым усиливает функции транспорта и запаса.

6. С возрастом в стеблях и корнях древесных растений накапливается значительная масса мертвых тканей и в то же время создается резерв жизни в форме почек возобновления. Мертвые ткани коры и древесины выполня-

ют защитно-покровные функции, а также функции запасающих и проводящих тканей.

7. Стебель и корень при этом приобретают облик высокообъемной совокупности древесинно-коровых чехлов со значительной автономностью отдельных частей кроны и корневой системы. Многоствольная и разветвленная структура создает благоприятные возможности для компенсаций, необходимых при частичных повреждениях древесинно коровых тканевых комплексов и облиственных крон.

8. Создающиеся в крупномерных стволах запасы воды и разнообразных минеральных и органических соединений придают древесным растениям повышенную устойчивость в резко изменяющихся условиях среды. Ярко выраженные аккомодирующие и модифицирующие способности ежегодно образующихся побегов и корней следуют квалифицировать как оперативную приспособляемость к динамичным факторам местообитаний.

9. Замедленной смене поколений и, следовательно, низким темпам эволюции у древесных растений в определенном смысле противопоставлены поликарпичность и многосемянность, обеспечивающие интенсивное действие отбора на первых этапах онтогенеза.

10. У древесных растений полимеризация как следствие периодичности ростовых процессов сочетается с метамерной изменчивостью, возникающей в связи с возрастными изменениями и онтогенетическими преобразованиями.

11. Вегетативные органы древесных растений многофункциональны, поскольку неизбежно совмещают в себе разнородные ткани, обеспечивающие поглощение углекислоты, воды, солей и их транспорт, синтез органических соединений, гидро- и терморегуляцию, защиту от разрушительных влияний извне. При этом главным компонентом выступают структуры, непосредственно связанные с фототропизмом. Пространственная сближенность различных по строению и функциям тканей неизбежно ведет к резко выраженным коадаптациям, обеспечивающим экономию строительного материала.

12. Характерная для древесных растений консервация значительного количества энергоемкой целлюлозы в многолетних стволах и корнях оказалась причастной к созданию адаптаций, обеспечивающих выживаемость в сильно колеблющихся условиях среды.

13. Между семенем и почкой и образующимися из них сеянцем и побегом есть много общего. Это: во-первых, наличие меристем и зачаточных стеблей и листьев, во-вторых, их пребывание в эмбриональном состоянии под защитой покровов, в-третьих, выход из-под защиты в ходе прорастания, в-четвертых, интенсивные ростовые и структурообразовательные процессы при слабой морфологической защищенности.

14. В онтогенезе древесных растений закономерно возникают состояния, которые характеризуются пониженной устойчивостью к экстремальным факторам в связи, во-первых, с переходом от зимовки к вегетации, во-вторых, с периодическим функционированием меристем, в-третьих, многофазным процессом формирования всех без исключения вегетативных и генеративных органов. Отсюда неизбежно многообразие способов защиты соответствующих слабых фаз.

В онтогенезе древесных растений целесообразно различать, ориентируясь

на работы С.Н. Санникова (1976), В.А. Кирсанова (1976) и других исследователей, следующие периоды: эмбриональный, герменальный, ювенильный, виргинильный, репродуктивный, сенильный. Отличительные черты этих крупных слагаемых индивидуальной жизни, представленные в табл. 4, весьма значительны и отражают основные этапы формирования растений с приобретением фертильности и поликарпичности. Онтогенез древесного растения представляет собой многофазный процесс структурных новообразований, определяющих появление вначале зародышевого корня, зародышевого стебля (гипокотиля) и семядолей; затем сменяющихся первичными, нередко имеющими четко выраженный палеоморфный характер вегетативными органами (Тахаджян, 1954). На примере первичных листьев, особенно в варианте гетеробластности (Серебряков, 1962), можно видеть диссонанс с современной средой обитания.

Но наблюдения убеждают, что первичные (ювенильные) листья лесообразующих видов могут быть полезными в обеспечении повышенной теневыносливости, хотя в процессе возрастных изменений они неизбежно заменяются на настоящие листья с более выраженным модификациями в сторону ксерофилизации. Структурные новообразования, обусловливающие появление так называемых слабых фаз или легко повреждаемых состояний (согласно концепции о критических периодах), регулярно возникают и в последующие периоды онтогенеза. Они связаны с ежегодным формированием побегов, а в фертильном состоянии — с цветением. Следовательно, защита слабых фаз путем повышения резистентности молодых органов и ограждение их от неблагоприятных внешних влияний необходимы для всех периодов онтогенеза. Их повреждение означает разрыв онтогенеза. Поэтому отбором не могли не совершенствоваться те адаптации, которые направлены на защиту этих слабых фаз и в конечном счете на защиту онтогенеза в целом и, следовательно, полноценной индивидуальной жизни растения.

Предлагая различать шесть качественно различных периодов, необходимо одновременно отметить целесообразность их объединения в две группы, поскольку первая из них характеризует процесс рождения и постепенного формирования растения, а вторая — жизнедеятельность и рост взрослого растения с увеличением биомассы и включением генеративной сферы. В первую группу следует включить эмбриональный, герменальный и ювенильный периоды, для которых в целом присуща сниженная резистентность тканей и интенсивный органогенез с быстрой сменой зародышевых органов ювенильными, так называемыми первичными структурами. Вторая группа начинается с виргинильного периода, когда растение еще не готово к цветению и семенощению, хотя и полностью освободилось от палеоморфных структур, выработав настоящие листья и развивая взрослые вторичные структуры — крону и стволовую древесину, перидерму, разветвленную корневую систему.

Вполне понятно, что резистентность тканей виргинильного растения значительно возрастает. При переходе к семенному размножению возникают ежегодно уязвимые фазы, связанные с образованием семяпочек, пыльников, околоцветника и зародыша в семени. Последнее относится к эмбриональному периоду, но предшествующие ему структурообразовательные процессы в генеративной сфере характеризуют состояние взрослого растения.

Таблица 4

Периодизация онтогенеза древесных растений в связи с органогенезом и устойчивостью к экстремальным факторам

Период	Отличительные признаки	Слабые фазы
Эмбриональный	Формирование семян	Образование зародыша
Герменальный	Формирование проростка	Выход зародыша из семени с образованием зародышевых органов
Ювенильный	Формирование сеянца	Преобразование зародышевого стебля и корня меристематической деятельностью с проявлением палеоморфных структур
Виргинильный	Формирование взрослого растения в предрепродуктивном состоянии	Замена падеоморфных первичных листьев на настоящие листья с усилением роста стебля и корня и активизацией вторичных меристем
Репродуктивный	Проявление fertильности с образованием семян и продолжающимся ростом вегетативных органов	Цветение и структурные новообразования при ветвлении стебля и корней
Сенильный	Деструкция вегетативных органов с подавлением генеративной сферы	Депрессия меристем и диспропорция в корне-листовых взаимодействиях

Следует также указать на снижение резистентности тканей взрослого растения после обильного семеношения в связи с ограниченными запасами питательных веществ и их перераспределением между вегетативными органами, плодами и семенами. Сенильный период как функция старения растения не исключает структурных новообразований в форме годичного прироста стеблей и корней, цветков и семян, но демонстрирует их резкий количественный спад и уменьшение устойчивости к внешним невзгодам, особенно в связи с сокращением генерационных и репарационных способностей.

Целесообразно связать адаптации, защищающие фазы и структурообразовательные процессы с органогенезом и с критическими периодами. Последние мы (Кулагин, 1980) предложили квалифицировать как слабые или легкоуязвимые со стороны внешних невзгод отрезки онтогенеза, устойчивость растения во время которых низка и возможны сильные повреждения, способные разорвать онтогенез и тем самым погубить растение.

Вопрос о палеоморфных и неоморфных признаках имеет прямое отношение не только к анализу филогенетической разновозрастности (Тахтаджян, 1954; Васильченко, 1965), но и к экологическому прогнозированию. Палеоморфные структуры следует видеть не только в ювенильном, но и в репродуктивном периоде. На примере чувствительных к засухе зародышевого мешка, спермиев и формирующегося семени можно отметить прямую связь влаголюбивого гаметофита с прошлым водным образом его жизни (Сказкин, 1960). Поэтому знание гетерофилии и закономерностей форми-

рования генеративных органов призвано обеспечивать прогнозирование надежности семенного размножения.

Палеоморфные структуры возможно анализировать и как признаки процессаrudиментации. Но в этом случае необходимо напомнить о динамичности этого процесса и, следовательно, о возможности постадаптивных эффектов. Современная активацияrudиментов столь же экологически значима, как и фенотипическая реализация мутаций и расширение числа функций у имеющихся приспособлений, которые обеспечивают преадаптивность видов. Соотношение палеоморф и неоморф не носит константный характер, что можно видеть на примере продолжительности жизни зеленых семядолей сеянцев хвойных. Так, например, у ели сибирской все однолетние сеянцы имеют семядоли, тогда как двухлетних сеянцев таких растений 77%, трехлетних 43%, четырехлетних 6%, и лишь в пятилетнем возрасте семядолей нет.

Пихта сибирская в этом плане демонстрирует следующее. В первые два года жизни все ее сеянцы имеют семядоли. На третьем году таких сеянцев меньше, причем в более влажном зеленомошно-кисличном типе леса их 60%, а в периодически сухом зеленомошно-осочковом – 35%. В последующие два года семядоли имеются у единичных сеянцев, а в шестилетнем возрасте семядолей нет. Из этих данных следует, что пихта по сравнению с елью более длительное время сохраняет семядоли и что рубеж между герменальным и ювенильным периодами, находясь в зависимости от сопутствующих условий среды, подвижен.

Последнее обстоятельство заслуживает внимания, так как завершение одного и начало последующего периода онтогенеза представляет одновременно и переломный момент в онтогенезе и носит явно приспособительный характер. Многолетние семядоли следует рассматривать как способ усиления ассимиляционного аппарата, в чем особенно нуждаются растения в условиях затенения. Повышенную теневыносливость пихты по сравнению с елью можно поставить в связь с большей долговечностью ее зеленых семядолей. Запаздывание в сроках наступления тех или иных периодов онтогенеза может быть весьма значительным. Так, например, цветение и семеношение у лесных деревьев может сдвигаться на 20–30 и более лет в зависимости от условий углеродного питания и биотипической принадлежности растений. Адаптивный полиморфизм популяций проявляется в присутствии растений, сильно разнящихся по календарной дате наступления репродуктивного периода.

На примере сосны обыкновенной можно видеть, что переход от виргинильного состояния к фертильному в высокоплотных ценопопуляциях требует внимания, если существует опасность почвенной засухи. Интенсивная работа камбия и апикальных меристем приводит к настолько сильному наращиванию крон, что их водообеспечение осуществляется лишь при максимальной всасывающей деятельности всех имеющихся корней. Если же в это время часть корней вследствие иссушения почвы или повреждения корнегрызущими насекомыми погибает, то становится неизбежной суховершинность крон.

Переход к семеношению характеризуется, как известно, повышенной потребностью в воде и питательных веществах. Это обстоятельство придает еще большую напряженность во взаимоотношениях между кронами

и корневыми системами. Ограниченнная площадь питания в густых молодняках с учетом отмеченных диспропорций становится причиной интенсивного самоизреживания древостоя. Если бы все деревья одновременно перешли от виргинильного состояния к репродуктивному, то их отмирание стало бы массовым, что привело бы к резкому снижению сомкнутости крон. Но это весьма опасно для выживания популяции, поскольку она лишается благоприятной внутриценотической среды.

Противопоставить этому нежелательному варианту можно лишь биотическую неоднородность популяций, которая тем самым приобретает статус адаптивного полиморфизма. Следовательно, растянутость перехода от виргинильного периода к репродуктивному, когда предельно узко отношение между транспирирующими кронами и всасывающими корнями, несомненно, имеет адаптивное значение. В итоге создается феномен адаптивной лабильности онтогенеза, которая осуществляется под защитой системы адаптаций, гарантирующих главное – целостность онтогенеза.

По поводу сенильного периода, т.е. старческого одряхления с потерей способности к семенному размножению, следует отметить следующее. Древесные растения обладают значительным резервом долговечности, который полностью реализуется в редких случаях. Перестойные древостоя подвергаются многим лесоразрушительным факторам, среди которых грибные заболевания стволовой древесины, дендрофильные насекомые и резкие колебания гидротермического режима существенно снижают устойчивость, но не прекращают цветение и семеношение. Пожары и ветры часто выполняют роль летальных факторов, поскольку ослабленные регенерационная функция и механическая прочность ствола и корней ведут к усыханию, ветровалу или бурелому.

При отсутствии этих факторов отмирание ослабленных деревьев происходит постепенно из-за ограниченной облиственности крон, недостаточности сосущих корней, нарушенности транспорта воды, солей, фотоассимилятов. Конечной причиной гибели могут быть сильные засухи, резкие смены от тепелей морозами, полное объединение крон листогрызующими насекомыми, чрезмерное развитие древоразрушающих грибов или резкий порыв ветра.

Но главной предпосылкой летальности этих влияний выступает предшествующее ослабление жизнедеятельности с диспропорциями между кроной и корневой системой в течение длительного времени, измеряемого десятилетиями. При этом генеративная сфера сокращается, но полной бесплодности при обследовании перестойных древостоя и старых деревьев таежных и неморальных лесообразователей Южного Урала мы не отмечали. Поэтому сенильный период нельзя рассматривать как постгенеративный, а границу между ним и репродуктивным периодом практически невозможно проводить по признаку исчезновения fertильности.

Сенильный период представляет собой постепенно развивающийся процесс количественного накопления разнообразных деструктивных нарушений и крупных, на уровне организма физиологических диспропорций, т.е. процесс постепенной деградации fertильного состояния. При этом резко проявляется биотическая неоднородность популяций с феноменами рано отмирающих и долго живущих групп растений. Мы вправе утверждать, что переходы одного периода в другой – прорастание семени, форми-

рование ювенильных растений, начало семеношения — также предстают как время реализации адаптивного полиморфизма, базирующегося на геномонде популяций.

Приобретение биоморфы поликарпика с зимующими многолетними надземными органами позволило древесным растениям совместить в пределах одного онтогенеза, с одной стороны, однократное прохождение легко повреждаемого влиянием извне процесса формирования проростка и сеянца, а с другой — многократно повторяющиеся годичные циклы образования побегов, цветков, семян. Поэтому совершенно неизбежным стало многообразие адаптаций по защите меристем и клеточно-тканевых новообразований, повреждение которых означает опасный удар по онтогенезу, могущий привести к его разрыву. Представляется возможным выделить десять способов защиты онтогенеза, свидетельствующих об использовании весьма различных путей приспособлений к экстремальным условиям среды (табл. 5).

Первый способ — повышение резистентности клеточно-тканевых новообразований при формировании побегов, цветков, семян; он имеет ограниченные возможности, но в то же время широко распространен среди древесных растений и поддерживается отбором. Результаты действия последнего можно видеть при сравнении видов с весенним и летним цветением и разными сроками облиствения крон. Так, например, липа сердцелистная с ее летним цветением по сравнению с кленом платановидным, цветущим весной, обладает пыльцой, у которой заметно повышена устойчивость к перегреву и иссушению. Клен, формируя цветки в более прохладном и влажном воздухе по сравнению с липой, напротив, обладает более высокой устойчивостью к заморозкам бутонов и молодых плодов. Молодые побеги дуба летнего погибают при таких заморозках, которые безвредны для березы бородавчатой с ее более ранней вегетацией. Явные различия в холдоустойчивости можно видеть при сравнении рано и поздновегетирующих экотипов у осины (*Populus tremula L.*) и у дуба летнего.

Второй способ — выбор оптимальных сроков клеточно-тканевых новообразований при прорастании семян, формировании побегов и цветков базируется на повышении порога реагирования меристем при сниженном уровне резистентности. Наиболее существенно проявление этого способа защиты в начале вегетации, когда различия в холдоустойчивости меристем и молодых листьев определяют межвидовые интервалы в облиствении крон и цветении. Это можно видеть при сравнении лиственницы сибирской и черемухи обыкновенной (*Padus avium Mill.*) с дубом летним и осиной.

Вполне понятна скоррелированность устойчивости к заморозкам с холдоустойчивостью, т.е. способностью нормально функционировать при низких положительных температурах. Для древесных растений важно не только "уйти вовремя" от неблагоприятных колебаний гидротермического режима, но и полнее использовать энергетические ресурсы вегетации. В качестве решающей предпосылки для более раннего начала вегетации следует считать озимый тип закладки листовых и цветочных почек, который присущ большинству лесообразующих видов таежной (сосна обыкновенная, лиственница сибирская, пихта сибирская), неморальной (дуб

*Таблица 5*

**Классификация адаптаций**

по защите онтогенеза древесных растений

Группа адаптаций	Материальная база адаптаций	Проявление адаптивности
1. Повышение запаса устойчивости	Протоплазматическая и метаболитическая стабильность Покровные ткани	Усиленная резистентность меристем и структурных новообразований Барьерный эффект
2. Оптимальная феноритмика	Чувствительность меристем к экзогенным влияниям Интенсивные митозы	Изменение порога реагирования Ускорение органогенеза
3. Изменение морфогенеза	Отсутствие междуузлий	Минимализация
4. Снижение вероятности летального исхода	Плагиотропность роста Подземный тип роста Многолетнее функционирование меристем Метамерная изменчивость Почки возобновления	Хамефитизация Криптофитизация Дублирование Гетероморфизм Регенерация

летний, клен платановидный, лещина обыкновенная) и лесостепной (спирея зверобоевидная – *Spiraea hypericifolia* L., вишня кустарниковая – *Cerasus fruticosa* Pall., кизильник черноплодный – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, жимолость татарская – *Lonicera tatarica* L.) экологии.

Во всех указанных вариантах отмечается тенденция полнее использовать тепловые и водные ресурсы местообитаний. Следует подчеркнуть, что озимый тип не препятствует адаптивным сдвигам в темпах созревания семян и диссеминации. Можно отметить как летнюю (вяз гладкий, осокорь, осина) и осеннюю (дуб летний, клен платановидный, пихта сибирская), так и зимне весеннюю (береза бородавчатая, ель сибирская, сосна обыкновенная, ольха черная) диссеминацию и соответствующие им адаптивные особенности в темпах прорастания семян и формирования сеянцев.

Третий способ – ускорение темпов структурных новообразований, с тем чтобы снизить вероятность их повреждения заморозками, суховеями или другими факторами. Высокие темпы формирования проростков и раскрытия почек базируются на быстрой мобилизации запасных веществ и высоком содержании ауксинов. Можно выделить две группы лесообразующих видов, одна из которых характеризуется коротким (осокорь, тополь белый), а другая растянутым (клен платановидный, липа сердцелистная) периодом цветения. Однако и во второй группе продолжительность жизни одного цветка незначительна, измеряется 1–2 днями.

Четвертый способ – защитные покровы; служит дополнением к первому способу и реализуется в форме почечных чешуй и их смолистых выделений, опущенного эпидермиса, утолщенных стенок завязи и пыльников, чашелистиков и лепестков околоцветника. Значение этих структур не следует преувеличивать, но при кратковременных резких колебаниях гидротермического режима воздуха они могут иметь решающее значение. Так,

например, околоцветник обеспечивает сохранение пестика и пыльников у липы сердцелистной при вдвое, а у клена платановидного при втрое более сильном заморозке, если его продолжительность не превышает одного часа.

Пятый способ – минимализация размеров побегов; базируется на резком изменении их морфогенеза с ускоренной закладкой верхушечной почки и элиминацией боковых почек. В качестве примера можно привести преобразование ауксибласта в брахибласт, спящие почки, представляющие собой скрытые в толще коры укороченные побеги, что также свидетельствует об исчезновении удлиненных междуузлий и тем самым резком сокращении поверхности контакта с неблагоприятными факторами воздушной среды. Брахибласты и спящие почки, приобретая меньшую уязвимость, "платят" за это адаптивное свойство резким сокращением числа почек возобновления и ветвления. Отметим, что в этом случае имеется явный сдвиг в сторону моноподиальности. В то же время оба варианта укороченных побегов сохраняют постоянную готовность к образованию удлиненных полноценных побегов и стеблей при оптимизации условий роста. Это обстоятельство еще раз подчеркивает приспособительный характер отмеченной минимализации побегов.

Шестой способ – криптофитизация, проявляющаяся в более глубоком и необратимом изменении органогенеза с полным уходом молодого побега от атмосферных влияний и укрытием его в почвенном субстрате. Это можно видеть на примере видов с подземным типом прорастания семян, у которых семядоли превратились в депо питательных веществ, а гипокотиль не стал выходить на дневную поверхность (дуб летний, лещина обыкновенная), и геоксильных кустарников (сирень обыкновенная – *Syringa vulgaris* L., шиповник коричный), у которых, в отличие от аэроксильных кустарников, появление новых побегов происходит в почве.

Седьмой способ – хамефитизация, т.е. изменение биоморфы в направлении стланцевости и пространтности с целью более полного использования защитных свойств снежного покрова и благоприятных условий приземных слоев воздуха. Можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burgsd.) с верхней границы леса и можжевельник казацкий (*J. sabina* L.) с остеиненных горных склонов Южного Урала хорошо иллюстрируют "ход в пространстве" от неблагоприятных внешних влияний. На примере горно-тундровой биоморфы ели сибирской можно видеть своеобразную и противоречивую роль снежного покрова, поскольку в его толще успешно перезимовывают охвоенные ветви, а на его поверхности интенсивным ветровым переносом снежинок охвоение уничтожается. Поэтому в данной ситуации у древесных растений используются два приспособительных пути: остаться в толще снега благодаря стланцевости (можжевельник сибирский) или быстрее вынести кроны выше снежного покрова (ель сибирская).

Восьмой способ – многократное дублирование вегетативных и генеративных органов (побегов, цветков, семян, почек). Для древесных растений характерно то, что их многолетние вегетативные органы слагаются из ежегодно образующихся однотипно устроенных структур. Это – наглядный пример полимеризации, которая обеспечивается деятельностью апикальных меристем и камбия. Ствол и корень можно представить как совокупность надетых друг на друга древесинных и коровых чехлов. Ветвление ствола

и корней увеличивает численность побегов и сосущих корневых окончаний, что резко повышает ассимиляционную поверхность и в то же время делает не опасным для растения в целом отмирание их некоторой части. Сохранившиеся побеги и сосущие корни, усиливая свои функции, компенсируют потери и гарантируют сохранение жизнедеятельности растения.

Девятый способ — усиление метамерной изменчивости, что снижает вероятность тотального повреждения структурных новообразований как в вегетативной, так и в генеративной сфере. Однотипность строения побегов, корней, цветков, семян сочетается с их варьированием по ряду структурных и функциональных признаков. В зависимости от сроков появления и условий формирования (освещение, водно-минеральное питание, термический режим, конкуренция из-за материально-энергетических ресурсов внутри кроны) почки, побеги, цветки приобретают не только разные размеры, но и различную устойчивость. В этой связи следует отметить различия между, во-первых, световыми и теневыми листьями, находящимися соответственно на периферии и внутри кроны, во-вторых, листьями, расположеными на верхушке и в базальной части побега, в-третьих, почками, заложившимися в зоне корневой шейки, в срединной части ствола и на годичном приросте, в-четвертых, листьями и почками на главной оси и боковых ветвях, в-пятых, цветками апикальной и базальной или центральной и периферийной частях соцветия.

Наблюдения убеждают, что при сильной засухе сохраняются более ксероморфные световые листья и быстрее гибнут листья, расположенные ближе к основанию побега или внутри кроны. Для бересеки бородавчатой это обстоятельство оказывается решающим при выживании на маломощных горно-склоновых почвах. Отметим, что быстрое отмирание менее засухоустойчивых листьев оказывается полезным, поскольку обеспечивает резкое сокращение испаряющей поверхности.

Полная дефолиация крон, отмеченная нами в горных кленовниках после сильной засухи, не привела к усыханию потому, что ствол и толстые скелетные ветви с сильно развитыми покровными тканями и повышенным запасом воды в древесине избежали опасного обезвоживания, а спящие почки после перезимовки обеспечили облиственность за счет порослевых побегов.

Десятый способ — усиление регенерационной способности вегетативных органов; осуществляется за счет адвентивных или специализированных почек возобновления. Если в восстановлении облиственности кроны наиболее оперативны пролептические побеги, то спящие почки обеспечивают более основательный "ремонт" стволов и крон. Если указанных почек недостаточно, то включаются адвентивные побеги. У древесных растений получили широкое распространение придаточные почки, возникающие на стволах и в кронах. При этом ствол приобретает способность к укоренению (пихта сибирская, липа сердцелистная), корни участвуют в образовании облиственных побегов (осина, осокорь). На примере ольхи серой можно видеть совмещение всех форм вегетативного возобновления и размножения, что обеспечивает ей устойчивые фитоценотические позиции в широком спектре зонально-климатических условий.

Работоспособность и перспективность идеи о критических периодах в онтогенезе доказана исследованиями экологии как травянистых, так и древесных растений. Без учета критических периодов оказалось невозможным

понять причины резких колебаний устойчивости, а выделение так называемой феноритмической формы газоустойчивости (Кулагин, 1980) позволило не только прогнозировать, но и рекомендовать металлургическим заводам и теплоэлектростанциям десинхронизацию интенсивных газовых выбросов и слабых, легко повреждаемых фаз годичного цикла побегов для защиты древесно-кустарниковых насаждений.

Уместно подчеркнуть, что выделение критических периодов есть обязательный компонент экологической характеристики любого растительного вида. В этой связи следует напомнить тезис А.М. Молчанова (1975) о том, что ни одна из систем не может перейти из одного устойчивого состояния в другое, минуя критический, обычно относительно кратковременный период, отличающийся значительной неустойчивостью в состоянии этой системы. Вряд ли нужно доказывать, что сложные по строению с длительной жизнью древесные растения подходят под категорию систем и что их онтогенез представляет собой чередование высокорезистентных периодов с критическими периодами, которые чаще всего обусловлены структурными новообразованиями или подготовкой к ним. Внешние условия оказывают существенное влияние на возникновение особо опасных периодов.

Наши определения динамики содержания воды в побегах ясения зеленого (*Fraxinus excelsior* L.), клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) и березы пушистой в зимне-весенне время показали следующее. Вырезанные из кроны побеги, потерявшие связь с материнским деревом, демонстрируют постепенное и неуклонное обезвоживание как в чистом, так и в задымленном близ теплоэлектростанции воздухе. Но побеги в кроне деревьев, подвергающихся задымлению, резко повышают обводненность. Причина – более интенсивное нагревание солнечными лучами покрытых частицами сажи побегов и более раннее стаивание снега близ теплоэлектростанции, приводящее к активизации жизнедеятельности побегов, и особенно почек. При этом в конце марта – начале апреля еще сохраняется опасность со стороны сильных морозов.

В качестве четко выраженного критического периода для побегов в кроне деревьев липы сердцелистной и ясения зеленого при произрастании близ теплоэлектростанции (подзона широколиственных лесов) выступает последняя декада марта и апрель. Именно в этот период резко усиливается инсоляция и начинается интенсивное оттаивание почвы. Загрязненный частицами сажи снег быстрее тает, а зачерненные сажей побеги сильнее нагреваются солнечными лучами, в результате чего происходит преждевременная активация побегов, сопровождающаяся, в частности, быстрым возрастанием обводненности как почек, так и стеблей.

Установлено, что с начала зимы (конец ноября) к середине марта влажность (в % от сухого веса) снизилась у почек и стеблей липы с 120–140 до 100–110%, а ко второй половине апреля возросла до 200–230%. При произрастании в чистом воздухе за последний 30-дневный период (март–апрель) влажность почек липы поднялась до 170%, а побегов – до 115%. Произрастающий совместно с липой ясень зеленый продемонстрировал сходную динамику обводненности побегов. С конца ноября до середины марта влажность снизилась с 80 до 60%, а затем к середине апреля близ ТЭЦ она резко поднялась до 160%, а в чистом воздухе – всего лишь до 70%. Тем самым побеги липы – местного лесообразователя – и ясения – интроду-

цента – оказываются близ ТЭЦ в опасной ситуации, поскольку преждевременное усиление процессов жизнедеятельности в тканях побегов неизбежно сопровождается снижением морозостойкости. Поэтому спровоцированный загрязненным воздухом критический период может стать причиной вымерзания побегов в кроне при весенних морозах. Вероятность последних столь же высока, как и в случае так называемых солнечных ожогов хвойных (пихта сибирская, ель сибирская, сосна обыкновенная) в весенне время (Кулагин, 1980), способных погубить повышенно обводненные ткани побегов. Это нередко наблюдается и в посадках на промышленных площадках.

На примере липы сердцелистной и клена платановидного целесообразно проанализировать те критические периоды, которые отрицательно сказываются на их семенном размножении и по отношению к которым вырабатываются защитные клеточно-тканевые и организменные адаптации, переходящие на популяционный уровень.

Исследования выполнены нами в 1972–1980 годах в подзонах смешанных широколиственно-хвойных лесов (Уфимское плато) и широколиственных лесов (равнинное Предуралье). Экспериментальное определение летальных значений гидротермического режима воздуха проведено в Ботаническом саду Института биологии Башкирского филиала АН СССР (Уфа) с использованием микрохолодильника типа ТП-2М, суховейной камеры с нагревом воздуха до 40–50° и камер с различной влажностью воздуха, регулируемой с помощью серной кислоты разной концентрации, лабораторной техники проращивания пыльцы на питательных средах по И.Н. Голубинскому (1974) и стереоскопического микроскопа МБС-1 для уточнения морфогенеза цветочных почек. В основу критических периодов положены фазы формирования цветков, плодов, семян и сеянцев. Характеристика типов леса и экологических ареалов липы и клена, отражающих фактическую реализацию их адаптивных возможностей, дана нами ранее (Кулагин, 1980).

В экологии липы сердцелистной складывается тревожная ситуация – крайне слабое возобновление семенным путем и в то же время интенсивное многоплановое хозяйственное использование липняков, приводящее к резкому увеличению низкопродуктивных порослевых древостоев. Можно утверждать, что лишь благодаря сильно развитой порослевости липа удерживает свои фитоценотические позиции в равнинном Башкирском Предуралье и в западных предгорьях Южного Урала, где сосредоточено около трети всех липняков СССР (Рябчинский, Положенцев, 1966).

Из обзора публикаций, посвященных поиску причин малочисленности самосева липы сердцелистной, можно сделать вывод о прямой причастности ряда внешних факторов к повреждению плодов и сеянцев и некоторых биологических свойств, снижающих шансы появления всходов. Отмечаются такие дефекты диссеминации, как длительное пребывание плодов в кроне, при котором чередование морозов и оттепелей отрицательно сказывается на качестве семян (Минин, 1957), наличие крыловидного прицветника, препятствующего контакту плодов с поверхностью почвы (Куминова, 1951). В качестве отрицательных моментов показаны дефицит полноценных семян в почве, их низкая грунтовая всхожесть и поедание плодов мышевидными грызунами (Хлонов, Реймерс, 1960), отмечается

массовая гибель всходов от поздних весенних заморозков (Крылов, 1957) и грибных заболеваний (Яшин, Ильичев, 1956). Подчеркивается экологическая значимость задернения почвы (Горчаковский, 1972), сильного затенения (Мурахтанов, 1972), уплотнения и иссушения почвы в сочетании с пастьбой скота (Двораковский, Алтухов, 1963). Следовательно, много причинность слабого семенного возобновления липы вряд ли можно оспаривать.

Как известно, липа сердцелистная – один из немногих лесообразующих видов, который закладывает цветочные почки не по озимому типу, как берескы, ольхи, вязы, клены, а по яровому, в связи с чем зачатки ее генеративных органов не входят в контакт с суровыми зимними условиями. Следовательно, у липы естественно отсутствует один из существенных критических периодов, наличие и значимость которого для ряда видов древесных растений показаны Л.И. Сергеевым и другими (1961). Но с этим моментом скоррелирована и неизбежная растянутость процесса формирования цветков липы, что ведет к их легкой уязвимости погодными невзгодами.

Препарирование листовых почек в ходе фено наблюдений наглядно убеждает, что зачатки соцветий появляются у липы в начале набухания почек, когда их чешуи раздвигаются и обнажается поверхность зеленых листьев. В пазухах начинающих рости листьев возникают мелкие, менее 1 мм, округлые шарики из недифференцированных меристематических клеток. Последующие темпы их преобразования в соцветия и цветки определяются скоростью набухания и разверзания почек, что находится под контролем погодных условий. Липа характеризуется поздним облиствением, в связи с чем для полного раскрытия ее почек требуется, как правило, не менее двух недель. Так, например, если первые признаки набухания почек отмечаются в начале мая, то лишь к середине мая появляются первые листья. Это означает, что в то время, когда нередки сильные заморозки, формирующиеся соцветия находятся под защитой молодых листьев. Иначе говоря, фаза "внутрипочечного" формирования цветков под категорию критического периода не подпадает.

Критическим периодом следует считать фазу выхода на открытый воздух интенсивно растущего соцветия и формирующихся цветков, в которых сразу после развертывания молодых листочков закладываются лепестки и тычинки. От появления первого листа в кроне примерно в течение шести недель, т.е. до конца июня, происходит морфологическая дифференциация бутонов, в которых вначале идет интенсивный рост лепестков, появляются тычиночные нити, закладывается в виде пяти округлых бугорков пестик и, наконец, семяпочки. В это время (конец мая – начало июня) в Башкирском Предуралье (Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР, 1976) случаются заморозки, которые наносят заметные повреждения бутонам липы и губят их. В течение последующего месяца – июня – продолжается увеличение размеров соцветий и бутонов, в которых идет дозревание пыльцевых зерен и формирование семяпочек.

Похолодание воздуха может отодвинуть начало раскрытия первых цветков и до середины июля, и, наоборот, жаркая погода заметно ускоряет зацветание липы. Это означает, что морфогенез цветков находится в тесной зависимости от температурного режима воздуха, но в то же время и от рез-

ких его колебаний. Наши опыты показали, что (в последней декаде мая) бутоны повреждаются трехчасовым обдувом горячим ( $40^{\circ}$ ) воздухом и полностью погибают от часовой обработки заморозком в  $-2-3^{\circ}$ . Более крупные (в июне) бутоны от указанного суховея не страдают, а заморозки не приводят к некрозам внешних покровов, повреждаются скрытые в них завязь и столбик.

Следующий критический период совмещается с фазой цветения, когда раскрытый цветок оказывается под непосредственным воздействием атмосферного воздуха. Наши опыты показали, что суховей губит пыльники за 20–30 мин., но пестик проявляет повышенную устойчивость и остается без повреждений даже после трехчасового обдува горячим воздухом. И в то же время устойчивость к заморозкам весьма низка: для повреждения завязи достаточно 15 мин. при  $-1-2^{\circ}$ . Отметим, что часовое пребывание при таком заморозке губительно для всех частей цветка. Заслуживает особого внимания устойчивость пыльцевых зерен, поскольку они могут пребывать на открытом воздухе. Нами установлен факт гибели около 50% пыльцы при трехчасовом обдуве воздухом при  $39-40^{\circ}$ , 97% – при  $44-45^{\circ}$  и 100% – при  $49-50^{\circ}$ . Устойчивость к заморозку также высока. При его усилении от  $-1^{\circ}$  до  $-7^{\circ}$  погибает около 40% пыльцы, а при  $8-10^{\circ}$  – около 60%.

Весьма стойка пыльца к иссушению: воздух при 25% относительной влажности губит 80% пыльцы за 5 сут., а 98% – за 15 сут. Но для пыльцы есть и очень опасные факторы. Так, например, прямые солнечные лучи губят 50% пыльцы через 3 ч, 80% – через 6 ч, и 95% – через 12 ч, т.е. в пределах одного светового дня. Пыльца, оказавшаяся в воде, спустя одни сутки гибнет на 50%, а через 2–3 сут. – на 100%. Опасно для пыльцы и сочетание дождя с последующим заморозком: смоченная пыльца погибает на 40% при часовом воздействии  $-1-3^{\circ}$ , на 61% при  $-3-5^{\circ}$ , на 64% при  $-5-7^{\circ}$ , на 77% при  $-8-10^{\circ}$ .

Пониженная устойчивость раскрытия цветка, лежащая в основе критического периода, должна компенсироваться таким свойством липы, которое, не ограждая цветок от внешних невзгод, способно заметно сократить ущерб от повреждений для отдельной особи и популяции в целом. В качестве соответствующей адаптации выступает неодновременность раскрытия цветков и, следовательно, растянутость цветения. Поскольку длительность жизни "свежего" цветка составляет 1–2 дня (на третий день даже в пасмурную погоду пыльники подсыхают, а в последующие дни опадают лепестки, чашелистики и чернеет столбик пестика), то неодновременность раскрытия цветков предопределяет лишь частичную, а не полную гибель цветков. Одно дерево липы цветет примерно 2 недели. Такая сильная растянутость цветения обусловливается разновременностью раскрытия цветков в пределах одного соцветия, причем "последний" цветок отстает по времени от "первого" примерно на 10 дней, разновременностью зацветания соцветий в пределах ветви, причем соцветия близ апикального конца зацветают раньше на 7–10 дней, чем соцветия близ базальной части (попутно отметим, что последние отличаются меньшими размерами и меньшим числом цветков), разновременностью зацветания разных частей кроны, причем ее верхушки и южная сторона зацветают на 3–5 дней раньше по сравнению с затененной стороной кроны.

В пределах популяции мы также наблюдаем феномен удлинения цветения. Существуют рано- и поздноцветущие деревья с разницей в 5 дней. Небезынтересно отметить, что поздноцветущие особи отличаются более длинными ( $6,8 \pm 0,2$  см) соцветиями с повышенным ( $11,3 \pm 0,7$ ) числом цветков в них; у раноцветущих соответствующие данные:  $3,0 \pm 0,4$  см и  $2,4 \pm 0,1$  экз. Этим деревьям можно придать статус феноформ, поскольку различия между ними сохраняются в разные годы. Существование подобных форм отмечали для Украины И.С. Молукало (1950), для Западной Белоруссии – И.Д. Юркевич и П.Т. Федорук (1971). В горных условиях на Уфимском плато из-за пространственной микроклиматической неоднородности возникают две группы ценопопуляций липы, одна из которых локализована по южным склонам и возвышенным плато и зацветает на 6–7 дней раньше по сравнению с другой – с северных склонов и днищ горных долин и логов. В итоге общая продолжительность цветения липы достигает одного месяца, в пределах которого, как правило, находится место нескольким дням, благоприятным для опыления и образования плодов с полноценными семенами.

Наблюдения убеждают, что образование плодов происходит весьма быстро, вследствие чего в пределах одного соцветия мы можем видеть раскрытие цветки и молодые орешки. Если принять исходное число бутонов за 100, то цветков будет 68–98; если же исходное число цветков взять за 100, то молодых плодиков также будет меньше – 59–98, а зрелых еще меньше – 1–45 (в среднем 19). Из этих данных видно, что убыль цветков столь же велика, как и убыль плодиков и что основной канал снижения числа плодов связан с процессом их созревания. Здесь мы можем выделить критический период, обусловленный повышенной чувствительностью созревающих плодов к заморозкам. В опытах отмечено, что часовое воздействие  $-1-2^{\circ}$  ведет к гибели плодоножки, что неизбежно обуславливает преждевременное опадение плодов. При более сильном ( $-2-3^{\circ}$ ) заморозке повреждаются и семена, причем в начале августа в фазе молочно-восковой спелости (такая аналогия с хлебными злаками в морфологическом отношении вполне допустима) число жизнеспособных семян снижается в шесть раз, а в конце августа – в фазе восковой спелости – в два раза. В начале сентября  $-8-10^{\circ}$  губит 100% семян, а в конце октября они успешно выдерживают  $-14-16^{\circ}$ . Трехчасовой обдув горячим ( $40^{\circ}$ ) воздухом повреждает лишь молодые плодики.

В период цветения опасны не только явно повреждающие те или иные части цветка факторы, но и пониженные плюсовые температуры в прохладную погоду и приочных инверсиях температур воздуха. В Предуралье подобные погодные условия нередки. Их следствием становится повышенный процент партенокарпических, т.е. бессемянных плодов. Недоразвитие семян допустимо связать с дефектами, возникающими при росте пыльцевой трубки, переносе спермииев, оплодотворении яйцеклеток и развитии зародыша. Липа сердцелистная, несмотря на значительную приспособленность к почвенно-климатическим условиям Евро-Азиатского континента, проявляет пониженную холодаустойчивость во время цветения и образования семян.

В 1972 г. на возвышенном плато при среднем балле плодоношения 4,8 процент полноценных семян составил  $61,9 \pm 4,2$ , а в логу при балле

плодоношения 4,0 – всего лишь  $6,6 \pm 4,4$ , где сказалось отрицательное влияние холодного воздуха при инверсиях температур (Кем, 1974). Даные, полученные в 1973 г. с прохладным дождливым летом, свидетельствуют об одинаковом плодоношении (средний балл плодоношения в обоих местообитаниях составил 3,8) и крайне низком (на плато процент полноценных семян составил  $1,2 \pm 0,6$ , а в лугу –  $1,7 \pm 0,5$ ) качестве семян вне зависимости от рельефа. Это подтверждает вывод об отрицательном влиянии похолодания воздуха, что произошло при общем изменении погоды. В 1974 и 1975 гг. партенокарпичность плодов липы в лугу составила 100%, а на плато с более благоприятным микроклиматом одна треть ( $32,7 \pm 7,0$  и  $33,3 \pm 7,8$ ) семян была полноценной. Особенно засушливый 1975 год ускорил опадение недоразвитых плодов. Инверсия температур в безоблачныеочные часы и в этом случае стала причиной резко неблагополучного положения в пониженных элементах рельефа.

Динамика опадения плодов в осенне-зимний период достаточно своеобразна и допускает влияние зимних невзгод. Если количество плодов в третьей декаде октября принять за 100, то к началу ноября количество опавших плодов составляет 18, к середине ноября – 50, к концу ноября – 55, в декабре – 61–63, в январе – 70–87, в феврале – 90, в марте – 91, в апреле – 95, к концу мая – 98, к середине июня – 99. Это означает, что от 10 до 50% плодов в период с ноября до марта находится в кроне.

Опыты с определением влажности плодов и семян, находящихся на открытом воздухе, показали, что влажность стенок плодов с ноября 1974 г. к началу апреля 1975 г. снизилась с 60 до 12%, а семян – с 13 до 10%, а их жизнеспособность при этом сократилась до 75%. В течение апреля–сентября влажность стенок плодов колебалась в пределах 7–11%, влажность семян – 7–10%, а жизнеспособность последних упала до 34%. Эти данные указывают на весьма своеобразную черту липы – ее плоды, сильно высыха и отвердевая, защищают семена от смертельного обезвоживания и в то же время обрекают их на гибель в замуроженном состоянии. Если стратификация опавших в первую очередь плодов и семян в естественных условиях растягивается на 2 года, то для таких высохших за зиму и лето, но содержащих живые семена плодов потребуется значительно большее время. При этом шансы их гибели в лесной почве несомненно резко возрастают.

Всходы липы появляются с середины мая до середины июня. Семядоли сохраняют значение для сеянца в течение месяца, пока не начнут формироваться первые листья. Заметим, что при позднем прорастании семян формируются сеянцы, не успевающие сформировать листья – эти проростки полностью гибнут в зимнее время. И в осенне время проростки имеют высокие шансы погибнуть при иссушении поверхностного слоя почвы, так как их корни углубляются всего лишь на 2–4 см. К концу вегетации ветвление корней усиливается, а глубина их достигает 8–10 см. Следовательно, мы вправе выделить критический период, совмещающийся с фазой проростка, который в связи со слабой корневой системой быстро погибает при иссушении поверхностного слоя почвы или вымерзает зимой.

Наши наблюдения в липняке коротконожково-снытевом показали, что после обильного с хорошим качеством семян урожая (1972 г.) многочисленные (в среднем 8 экз. на 1 м<sup>2</sup>) всходы появились в мае 1974 г.

Из 400 ученных сеянцев к концу июля сохранилось всего лишь 6. Столь значительная гибель объясняется исключительно высокой в этом году численностью мышевидных грызунов и отрицательным влиянием прерывистого увлажнения почвы, когда дожди чередуются с длительной, до одного месяца, сухой погодой. На другой пробной площади этого же типа леса в сентябре 1973 г. на 10 м<sup>2</sup> было отмечено 60 однолетних сеянцев липы. После зимовки — в мае 1974 г. — их осталось всего лишь 13, а к июлю — 5. После еще одной зимовки — в мае 1975 г. — уцелел лишь 1 сеянец.

Следовательно, мы вправе выделить критический период, совпадающий с зимовкой однолетних сеянцев. Это подтверждается, в частности, тем, что в этих же условиях и в эти же сроки двух- и трехлетние сеянцы липы, хотя и малочисленные, погибают в незначительном количестве. Пятилетние, так же как и одиннадцатилетние, сеянцы успешно выдерживают неблагоприятные условия и вегетации, и зимовки. Устойчивость сеянцев сильно зависит от их роста. Но на него оказывает отрицательное влияние затенение. Так, под пологом липняка с сомкнутостью крон 0,9 к концу вегетации однолетки липы имели диаметр корневой шейки 1,8 мм, а на открытом месте — 3,6 мм; длина эпикотиля соответственно была равна 2,1 и 3 см; длина стебля — 3,9 и 6,9 см, а число междуузлий возросло от 1 до 4. Следовательно, прямые солнечные лучи весьма благоприятны для роста сеянцев липы. Но микроклимат открытого места несет для них и опасность — суховей, заморозки, бесснежье. Получасовой — одночасовой обдув горячим воздухом (40°) и одночасовое промораживание при -3° губительно для семядолей и верхней части гипокотиля проростков. Опыт 1974—1975 гг. показал, что зимовка без защиты снежным покровом губительна для всех однолетних сеянцев независимо от их состояния. Все эти данные в целом хорошо согласуются с конфигурацией экологического ареала липы в низкогорных широколиственno-хвойных лесах Уфимского плато, где липа не встречается в сухих, повышенно влажных и холодных, с мерзлотными почвами, типах лесорастительных условий (Кулагин, 1980).

Экология клена платановидного с его частыми плодоношениями и ограниченной зимостойкостью цветочных почек (Гродзов, 1952; Сергеев и др., 1961), с его многочисленным самосевом и массовой гибелю малолетнего подроста (Кулагин, 1980) настоятельно требует дальнейшего экспериментального изучения. Это тем более необходимо, что клен относится к числу важнейших лесообразователей, проявляет высокие средостабилизирующие функции, обладает многими хозяйственными качествами. По отношению к хвойным лесообразователям этот вид выступает в роли сильного конкурента и существенно тормозит процесс восстановления ельников и пихтачей в подзоне смешанных широколиственno-хвойных лесов.

Клен платановидный формирует генеративные почки по озимому типу (Сергеев и др., 1961), т.е. закладывает цветки в предшествующую цветению вегетацию, в связи с чем они подвергаются зимним невзгодам. Наши наблюдения показали, что уже в начале июля хорошо различимо конусовидное, около 0,1 мм, скопление округлых меристематических клеток, которое через 10 дней приобретает трехлопастную форму, а спустя еще 2—3 недели на нем образуется до 20—30 цветочных бугорков. К

концу июля появляются околоветвник, пыльники и двухгнездная завязь, а в середине августа — тычиночные нити. И на этом заканчивается дифференциация цветочных почек, позволяющая весной быстро сформировать полноценные соцветия, но не обеспечивающая надежной зимостойкости. В Башкирском Предуралье нередки случаи вымерзания (1974, 1979 гг.), причем наиболее чувствительной оказалась базальная часть цветоноса. Поэтому мы считаем возможным выделить критический период, совмещенный с фазой зимующих зачаточных цветков. Отметим, что различий в это время у цветочных почек протоандрических и протогинических деревьев клена (Заикина, 1958; Мушинская, 1976) нет, в связи с чем эти два типа деревьев каких-либо особенностей по данному критическому периоду не имеют. В качестве защитных приспособлений отмечаются (Ефимова, 1953) такие признаки, как накопление антиоциана в кроющих чешуях почки и образование воздушных полостей между ними.

Весной с переходом среднесуточной температуры воздуха в интервал  $5-10^{\circ}$  начинается формирование цветков с быстрым увеличением размеров всех их частей. Раскрытие цветочных почек обеспечивается более теплой (выше  $10^{\circ}$ ) погодой примерно в течение недели, причем последним стимулом к выходу соцветия из-под защиты покровов почки становятся 1–2 теплых ( $15-20^{\circ}$ ) дня. Вполне естественно, что начало цветения клена отодвигается из-за скопления холодного воздуха в понижениях рельефа, а более теплый микроклимат южных склонов и возвышенных плато ведет к более раннему (на 5–7 дней) цветению (Мушинская, 1976). К моменту выхода соцветия на открытый воздух цветки располагают полным набором всех необходимых частей — околоветвником, тычинками, пестиком, завершение роста которых происходит быстрыми теплами — в течение нескольких дней — в фазе бутона. Наблюдения и опыты убеждают, что у клена бутоны открытых цветков устойчивее. Так, например, в конце апреля 1973 г. в первую фазу цветения заморозком было повреждено до 80% раскрывшихся цветков; поэтому основной урожай плодов сформировался за счет цветков второй фазы, которые бутонизировали в первую фазу. Одночасовое промораживание бутонов показало, что при  $-1-3^{\circ}$  повреждений нет, при  $-3-5^{\circ}$  отмечены повреждения покровов и отмирание отдельных бутонов, а при  $-5-7^{\circ}$  наблюдается гибель всех бутонов. Раскрывшиеся цветки более чувствительны к заморозкам: их полная гибель происходит при  $-3-5^{\circ}$ ; даже 15-минутное пребывание при такой температуре приводит к некрозу рыльца, столбика, но семяпочки остаются живы. При 30-минутном промораживании гибнут вместе с пестиком и тычинки, а также верхняя часть цветоножки.

Для энтомофильного клена экологически целесообразно раскрывать цветки не все сразу, а постепенно еще и потому, что насекомые не могут за короткий срок (отметим, что отдельный цветок в свежем состоянии пребывает всего один день) посетить многочисленные цветки в кроне и опылить их. Поэтому неодновременность раскрытия цветков в соцветиях приобретает статус адаптации не только по отношению к неустойчивой весенней погоде, но и с учетом доступности цветков для насекомых-опылителей. Поэтому приспособительным свойством клена следует считать двухфазность цветения в пределах одного соцветия, причем каждая из фаз длится 3–7 дней в зависимости от степени нагревости воздуха. У от-

дельных деревьев Н.И. Мушинской (1976) отмечена и третья фаза. Но для популяции клена экологически значимы две первые фазы.

Протоандричность и протогиничность у клена возникли благодаря именно растянутости процесса раскрытия цветков в соцветии в связи с различиями в степени сформированности бутонов. Это сопровождается изменением пола: у одних деревьев в первую фазу раскрываются только мужские цветки, а во вторую — женские, а у других — наоборот. Несомненно, что подобная своеобразная двудомность способствует и перекрестному опылению. Она обеспечивается существованием трех типов цветков: 1) тычиночных, у которых пестик редуцирован; это — чисто мужские цветки; 2) тычиночных, у которых пестик есть, но он не достигает нормальных размеров и не дает семян, хотя в завязи имеются семяпочки; это — функционально мужские цветки; 3) пестичных, у которых также налицо морфологическая обоеполость, пыльники хотя и содержат пыльцу, но не вскрываются; это — функционально женские цветки (Прозина, 1956).

Можно высказать предположение о том, что клен платановидный находится в начале пути эволюционного преобразования в двудомное растение, как клен ясенелистный, у которого иногда появляются и обеопольные цветы (Wagner, 1975). Формирующаяся у клена платановидного двудомность сочетается с количественным усилением андроцоя за счет большего числа тычиночных цветков в соцветиях, что повышает вероятность опыления. У протогиничных деревьев в первую фазу раскрывается от 25 до 55% цветков в соцветии, а уprotoандричных значительно больше — от 59 до 99%; во вторую фазу у них раскрывается соответственно 45—75 и 1—14%; заметим, что среди protoандричных деревьев встречаются единичные особи с третьей фазой, в которой доля функционально мужских цветков не превышает 10%.

Мы установили, что жизнеспособность пыльцы клена не превышает 30%. Из пыльников чисто мужских цветков доля жизнеспособных пыльцевых зерен в среднем составляет 14%, с колебаниями от 3 до 25%, а функционально мужских — 17%, с колебаниями от 10 до 28%. Интересно отметить, что пыльца, не принимающая участия в опылении вследствие нераскрытия пыльников — у физиологически женских цветков, жизнеспособна в меньшей мере: в первую фазу цветения — 0,5%, с колебаниями от 0 до 2%, во вторую фазу — 7%, с колебаниями от 4 до 10%. Это, в частности, означает определенный потенциальный резерв пыльцы и в то же время свидетельствует о степени микроэволюционного преобразования гермафродитных цветков в однополье с сохранением энтомофилии. Пыльцевые зерна в пыльниках не только разных деревьев, но и одного цветка сильно варьируют по размерам и степени готовности к прорастанию. Даже в процессе эксперимента с использованием различных гидротермических режимов пыльца проявляет свою гетерогенность, демонстрируя, с одной стороны, отмирание определенной части пыльцевых зерен, а с другой — дозревание пыльцевых зерен, что в итоге создает картину резких колебаний жизнеспособности, необъяснимых в рамках элементарной схемы "фактор — эффект".

В устойчивости пыльцы из чисто мужских и функционально мужских цветков существенных отличий нет; наблюдаемые колебания в снижении

жизнеспособности пыльцы при усилении заморозка определяются сильной ее гетерогенностью и быстро возникающими эффектами дозревания.

Поэтому мы рассмотрим обобщенные данные по устойчивости пыльцы без ее привязки к различным типам цветков и фазам цветения. Пыльца клена при одиночесовом воздействии  $-1\text{--}3^\circ$  выживает на 14%, при  $-3\text{--}5^\circ$  — 3,5%, при  $-8\text{--}10^\circ$  — 0,4%. Пребывание пыльников в воде в течение 1–2 сут. губительно для находящейся в них пыльцы. Нагревание до  $45\text{--}50^\circ$  оказывается для пыльцы губительным, хотя в отдельных опытах при  $49^\circ$  сохраняется до 5–6% жизнеспособных пыльцевых зерен. Пребывание в сухом (относительная влажность 25%) воздухе при обычной ( $15\text{--}20^\circ$ ) температуре отрицательно оказывается на жизнеспособности пыльцы: через 10–15 сут. она составляет 20–25%. Особенно опасны прямые солнечные лучи: 50% пыльцы гибнет через 10 ч, 80% — через 20 ч. и 100% — через 48–56 ч инсоляции.

Следовательно, фазу раскрытия цветка мы вправе квалифицировать как критический период, имея в виду прежде всего заморозки и осадки.

Соответствующее запаздывание в цветении пестичных цветков протоандрических деревьев приводит к тому, что их плоды в течение 3–4 недель меньше по размерам, чем раньше появившиеся плоды из крон протогинических деревьев. Эта разница может быть оценена в экологическом отношении с помощью следующих данных. Мы установили, что 7-суточные плоды, независимо от принадлежности к тому или иному половому типу деревьев, погибают после трехчасового обдува горячим ( $40^\circ$ ) воздухом, тогда как 17-суточные плоды не страдают, отмечено лишь подсыхание крыловидных выростов; часовой заморозок при  $-2\text{--}4^\circ$  полностью губит 4-суточные плоды, в то время как 17-суточные не получают никаких повреждений. Отметим, что при  $-4\text{--}6^\circ$  погибают плоды в возрасте 3 и более недель и вплоть до осенней диссеминации, причем при таком промораживании у них отмирает околоплодник и чернеют семена.

Следовательно, фазу молодых интенсивно растущих плодов мы можем считать уязвимой для суховеев и заморозков и оценивать ее как критический период. Спустя месяц после цветения у клена отмечается значительное, до 40%, опадение плодов, которые оказались партенокарпичными. Вероятно, не только дефицит насекомых-опылителей, но и резкие суточные колебания температур воздуха в апреле — мае отрицательноказываются на оплодотворении семяпочек и формировании семян. Энтомовредители также повреждают часть формирующихся плодов, в результате чего полной зрелости достигают 23–54% плодов от первоначального числа женских цветков. Осеннее — в конце сентября — в октябре — опадение плодов обеспечивает их перезимовку под защитой снега и стратификацию. Весной же после стаивания снега появляются массовые всходы клена, причем первые 3 недели проростки располагают лишь гипокотилем и двумя семядолями при весьма слабо развитой корневой системе с вертикально растущим до глубины 5–6 см неветвящимся корнем. Затем образуется первая пара настоящих листьев, которые имеют слабо расчлененную пластинку и теневую структуру (Малкина, Ковалев, 1974).

В этой фазе сеянец, который может быть назван эпикотиальным, незначительно усиливает корневую систему: вглубь всего лишь на 2–3 см с образованием коротких, до 1 см, боковых корней первого порядка. По-

этому эпикотильный сеянец находится в тесной зависимости от влажности верхних слоев почвы. Эту фазу надлежит квалифицировать как критический период, поскольку засухоустойчивость сеянцев в это время весьма низка. Отметим, что часовой заморозок губит первую пару листьев при  $-2^{\circ}$ , тогда как семядоли – при  $-4-6^{\circ}$ . Двух-, трехчасовой обдув горячим ( $40^{\circ}$ ) воздухом оказывается в равной мере губительным и для семядолей, и для листьев. При подсыхании почвы и нарушении водоснабжения последние легко получают ожоги от прямых солнечных лучей.

Наблюдение за массовым отмиранием эпикотильных сеянцев клена на инсолируемых крутосклонах с маломощной почвой убеждают, что засухи в мае–июне имеют непосредственную связь с данным критическим периодом. Эпикотильный сеянец образует новые междуузлия и листья лишь при достаточной увлажненности почвы и освещения. При сильном (10–15% от полного света) затенении, обусловленном полным смыканием крон деревьев, эпикотильные сеянцы с одной парой листьев, с эпикотилем (2–3 см) при общей высоте стебля 5–7 см и тонкой, около 2 мм, корневой шейкой уходят в зимовку и без защиты снегом неизбежно погибают; отметим, что под снегом гибнут лишь слаборазвитые и отставшие в росте растения.

Опыты показали, что вынос эпикотильных сеянцев на открытое место весьма благоприятен для их роста, поскольку диаметр корневой шейки возрастает до 3–5 мм, общая высота стебля – до 10–15 см, а число листьев – до 10–14. Зимостойкость этих сеянцев резко возрастает, что гарантирует формирование жизнеспособного яруса кленового подроста. Но если происходит затенение древостоем, то сеянцы клена растут по типу теневых торчков и в связи с резким падением их теневыносливости с третьего-четвертого года жизни демонстрируют (Кулагин, 1980) соответствующий критический период.

Все это свидетельствует о противоречивых моментах в экологии семенного размножения клена, нуждающегося в защите плодов и сеянцев внутриценозной средой широколиственного леса (лесная подстилка, устойчивый снежный покров, притенение и стабилизация почвенного увлажнения), испытывающего угнетение от затенения сомкнутым пологом древостоя. Оптимум для самосева клена – на свежих устойчиво увлажненных почвах и под пологом редкостоя.

Таким образом, длительный и многофазный онтогенез древесных растений обеспечивается системой адаптаций, сориентированных отбором на защиту структурных новообразований в процессе формирования простков и сеянцев, цветения и образования семян, роста и ветвления вегетативных органов. Ограниченная резистентность меристем и защитных покровов дополняется, с одной стороны, согласованием ритмики органогенеза с внешними условиями, а с другой – более глубокими морфогенетическими преобразованиями как отдельных органов, так и растения в целом с одновременной подстраховкой дублированием метамерных органов, усиливанием их изменчивости и регенерационных возможностей. Выясненная нами динамическая система защитных адаптаций свидетельствует о процессах коадаптации и компенсации между ними при создании как узкоспециализированных, так и широких адаптивных комплексов. Происходящие при этом аккомодации и модификации вегетативных и

генеративных органов служат существенным дополнением к процессу обеспечения целостности онтогенеза и полноценной индивидуальной жизни пресвежесных растений.

В процессе семенного размножения липы сердцелистной и клена платановидного с их длительным многофазным циклом цветения, плодоношения и формирования сеянцев существует ряд слабых звеньев, повреждаемых неблагоприятными колебаниями гидротермического режима природных местообитаний. Достаточно четко различимы две группы критических периодов, одна из которых связана с морфогенезом цветка, опылением и формированием семян, а другая с прорастанием семян и формированием сеянцев.

В качестве критических периодов у липы надлежит квалифицировать: фазу роста соцветия и формирования цветочных бутонов вне листовой почки, когда особенно опасны заморозки и суховей;

фазу цветения, когда те же факторы, а также атмосферные осадки и прямые солнечные лучи губительны для пыльников, пыльцы и семяпочек;

фазу оплодотворения и формирования семян, когда пониженная холодаустойчивость пыльцевых трубок, спермиев и зародыша становится предпосылкой недоразвития семян и массового появления партенокарпичных плодов при прохладной погоде;

фазу молодых плодиков, легко повреждаемых заморозками и суховеем;

фазу запоздалой (зимне-весенней) диссеминации, когда иссушающие факторы ведут к сильному обезвоживанию и затвердеванию стенок плодов, что препятствует последующему прорастанию заключенных в них семян;

фазу проростков, гибнущих при иссушении верхнего слоя почвы из-за слабой корневой системы, при воздействии заморозков и суховея;

фазу зимующих однолетних сеянцев, гибнущих от вымерзания.

Подтверждается многопричинность слабого семенного возобновления липы в естественных условиях. Неодновременность раскрытия цветков в пределах соцветия, ветви, кроны, наличие рано- и поздноцветущих феноформ и экад, растянутость диссеминации и прорастания семян – все это можно рассматривать в качестве адаптаций, защищающих популяцию липы от массовых повреждений бутонов, цветков, плодов и сеянцев в связи с отмеченными критическими периодами.

Содействие семенному размножению липы должно учитывать целесообразность создания лесосеменных участков из рано- и поздноцветущих феноформ в теплых местообитаниях, посев весной стратифицированными семенами, обеспечение сеянцам устойчивого почвенного увлажнения, усиленной инсоляции и защиты снежным покровом.

У клена в основе первого критического периода лежит ограниченная морозостойкость генеративных почек с зачатками соцветий и цветков и недостаточность для их защиты пигментированных и рыхлосложенных почечных чешуй. Раскрытие цветков ставит под прямое воздействие заморозков и атмосферных осадков такие важнейшие части, как пестик и пыльники, что и определяет возникновение соответствующего критического периода. В качестве защитной адаптации можно рассматривать

двуихфазность раскрытия цветков в соцветии, сопровождаемую процессом смены их пола. Молодые интенсивно растущие плоды, уязвимые со стороны заморозков и суховеев, демонстрируют существование у клена еще одного критического периода, отрицательное влияние которого сокращается так же благодаря двухфазности цветения и смене пола цветков, так как плодыprotoандричных и протогеничных деревьев неизбежно разновозрастны и в течение 2–3 недель различаются по размерам и устойчивости. Эпикотильный сеянec со слабо развитой корневой системой и парой листьев со сциомезофитной анатомической структурой проявляет пониженную устойчивость к иссушению почвы, прямой инсолиации и зимним невзгодам. Соответствующему этой фазе формирования сеянца критическому периоду противостоит поликарпичность кленовников и теневыносливость самосева, находящего во внутренценозной среде защиту от иссушения и перегрева.

## ВНЕОТБОРНАЯ ФОРМА ПРИСПОСОБЛЕНИЯ

Современный техногенез создает разнообразные неоэкотопы, широкое распространение которых заставляет разрабатывать новые методы защитного лесоразведения. Оценка пригодности того или иного лесообразующего вида для определенного неоэкотопа требует выяснения структурно-функциональных предпосылок успеха "первого шага", под которым предложено (Кулагин, 1980) понимать поселение в новую среду и прохождение полного онтогенеза в новой среде благодаря предпосылкам, сформировавшимся в форме адаптаций в естественных местообитаниях. Знание этих предпосылок и определение степени их выраженности у растений лежит в основе прогнозирования и планирования мелиорирующих и защитных древесно-кустарниковых насаждений в пределах неоэкотопа. Успех их приживаемости и роста в первом поколении неизбежно становится главным моментом как для практики защитного лесоразведения, так и для последующего адаптивного преобразования соответствующих популяций лесообразующих видов отбором под контролем факторов неоэкотопа.

Наблюдения убеждают, что отсутствие достаточной изоляции от пыльцы и семян соседних естественных лесных сообществ препятствует формированию экотипов так же, как и отсутствие условий для самовозобновления в одном и том же местообитании, т.е. при стабильно векторизованном отборе. Поэтому приходится исходить из положения о решающей роли успеха "первого шага" для древесных растений при поселении в неоэкотопах, о ведущем значении организменных и популяционных предпосылок для поселения, выживания и формирования в них насаждений, способных выполнять требуемую мелиорирующую функцию. Обсуждение этого вопроса необходимо провести с критическим анализом концепции о преадаптациях и постадаптациях. Подчеркивая внеотборный характер приспособления древесных растений к неоэкотопам, мы тем самым сосредоточиваем внимание на поиске и прогностической оценке тех свойств и структур, которые сразу в пределах одного онтогенеза обеспечивают требуемый адаптивный эффект. Отметим, что прогноз успеха поселения и роста в необыч-

ных для вида условиях среды актуален не только в индустриальной дендрокологии, но и при интродукции.

В обследованных нами засоленных приозерных низинах Наурзумского заповедника (Казахстан) с феноменом повышенной солеустойчивости сосны обыкновенной (Шахов, 1956) и сольфатарных полях вулканов Баранского и Менделеева Курильских островов Итуруп и Кунашир (Сахалинская обл.) с заселением кедровым стлаником [*Pinus pumila* (Pall.) Regel] (Ворошилов и др., 1977) четко видно заселение территорий за счет заброса семян из близрасположенных лесных сообществ; доминирование их пыльцы при опылении произрастающих в засоленных или загазованных условиях групп деревьев; доминирование семян близрасположенных лесных сообществ в формировании новых поколений деревьев.

В сходной позиции находятся и случаи формирования древостоев бересеки бородавчатой и сосны обыкновенной на загазованных горных склонах окрестностей медеплавильного завода и на отвалах рудников черной и цветной металлургии. Поэтому появление высокоустойчивых группировок местных лесообразователей или тем более создание успешно выдерживающих неблагоприятное действие промышленных токсикантов древесно-кустарниковых насаждений целесообразно связывать не с результатами становления соответствующих экотипов, а с проявлением биотической неоднородности ценопопуляций, с выживанием отдельных индивидов.

Целесообразно проанализировать суждения исследователей газоустойчивости растений и прежде всего Н.П. Красинского, положившего в нашей стране начало обстоятельному эколого-физиологическому изучению фитотоксичности промышленных выбросов. Добавим, что до сих пор общебиологический аспект его взорений не получил должного освещения в плане экологического прогнозирования. Отметив, что "газоустойчивость растений не создавалась в процессе эволюции", Н.П. Красинский (1950, с. 54–55) указывает на причастность к газоустойчивости различных структурно-физиологических свойств, выступающих в роли предпосылок тои или иной степени повреждаемости.

Показана зависимость ряда физиолого-химических особенностей растений от принадлежности к той или иной систематической группе и сделан вывод о том, что "газоустойчивость растений связана с их систематическим положением". Проанализирована информативность величины окисляемости водонерастворимых веществ протопlasma. Рекомендовано ориентироваться на то, что "семейства с малой окисляемостью водонерастворимых веществ (крестоцветные, пасленовые, амарантовые) газоустойчивы; наоборот, семейства, обладающие большой окисляемостью водонерастворимых веществ (лютиковые, бобовые, гречишные, камнеломковые), газочувствительны" (Красинский, 1950, с. 27). Важно отметить, что Н.П. Красинский, предлагая различать три вида газоустойчивости – биологическую (регенерационную), морфолого-анатомическую и физиологическую, – подчеркивал, что "различные виды газоустойчивости могут существовать одновременно, сочетаясь друг с другом, причем тот или иной вид газоустойчивости может превалировать и определять степень газоустойчивости данного растения" (1950, с. 10). В соответствии с этим положением находится следующее высказывание Н.П. Красинского. "Го-

воря о возможных прогнозах газоустойчивости растений по окисляемости и по систематическому признаку, мы еще раз подчеркиваем, что показатель окисляемости не является всеобъемлющим, что в определении степени газоустойчивости растений играют роль и другие физиолого-биохимические показатели, а также морфолого-анатомические и биологические особенности растений. Хотя, по нашим данным, показатель окисляемости является ведущим, все же ему нельзя приписывать единственное и решающее значение, иначе легко впасть в ошибки. Еще раз подчеркиваем также, что систематический признак не следует понимать слишком прямолинейно — в пределах одного семейства могут быть колебания, отклонения и исключения" (1950, с. 102).

Резкое усиление индустриально-экологических работ с конца 50-х годов привело к активизации не только экспериментально-аналитических, но и теоретических исследований. В.А. Медведевым и В.П. Тарабриным (1977) поставлен вопрос о происхождении и путях эволюции хемотолерантности высших растений в связи с выяснением закономерностей их устойчивости к техногенным загрязнителям. К последним близки ядохимикаты, гербициды, минеральные удобрения и многие другие химические агенты. В качестве главных основ хемотолерантности, т.е. способности поглощать и обезвреживать чужеродные для растения вещества, названы свойство ассимилировать чужеродные молекулы, возникшее в начале зарождения жизни на Земле; гетеротрофность как наиболее древний тип питания, обеспечивающий повышенную хемотолерантность к разнообразным соединениям и особенно органическим; биохимические взаимодействия в растительных сообществах, где концентрация экзометаболитов может достигать 15–20 мг/м<sup>3</sup>, структурная и физиолого-биохимическая защищенность хлоропластов от действия чужеродных как органических, так и неорганических соединений, которые, "в известной мере, аналогичны составу техногенных выбросов" (Медведев, Тарабрин, 1977, с. 146).

По предположению В.А. Медведева и В.П. Тарабрина, аллелопатическая толерантность, возникшая в постоянно и высоко насыщенном чрезвычайно разнообразными химическими соединениями воздухе растительных сообществ, может быть непосредственной причиной повышенной выносливости "в условиях промышленного загрязнения". И, наконец, как практическую рекомендацию В.А. Медведев и В.П. Тарабрин предлагают считать "направленный отбор форм, отличающихся повышенной устойчивостью как к природным фитонцидам в естественных биоценозах, так и к техногенным химическим выбросам в условиях промышленного загрязнения окружающей среды" как "основной путь повышения степени хемотолерантности растений" (1977, с. 146).

Изложенная точка зрения сформулирована в форме гипотезы. По нашему мнению, взгляды Медведева и Тарабрина весьма интересны и представлены в логичной и внутренне непротиворечивой форме. В рамках индустриальной дендроэкологии уровень аллелопатической хемотолерантности растений может быть практически полезным ориентиром при подборе растительных видов для фитофильтра к слабо загазованному воздуху.

Здесь уместно привести слова В.А. Медведева и В.П. Тарабрина о том,

что "растения, попав в условия загрязненной химическими веществами атмосферы, страдают не только от нового для них качественного состава химических агентов, сколько, вероятно, от их количества" (1977, с. 146).

Факты положительного влияния газообразных соединений серы на рост и значительного накопления серы в листьях без заметного вреда для растения использованы нами при выделении первых двух фаз в работе промышленного фитофильтра. Первая – полная внутриклеточная утилизация инкорпорированных токсикантов с включением их в метаболиты и использованием в структурообразовательных процессах, вторая – предотвращение некрозов биохимическими механизмами детоксикации. В третьей фазе возникают видимые повреждения от интоксикации и включаются reparационные процессы.

В прогнозировании газоаккумулирующей функции листьев древесных растений оказались уместными, а с учетом изложенных взглядов В.А. Медведева и В.П. Тарабрина закономерными факты, изложенные нами (1974) и Н.В. Гетко (1972), где отмечено повышение уровня накопления серы у тех видов, которые в природных условиях создают повышенную концентрацию соединений серы в листьях. В настоящее время нет достаточно убедительных научных данных о том, что более газоустойчивы те растительные виды, которые характерны для сомкнутых фитоценозов с повышенной концентрацией фитонцидов в воздухе. Нет также информации и о том, что растительные виды открытых местообитаний или разреженных группировок с низким содержанием фитонцидов в воздухе характеризуются низкой газоустойчивостью. Многочисленными исследованиями достоверно установлено, что уровень газоустойчивости у различных видов в большей мере связан с иными сторонами их экологии – например с засухоустойчивостью, с солеустойчивостью более чем с приуроченностью их произрастания к местам, где обязательна высокая аллелопатическая толерантность, где интенсивны биохимические взаимовлияния растений.

Целесообразно отметить ряд положений обсуждаемой гипотезы, и прежде всего тождество аллелопатической и техногенной хемотолерантности, которые полнее и точнее уясняются в свете разрабатываемой нами преадаптационной концепции газоустойчивости древесных растений, где решающее значение придается структурным и функциональным предпосылкам, сформировавшимся вне связи с фактором задымления или насыщенности фитонцидами воздухом. В рамках этой концепции центральное место отведено принципу барьера, т.е. структурных и биохимических препятствий на пути проникновения токсикантов внутрь тела растения и интоксикации клеток.

С этим положениемозвучны высказывания В.А. Медведева и В.П. Тарабрина о том, что "более устойчивыми среди высших растений будут те из них, которые наиболее надежно укрыли свой автотрофный аппарат (хлоропласти)"; далее подчеркивается, что "основной путь повышения степени хемотолерантности растений – это направленный отбор форм, отличающихся повышенной устойчивостью" (1977, с. 145–146). Надлежит отметить несомненную принципиальную правильность данной рекомендации. Однако при этом возникает вопрос: "Отбор каких форм следует проводить?" Здесь возможны два варианта. Первый вариант предлагается связать с одновременным повышением устойчивости как к природ-

ным фитонцидам, так и к техногенным токсикантам. Второй вариант предполагает сочетание техногенной газоустойчивости не с аллелопатической хемотолерантностью, а с устойчивостью к другим природным факторам – дефициту воды, избытку солей, сильным ветрам и другим неблагоприятным условиям среды. Вполне понятно, что в этом феномене параллелизма между газо-, засухо- и солеустойчивостью можно увидеть центральный момент преадаптационной концепции – принятие и выполнение новой защитной функции имеющейся специализированной адаптацией, сформировавшейся в природной среде. Напомним, что с преадаптации начинается новый виток приспособительной эволюции с преобразованием ее в специализированную адаптацию (Шварц, 1980).

В другой работе подтверждается, что хемотолерантность растений есть следствие эволюционно закрепленного обмена веществ, детерминированного типом питания (гетеротрофного, автотрофного) и что биохимические взаимовлияния через экзметаболиты способствовали усилению устойчивости растений к разнообразным токсикантам. Далее подчеркивается весьма существенное обстоятельство – устойчивость растений к недавно возникшему фактору индустриального загрязнения среды неизбежно должна "определяться их способностью использовать в первую очередь уже действующие многообразные и сложные механизмы адаптаций к экстремальным факторам среды. Значительную роль, по-видимому, играют и постадаптации, т.е. возможности организмов использовать вновь признаки, уже бывшие адаптивными и составляющие в данный момент резерв приспособляемости к изменениям среды. Несколько меньшую роль, как нам кажется, играют преадаптации" (Тарабрин, 1981, с. 126). С идеями В.П. Тарабринова созвучны взгляды Н.И. Шевяковой, которая пишет: "Соединения серы ( $H_2S$ , S,  $SO_2$ ) входили в состав древней атмосферы Земли, образовавшейся в результате тектонических и вулканических процессов", причем "адаптация у отдельных ныне живущих видов к таким токсичным соединениям может быть реликтовой и отражать некогда имевший более широкое распространение вид метаболитической устойчивости, прямо связанный с действием высоких концентраций  $H_2S$  и  $SO_2$ " (1979, с. 12–13).

Тезис о значительной роли постадаптаций стоит в согласии с общим положением о том, что современная газоустойчивость базируется на хемотолерантности, выработавшейся в процессе эволюции. Но это фактически означает, что современный техногенез воссоздает ситуации, которые в главных химических параметрах были в прошлом и к которым растительные виды были приспособлены. В наиболее четкой форме это можно видеть на примере активизации вулканической деятельности, длительное время не проявляющейся, в связи с чем специальные адаптации к выбросам вулкана перешли в резерв.

В более конкретном плане растительные виды-эндемики вулканогенных областей должны демонстрировать эффект постадаптаций при "оживании" древних спящих вулканов, а также и при постройке металлургических и химических заводов, которые принципиально близки к вулканам. Труднее приравнивать лесной воздух с его многообразными фитонцидами к воздуху промышленных городов. Присутствие в обоих вариантах общих химических соединений и даже тех, которые синтезируются в

самих расгениях (бензол, толуол), доказывает лишь то, что человек познает законы природы и использует их в заводских технологиях и что растительные виды приспособлены к качественному составу химических агентов, неизбежно и широко распространенных и в природных и в техногенных ландшафтах. Отметим, что аммиак и сероводород постоянно выделяются из богатых органическими веществами почв лесной зоны и что эти соединения успешно утилизируются растениями. Вопрос о метаболизме серы интенсивно исследуется, что "имеет большое значение и для решения общебиологических проблем, связанных с устойчивостью растительного организма к воздействию отрицательных факторов внешней среды" (Шевякова, 1979, с. 138).

П.А. Генкель (1975), отметив основные положения предложенной нами (1964) экологической концепции дымоустойчивости растений (промышленные токсиканты как новый фактор среды, отсутствие к нему специальных приспособлений, использование при защите от токсикантов различных структурно-функциональных признаков, выработавшихся в условиях засух, засоления, суровых зим), подчеркнул реальность понятия о так называемой сопряженной устойчивости. В конкретном приложении это понятие хорошо работает по отношению к газо- и солеустойчивости, поскольку, как указывает П.А. Генкель, токсичные кислоты нейтрализуются свободными катионами, а положительное значение засухо- и зимостойкости для дымоустойчивости растений заключается в использовании ксероморфных структур как защитного барьера от токсикантов и в выживании растений зимой. Так, токсиканты могут настолько ослабить организм, что для него засухи и зимовки окажутся губительными, а отрицательное воздействие последних снижает устойчивость растений к промышленным выбросам. Несомненно одно — принципиально недопустимо рассматривать внешние факторы изолированно друг от друга и не видеть того, что растение прежде чем быть газоустойчивым должно быть засухо- и зимостойким. Именно поэтому Генкель указывает, что "все без исключения исследователи, работавшие по газоустойчивости растения, считают, что очень важным фактором является хорошее состояние растений на плодородной и хорошо удобренной почве" (1975, с. 309).

Установлено (Кондратюк и др., 1980), что фитотоксиканты изменяют водный режим так же, как и засуха, что их одновременное действие взаимоусугубляет влияние каждого из них и что растения с более упорядоченной структурой внутриклеточной воды, высокой водоудерживающей способностью, теплоустойчивостью или теплорегулирующей способностью оказываются более устойчивыми к засухе и токсикантам. В.П. Тарабрин указывает, что "действие неблагоприятных климатических условий усиливает токсическое действие промышленных фототоксикантов, равно как и действие последних способствует большей повреждаемости растений во время засух" (Кондратюк и др., 1980, с. 107). Это означает, что идея о сопряженности различных видов устойчивости получает новый стимул для дальнейшей детализации.

Г.М. Илькун (1978), отмечая антропогенность и, следовательно, эволюционную кратковременность индустриального загрязнения, разделяет развиваемые нами представления о решающей роли преадаптаций в защите от токсикантов. Существующие в научной литературе классификации

форм газоустойчивости (Красинский, 1950; Фогль и др., 1970; Кулагин, 1974) Г.М. Илькун оценивает как недостаточные для полного раскрытия содержания данного вопроса. Он пишет, что "несмотря на различные подходы исследователей, рассмотренные ранее виды газоустойчивости лишь частично раскрывают сущность течения патологического процесса у разных видов растений и, скорее, характеризуют состояние и различные приспособительные механизмы к перенесению неблагоприятного действия атмосферных фототоксикантов" (1978, с. 55–56).

Илькун критически рассматривает экологические взгляды на газоустойчивость, показывая неспособность той или иной отдельно взятой формой газоустойчивости объяснить более широкий круг вопросов. Заметим, что каждая форма газоустойчивости призвана осветить отдельную грань этого действительно сложного и многопричинного феномена. Действительно, анабиотическая (зимняя) газоустойчивость определяется иной причиной, чем газоустойчивость в вегетирующем состоянии, высокая регенерационная способность полезна для выживания растений с газочувствительными листьями, но они не пригодны для декоративных и защитных насаждений, а фитоценологическая газоустойчивость ведет не к "активному противостоянию проникающих в организм газам", а обуславливает "ослабленное поступление их в ткани из окружающего воздуха".

Г.М. Илькун пишет: "Если какой-либо вид обладает всеми видами газоустойчивости: анатомической, физиологической и биологической, то и он ограниченно пригоден в условиях загрязненной атмосферы, поскольку каждое растение должно эффективно выполнять многие функции, среди которых отфильтровывание воздуха от вредных примесей является важнейшей" (1978, с. 55–56). В данном случае наблюдается стремление все существующее у растений многообразие способов защиты от промышленных токсикантов противопоставить физиологико-биохимическому аспекту газопоглощения и внутриклеточной детоксикации, а экологическое рассмотрение феномена газоустойчивости противопоставить физиологии и биохимии интоксицируемого растительного организма. Ограничность экологического изучения газоустойчивости Г.М. Илькун иллюстрирует следующей формулировкой: "...если следовать изложенному экологическому принципу выделения форм газоустойчивости, то их следовало бы увеличить за счет включения таких важных факторов, как почвенное плодородие, радиационный и тепловой режимы, частота выпадения осадков. Это непомерно расширило бы терминологическое понятие газоустойчивости, но не расширило бы ее сущности" (1978, с. 55–56). Заметим, что эти обстоятельства ни у одного из исследователей не ведут к расширению понятия газоустойчивости. Критикуя экологический подход к изучению газоустойчивости, Г.М. Илькун пишет, что "никто из исследователей не дает определения газоустойчивости растений а принимает ее как само собой разумеющееся, однако у каждого из них свое понимание ее и толкование" (1978, с. 55–56). Для устранения этого упущения Илькун предлагает следующее определение: "Газоустойчивость растений – это способность сохранять свойственные им процессы жизнедеятельности и семенного воспроизведения в условиях загрязненного газами и парами атмосферного воздуха. Уровень газоустойчивости каждого-

го вида растения или особи оценивается по предельной концентрации токсических веществ в воздухе, которые не вызывают функциональных и структурных нарушений в организме в период наивысшей физиологической активности и чувствительности к действующим атмосферным примесям" (1978, с. 56–57). Далее, исходя из общеизвестного учения о критических периодах, Г.М. Илькун отмечает, что "растения обычно обладают наивысшей восприимчивостью или поражаемостью токсическим газом в период цветения и формирования урожая" и что поэтому "даже слабое поражение вегетативных органов потребует восстановления их, а отсутствие или формирование слабожизненных семян приведет древостой или травостой к деградации и вымиранию" (1978, с. 56–57).

Необходимо прежде всего отметить, что сформулированное Илькуном определение понятия газоустойчивости растений сходно с существующими определениями авторов, упомянутых им в связи с обсуждением данного вопроса (Красинский, 1950; Фогль и др., 1970; Кулагин, 1974). В этих определениях как центральный момент отмечается именно способность сохранять жизнедеятельность в пределах нормы и на этой основе продолжать без существенных изменений рост и размножение и гарантировать хозяйственno ценные качества. Г.М. Илькун ориентирует исследователей на расшифровку физиологического-биохимических механизмов поглощения и обезвреживания токсикантов как основы газоустойчивости.

Но суть наших пояснений сводится не к отрицанию и преуменьшению роли внутриклеточных и клеточно-тканевых детоксицирующих механизмов, а к обязательности анализа и количественной оценки этих механизмов в рамках всего адаптивного комплекса. Уместно напомнить, что при разработке проблемы засухоустойчивости растений физиологами (Генкель, 1982) анатомические и феноритмические признаки не отодвигаются на второй план, а учитываются реалистически и в комплексе с функциональными признаками и особенностями метаболизма. Так называемая протоплазматическая устойчивость (Библь, 1965) получает должную оценку именно в связях и взаимодействиях со структурными и феноритмическими особенностями не только в засухоустойчивости, но и жароустойчивости, холдоустойчивости и зимостойкости растений.

Обратимся теперь к требованию Г.М. Илькуна учитывать при определении уровня газоустойчивости периоды повышенной газочувствительности. Необходимо отметить, что в данном случае целесообразно пользоваться термином "критический период" в соответствии не только с работами агрофизиологов (Заблуда, 1948; Сказкин, 1960), но и дендроэкологов (Сергеев и др., 1961; Кулагин, 1972). В.С. Николаевский (1979) указывает на необходимость определять уровень газоустойчивости именно в фазу минимальной резистентности клеток и тканей. В экологическом плане нами (1980) показана целесообразность выделения феноритмической формы газоустойчивости, базирующейся на несовпадении во времени воздействия токсикантов и слабой или легко уязвимой фазы годично-го цикла или онтогенеза. В данном варианте появляется практическая возможность рекомендаций заводским технологам через сроки ремонта и отключения дымоочистительных установок обеспечить десинхронизацию экскалаторов и чувствительных фаз для защиты насаждений от повреждений.

Заметим, что это весьма эффективный практический способ защиты растений в окрестностях заводов с периодическими интенсивными выбросами токсикантов.

Мы не можем согласиться с Г.М. Илькуном в вопросе о том, что "даже слабое поражение вегетативных органов потребует восстановления их". Нами (1972) показано, что слабые (до 10% поверхности листа) газовые ожоги равновелики повреждениям со стороны листогрызущих насекомых или заморозков и не ведут к преждевременному листопаду. Этот вопрос более конкретно и результативно обсуждается и решается на основе экологической эквивалентности (Кулагин, 1980).

Г.М. Илькун подчеркивает обязательность такого параметра, как семенное воспроизведение. Действительно, нормальное цветение и семеношение — важнейший показатель газоустойчивости. Семенное самовозобновление жизненно необходимо для лесообразующих видов. Но не для всех. Такие лесообразователи, как осина, осокорь, береза бородавчатая и в ряде типов лесорастительных условий сосна обыкновенная под пологом материнских древостоев не возобновляются; их древостои создаются при заселении свободных территорий пионерным путем — заносом семян с соседних участков леса. В городских и заводских древесно-кустарниковых насаждениях и санитарно-защитных лесополосах возобновление практически осуществляется не самосевом, а посадкой. Самовозобновление желательно, но оно не осуществляется часто не потому, что нет полноценных семян, а из-за отсутствия напочвенных условий, необходимых для их прорастания и формирования сеянцев. Поэтому обсуждаемое определение газоустойчивости приложимо к видам теневыносливым и крупносемянным (ель, пихта, дуб и др.).

В.Г. Антипов (1979, с. 4), опираясь на результаты собственных исследований и анализ многочисленных публикаций с помощью метода экспертических оценок, считает, что "наиболее верный прогноз газоустойчивости древесных растений может быть получен единственным путем — выявлением коллективного доминирующего мнения специалистов". В то же время отмечается, что "противоречия в оценках газоустойчивости отдельных видов и форм главным образом связаны со сложностью и недостаточной изученностью процесса поражения, неустановившейся терминологией, многообразием методов и условий исследования, слабой теоретической разработанностью некоторых узловых вопросов". Из этого должен, по нашему времени, следовать вывод — ликвидировать указанные пробелы, а статистические методы рассматривать как подспорье, полезное для первоначальной ориентировки в многообразии результатов частных наблюдений и экспериментов.

В.Г. Антипов считает, что существующая литературная информация о категориях газоустойчивости "не отражает всей сложности связи растительного организма с токсическими газами" (1970, с. 171) и предлагает выделить следующие типы газоустойчивости: во-первых, таксоно-специфическая газоустойчивость, определяемая признаками повышенной константности, причем генотипически закрепленная норма реакции растений предопределяет повышенную их газоустойчивость в оптимальных условиях; во-вторых, модификационная газоустойчивость, особенно четко проявляющая себя при длительных модификациях в неблагоприят-

ных условиях среды благодаря выработке ряда признаков, выступающих в качестве растения от интоксикации; в-третьих, клоновая газоустойчивость, связанная с индивидуальной изменчивостью и используемая в селекции высокогазоустойчивых форм.

Все изложенное, по существу, представляет собой вариант классификаций форм газоустойчивости по Н.П. Красинскому (1950), Ю.З. Кулагину (1974) и др. При этом следует подчеркнуть, что выделенные три типа газоустойчивости иллюстрируют работоспособность преадаптационной концепции. Видоспецифические и генетически обусловленные признаки чрезвычайно предопределяют ту или иную степень газовых повреждений, а защитные модификации, контролируемые генотипом, способствуют усилению защитной функции указанных признаков. Мы полагаем, что прогностическая оценка тех или иных структур и функций вырабатывается наиболее успешно тогда, когда они рассматриваются как преадаптации. И не случайно поэтому, что обработанный методом экспертизы оценок большой числовой материал В.Г. Антипова использовал в плане прогнозирования. Для повышения точности и дальнодействия дендроэкологических прогнозов необходима дальнейшая работа по расширению и углублению дифференцированных характеристик лесообразующих видов всех экобиоморф.

В тезисах докладов Всесоюзного совещания по вопросам адаптации превесных растений к экстремальным условиям среды (Петрозаводск, 1981 г.) Г.М. Илькун (1981, с. 48) пишет, что "газоустойчивость – новое свойство растений", которое реализуется 1) при ксерофилизации за счет уменьшения скорости и объема поступления токсических газов во внутренние ткани листьев, 2) при обезвреживании, использовании в обменных процессах или удалении токсикантов из организма, 3) при естественном отборе особей, наиболее приспособленных к местным условиям, включая промышленные токсиканты. Последний момент интересен, поскольку сообщается, что некоторые виды травянистых растений через пять – восемь поколений повышают устойчивость к фторидам и окислам серы в два-три раза.

В данной работе Г.М. Илькун физиологическую форму газоустойчивости рассматривает как составную часть комплекса признаков, в который входят анатомическая, биохимическая и популяционная формы газоустойчивости. Существенным дополнением к ранее высказанным взглядам о положительной роли повышенной емкости катионно-анионного обмена Г.М. Илькун (1981, с. 48) дал тезис о том, что величина этого обмена не только приобретена в ходе эволюции и, следовательно, видоспецифична, но и усиливается "при действии на растение токсических веществ". Этот весьма важный момент иллюстрируется тем обстоятельством, что инкорпорированные токсиканты ("кислотогенные газы, соли металлов" Илькун 1978, с. 48) усиливают синтез органических кислот и аминокислот, а также активируют поглощение корнями из почвы ионов калия и кальция. Последние связывают токсичные анионы, а кислоты – катионы и тем самым обеспечивают детоксикацию. Следовательно, в данной работе Г.М. Илькун показал, что газоустойчивость – есть сложное экологическое явление, которое не сводимо к физиолого-биохимическим механизмам поглощения и детоксикации, как ни были они значимы, а нужда-

ется в анализе особенностей строения растений и структуры популяций в определенных почвенно-климатических условиях.

В.С. Николаевский (1981, с. 95–96) считает, что регистрация изменений у растений в загазованном воздухе не позволяет в настоящее время расчленить процессы нарушений от репараций, а также активное сопротивление от пассивного и определить содержание приспособительного процесса к новой среде обитания. Печеркивается, что большинство морфофизиологических нарушений у древесных растений "являются фенотипическими ненаследственными". Далее утверждается, что "исследователи не нашли пока специфических признаков и приспособлений у растений к загрязненному воздуху, а положительную роль некоторых из них связывают с возможной ролью преадаптаций (1974) (Кулагин, 1966, 1972, 1974). Для выяснения характера адаптации растений к загрязнению воздуха необходимы специальные генетико-биологические опыты с определением степени наследования изменения в поколениях". В связи с изложенным следует заметить, что преадаптации есть вполне определенные предпосылки, обеспечивающие меньшую повреждаемость и повышенную выживаемость в загрязненной среде, причем их морфофизиологическое содержание доступно описанию и измерению у растений до начала действия токсикантов. Совершенно иная ситуация возникает при оценке изменений в результате пребывания в токсицированной среде, так как действительно методически трудно отличить патологический сдвиг от приспособительной модификации. Но трудно не значит невозможно. В той же работе В.С. Николаевский сообщает, что в загазованном воздухе "углеродное голодание из-за угнетения фотосинтеза приводит к усилинию ксероморфности строения листьев" (1981, с. 95). Н.И. Лайранд, А.А. Яценко-Хмелевский и И.Р. Васильев отмечают, что "высшие растения... не имеют... специализированных органов и тканей, ответственных за удаление из растений токсических примесей, поглощенных в процессе углеродного питания" (1981, с. 75). На примере хвои сосны обыкновенной ими было показано, что апикальные некрозы изолируются от здоровой хлоренхимы благодаря разрастанию паренхимных клеток в проводящих пучках, где происходит сдавливание флоэмных и ксилемных тяжей с подавлением транспорта метаболитов и воды. Так называемые точечные некрозы изолируются перидермой, возникающей из делящихся клеток хлоренхимы, паренхимы трансфузационной ткани и проводящих пучков; их делению предшествует этап дедифференциации клеток с исчезновением хлоропластов, уплотнением цитоплазмы и увеличением ядер. Следовательно, имеются вполне определенные возможности реалистических оценок структурных изменений как защитных реакций. Патологические сдвиги определяются с помощью признаков, свидетельствующих о депрессии роста, дисгармонии морфогенеза и разрушении генеративной сферы; надежность этих критериев подтверждена многими исследователями.

Противоречивость оценок тех или иных функциональных изменений снимается в случае рассмотрения изучаемого объекта в динамике. В.П. Тарабрин показал, что "реакция растений в условиях загрязнения в подавляющем числе случаев носит двухфазный характер. В первой фазе наблюдается усиление активности функциональных приспособительных реак-

ций. Для второй типично угнетение метаболических процессов..." и то, что "у более устойчивых видов первая фаза носит более продолжительный и стабильный характер, тогда как у неустойчивых она менее выражена и порой ее даже трудно обнаружить" (Кондратюк и др., 1980, с. 107–108). Сходные взгляды высказывает В.С. Николаевский (1981), отмечающий активацию фотосинтеза, дыхания и транспирации, сменяющуюся затем их угнетением.

Обобщая изложенное, следует прежде всего подчеркнуть, что преадаптационная концепция газоустойчивости сохраняет свое рабочее место в системе научных представлений индустриальной дендроэкологии. Широким эколого-эволюционным подходам не следует противопоставлять необходимость углубления физиолого-биохимических исследований механизма резистентности клеток, их поглотительной и детоксицирующей функций. Анализ описательного и экспериментального фактического материала по газоустойчивости древесных растений может быть результативным лишь в экологическом плане, т.е. в обязательной связи с внешними условиями и на организменном и популяционно-видовом уровне. Необходимо различать этап вхождения растительного вида в техногенный экотоп и этап последующей выработки в нем специальных адаптаций. С учетом многообразия техногенных факторов нецелесообразно стремиться дать сравнительную оценку вклада преадаптаций, постадаптаций, эвриадаптаций в приспособляемость к неоэкотопам. Активные, с тканевыми новообразованиями формы приспособления к токсикантам и отбор высокоустойчивых форм заслуживают внимания так же, как и растительные виды с ярко выраженным газоаккумулирующей и сансирующей функциями.

Поскольку только экологический подход может обеспечить реалистическую характеристику газоустойчивости древесных растений и его принципиально нельзя заменить физиологическим или биохимическим или свести к метаболизму клеток, то необходимо рассмотреть основные слагаемые этого подхода.

Растение должно рассматриваться с учетом возрастного состояния и конкретной фазы онтогенеза. Вряд ли нужно доказывать, что морфофизиологические характеристики растения столь сильно меняются, что уровень газочувствительности отдельных органов колеблется от почти нудевых отметок до весьма значительных величин. Иначе говоря, высокорезистентные периоды закономерно чередуются с критическими периодами.

Необходимо принимать во внимание варьирование степени резистентности в связи с модификациями при изменении условий освещения, водоснабжения, минерального питания, ветрового режима. Пессимальные и оптимальные значения этих, а также и ряда других факторов сдвигают уровень устойчивости у соответственно ослабленных и здоровых растений столь же значительно, как и фазы онтогенеза.

Определение газоустойчивости отдельного растения не способно дать полное представление о газоустойчивости популяции, поскольку последняя не состоит из идентичных индивидов: она неизбежно гетероморфна в связи с биотипической неоднородностью. Столь же заметными могут быть различия межпопуляционные, поскольку реальны экотипы.

Лишь в эксперименте различные особи или их группы ставятся в оди-

наковые условия фумигации. В реальных условиях ситуации, как правило, сложнее. Как экологические ниши (растения на минеральной почве или валежинах, в густом стоянии, рединах или на опушках, в коренных или производных типах леса), так и микроместообитания в различных формах рельефа и окружение разных видов растений не могут не оказывать заметного влияния на морфофизиологическое состояние растений и распространение токсикантов. Особенно значимы факты мнимой газоустойчивости, когда не произошло контакта токсиканта с растением.

И, наконец, в реальных условиях изолированные от других токсиканты – редкость, норма – действие смеси газообразных и пылевидных частиц, которые взаимодействуют друг с другом, с парами воды, с лучистой энергией. Здесь раскрывается сложная картина как синергизма, так и антагонизма.

Эти положения заслуживают иллюстрации фактами. Значение критических периодов нами (1980) показано не только при объяснении резкого падения газоустойчивости, но для практических рекомендаций по защите древесных насаждений на основе так называемой феноритмической газоустойчивости. Напомним, что несовпадение во времени газочувствительных фаз и концентрированных газовых воздействий есть основа, на которой состыковываются действия лесоводов и технологов. Перенос на осенне-зимний период работ, связанных с отключением на ремонт газопылеулавливающих установок и соответственно резким усилением эксплораторов, и, наоборот, обеспечение их бесперебойной работы с максимальным улавливанием токсикантов защищают насаждения близ заводов. Столь же важно не допустить аварийную ситуацию с массированным выбросом токсикантов именно в критическую фазу, когда не только высока газочувствительность, но и может быть крайне низкой регенерационная способность. Опыты с различными формами удобрений и внекорневой обработкой (Илькун, 1978; Николаевский, 1979) убеждают в практической значимости модификационного усиления газоустойчивости растений. Внутрипопуляционная неоднородность по признаку газоустойчивости столь же значима, как и внутривидовая. Микроместообитания в фитоценозе и экологические ниши, различающиеся по трофности (почвенное плодородие, углеродное питание и инсоляция, водообеспечение), заметно влияют на вероятность газовых повреждений и уровень газоустойчивости отдельных внутрипопуляционных групп. Синергизм и обезвреживание токсикантов весьма интересны (Гудериан, 1979) и заслуживают интенсивного изучения прежде всего для оздоровления окружающей среды.

Следует отметить, что преадаптации в рамках эволюционного учения рассматриваются подчас таким образом, что они начинают сближаться как понятие с постадаптацией. Так, в частности, И.И. Шмальгаузен отмечает, что при изменениях внешней среды "условия, бывшие прежде случайными или локальными...", могут стать более частыми, постоянными или всеобщими", в ответ на что "малочисленная второстепенная форма может быстро стать преобладающей"; при этом подчеркивается, что "такая преадаптация существует, однако, только благодаря тому, что эти новые условия встречались уже и раньше в жизни вида, но не как постоянные, а как случайные, периодические или локальные особенности существования" (1968, с. 184). Следует заметить, что И.И. Шмальгаузен гово-

рит о преадаптации, как о рабочем понятии, с оговорками, связанными с влиянием известной теории Кено. Но практическое использование рациональных элементов этой разрушенной временем теории сейчас не встречает возражения и перспективно и в сугубо экологических исследованиях.

Из признания обязательной потенциальной мультифункциональности всех органов следует, что любой организм, с одной стороны, освобождается от излишнего груза разнообразных специализированных адаптаций, а с другой – приобретает свойство быстро приспосабливаться к новым факторам. На примере редукций иrudиментов можно видеть постадаптивное сохранение прежних адаптаций "в составе мобилизационного резерва наследственной изменчивости... популяций" (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 249). Выход адаптаций из этого резерва и приобретение ими заново статуса приспособления обозначается в качестве постадаптивного пути дальнейшей эволюции.

Использование преадаптации в прогнозировании возможно методом аналогий, поскольку преадаптация, связанная с потенциальной мультифункциональностью, есть, по существу, скрытое свойство, о существовании которого можно лишь предполагать. Руководствуясь идеей изоморфизма при подборе обстоятельно изученного и однотипного аналога, мы получаем возможность сделать вывод о нахождении у прогнозируемого объекта сходной преадаптации и об образовании при определенном изменении внешней среды вполне определенной новой функциональной связи. Поскольку существуют три варианта преадаптаций, то их прогнозирование обеспечивается разными путями. В случае фенотипически реализованной мутации возможно использование метода адаптивной оценки, так как доступно ее экспериментальное изучение в различных экологических ситуациях. Вполне понятно, что единичная частная мутация, проявившаяся, например, в усиленном воскообразовании на поверхности листа, образовании трихомного покрова или повышенной кутинизации и глянцевости верхнего эпидермиса, способна обеспечить защитный эффект лишь по отношению к частному фактору – примеси токсиканта в незначительном количестве.

Любой организм и особенно древесные фанерофиты подвергаются не только регулярно повторяющимся, но и эпизодическим внешним влияниям. Но поскольку к последним адаптационез под контролем естественного отбора невозможен, то приспособление растения неизбежно должно идти внеотборным путем. Существует понятие о потенциальной мультифункциональности, которое указывает на существование тех граней в структурах, на которых, образно говоря, базируются неработающие функции. Активация последних происходит тогда, когда в среде обитания появляется экологически необычный фактор. Это происходит при освоении новых экологических ниш, расширении географического ареала, резких изменениях климата, интродукции или техногенных преобразованиях природной среды. Следовательно, необходимость резерва потенциальных приспособительных возможностей очевидна. Муттирование, ведущее к усилинию полиморфизма, поддерживается отбором так же, как и многогранность и, следовательно, полифункциональность отдельных тканей органов, поскольку тем самым создается соответствующий резервный адаптивный потенциал.

Встает вопрос о конкретных причинах возникновения потенциальной мультифункциональности как коренного свойства, присущего всем без исключения органам растений и животных. Прежде всего следует подчеркнуть, что появлению такого универсального свойства несомненно содействовал естественный отбор, т.е. обладающие мультифункциональностью организмы получали явные преимущества в выживании и размножении. Что же фактически означает отсутствие у организмов такого свойства, как мультифункциональность и наличие у них только монофункциональных органов? Это, во-первых, неизбежное оснащение организмов множеством отдельных предельно частных и узких специализированных адаптаций в соответствии со множеством внешних факторов. Это, во-вторых, отсутствие у организмов какого-либо резерва приспособительных возможностей при появлении в среде их обитания экологически нового фактора, поскольку реализация принципа "сколько факторов – столько и соответствующих им частных приспособлений" предельно резко ограничивает адаптивный потенциал. Это, в-третьих, признание дезинтегрированности отдельных структур в рамках организма и необходимости эффективности принципа экономии строительного материала и энергии в плане биологической целесообразности организма как целого. Иначе говоря, растения в этом случае должны предстать как совокупность слабо связанных между собой многих специализированных адаптаций с отсутствием требуемого гетерогенной и динамичной средой резерва приспособительных возможностей (если исходить из допущения неограниченного снабжения растений всеми жизненно необходимыми материально-энергетическими ресурсами).

Но мормофункциональная целостность организмов, неизбежность пространственной сстыковки различных структурных частей и коадаптаций в процессе естественного отбора привели к возникновению многотканевых растений с ограниченным числом вегетативных органов, тесно связанных между собой. Стебель, освещенный разветвленной облиственной кроной и разветвленной корневой системой, стал главной осью в построении древесного растения как адаптивно организованной, ассимилирующей и растущей системы. Проводящие, поглощающие, запасающие, механические и покровные ткани оказались совмещеными в форме армированных проводящих пучков, древесинных и коровых комплексов. В них оказались включенными различные адаптации, обеспечивающие одновременно адаптивные связи с многофакторной средой обитания и в то же время функционирующие как структурные звенья целостного организма. Полифункциональность как органов, так и отдельных тканей стала обязательной в силу мормофизиологической абсурдности монофункциональности, поскольку последняя требует чрезмерного числа частных адаптаций и неизбежно ведет к инадаптивной дезинтеграции.

Динамичной, быстро обратимой форме мультифункциональности соответствует принцип экономии, поскольку материальная база (структура) одна и та же. Но при этом одна структура обеспечивает выполнение не одной, а нескольких функций. В этом плане легко можно представить себе и потенциальную мультифункциональность, когда постоянно существуют реальные предпосылки быстрой реализации новой функции, причем без заметных помех для прежней функции. Если бы потенциальная мульти-

функциональность базировалась на специальной структуре, то вследствие ее неупражнения она постепенно деградировала бы и редуцировалась.

Рудиментарные органы – хороший пример судьбы такой неработающей структуры. Атавизм как проявление, усиление рудимента – это несомненно узкая сфера возникновения новой функции. Мультифункциональность ограждена от опасности редукции благодаря постоянной деятельности структуры, выполнения ею функции в той или иной мере в зависимости от ситуации. Неработающая грань данной структуры не деградирует, поскольку периодически она все же работает.

Мультифункциональность как коренное свойство всех без исключения органов есть ответ организма на динамичную многофакторность среды; итог естественного отбора, оградившего это ценное свойство от вырождения по типуrudиментации; следствие коадаптации различных структур; результат интеграции структур и функций; главный способ создания значимого резерва эффективных приспособительных возможностей; способ быстрой реакции в изменяющейся среде.

Если даже признать многофункциональность обязательной чертой отдельных тканевых структур (равно частных и предельно узких адаптаций), то вследствие их неизбежной пространственной соприкосновенности в пределах органа и организма в целом и взаимного приспособления (коадаптация) появится полуфункциональность. Пример – возникновение прозрачного кутинизированного эпидермиса листа, обеспечивающего не только защиту мезофилла от иссушающих факторов, но и одновременно проникновение к хлорофиллоносным клеткам лучистой энергии. Трахеиды выполняют не только функции проводящей, но и механической ткани, поскольку их прозенхимность – наличие пор с торусами – совмещается с утолщением и одревеснением стенок в пределах ствола.

Итак, возможна схема: монофункциональная структура – полифункциональная структура – мультифункциональная структура – структура с потенциальной мультифункциональностью.

Мультифункциональность означает изменчивость функций, временную замену одной функции другой, оперативную динамичность органа посредством быстрого подавления только что выполняемой функции другой функцией. Мультифункциональность органов как универсальное и коренное качество всех без исключения органов обусловлено неизбежностью объединения разных адаптаций в слитный блок; неспособностью для всех видов возможной борьбы создавать и держать про запас, на всякий случай, соответствующие частные адаптации; потенциальной пригодностью адаптаций, т.е. постоянное использование отдельных приспособлений выгоднее тогда, когда они существуют не сами по себе, а как отдельные грани работающего блока функций. Это следует понимать следующим образом:

- 1) организм – структурное и функциональное целое;
- 2) все клетки, ткани и органы скординированы процессами коадаптации;
- 3) как бы ни была мала адаптация, она не существует и не работает сама по себе;
- 4) отбором создавались не совокупности многих частных и совершенных адаптаций в соответствии со множеством факторов среды, а органы, включающие в себя тесно коадаптированные приспособления, обладаю-

ющие мультифункциональностью; это реальный ответ на требование экономии материала, гарантия от бессмысленных затрат;

5) мультифункциональность частично приобрела потенциальный характер, так как нельзя все органы связывать со строгим числом функций и факторов среды;

6) нельзя среду обитания считать поставщиком, источником точного числа одновременно влияющих факторов; есть постоянные и закономерно действующие периодические факторы, но есть и эпизодические факторы, сила действия которых не менее значительна, чем первых;

7) эпизодические факторы нередко разрушительны, экстремальны; приспособление к ним посредством адаптационеза (отборного) невозможно, но защита от них обязательна, так как альтернатива – гибель;

8) если современный эпизод в прошлом был нормой, то срабатывают постадаптации, если нет, то преадаптации;

9) мультифункции базируются на мультиструктурах;

10) мультиструктура – это многогранность органа;

11) грани мультиструктуры органа появляются и исчезают в онтогенезе, грани временно инадаптивны; новые грани создаются мутированием и модификациями;

12) резерв структур связан с их способностью брать новую функцию без помехи для первоначальной именно благодаря многогранности структур.

Быстрое приспособление к новой среде возможно и другим способом – за счет перестройки адаптивного комплекса без выхода отдельных адаптаций за пределы аккомодаций и модификаций. При этом также не требуется какой-либо шлифовки отбором как отдельных адаптаций, так и адаптивного комплекса как целого.

В сфере коадаптивных перестроек кроется еще одна возможность приспособления, при которой одна из адаптаций коррелиативно изменяется настолько, что оказывается вполне пригодной к выполнению новой функции в соответствии с появившимся в местообитании новым фактором.

И.И. Шмальгаузен (1968) считает реальным, но весьма маловероятным возникновение так называемых системных макромутаций, могущих обеспечить полноценную жизнедеятельность в новых условиях.

Учитывая принцип барьера в газоустойчивости и располагая информацией о препятствиях на пути токсиканта внутрь тела растения, удается разработать прогноз частичного или полного преодоления их и соответственно степени повреждения растения. Более того, такой прогноз может быть оперативно дополнен рекомендацией по защите растений целенаправленным усилением одного или нескольких барьеров. Несомненно, что прогноз приспособляемости лесообразующих видов – мощных средообразователей – жизненно необходим, поскольку он лежит в основе планирования и проектирования добычи и переработки природных ресурсов. Предпримем попытку раскрыть адаптивный потенциал лесообразователей, сосредоточив внимание на наиболее прогностически ценных компонентах.

Для лесообразующих видов бореально-лесной и широколиственнолесной зон, где проводились наши исследования, характерно формирование, как правило, повышенно плотных популяций. Но в то же время их расселение часто осуществляется одиночными растениями или малочисленными их группами. Поэтому необходимо различать индивидуальную и популяцион-

ную приспособляемость, исходя из центральной роли индивидов в сложении популяций и в то же время подчиненности организменных адаптаций приспособительной микроэволюции вида. Заметим, что отдельные особи есть носители тех структур и свойств, при взаимодействии которых и возникают эффекты, способствующие выживанию и размножению популяций. Внутрипопуляционная среда как хвойных, так и пластинчатолистных лесообразователей оказывает благоприятное влияние на биотипический состав посредством интенсивной элиминации дефектных для организма мутаций. В этой связи уместно заметить, что в техногенных ландшафтах с усиленной мутагенностью (Плотников, Семериков, 1976) поддержание оптимальной ярусности и сомкнутости лесов особенно важно.

Под адаптивным потенциалом вида целесообразно, по нашему мнению, понимать полную совокупность всех адаптаций и приспособительных возможностей, которые начинают реализовываться при отклонении условий среды от оптимума. Принято различать физиологический оптимум, имея в виду ассимиляционную и синтетическую деятельность, ростовые процессы индивидов, и фитоценотический оптимум, подразумевая под ним условия, обеспечивающие размножение и доминирование популяции в биоценозе. Следовательно, мы должны учитывать сопряженность этих двух оптимумов и соответствующих им рядов приспособительных реакций, направленных на обеспечение полноценного онтогенеза и нормальной численности особей по мере продвижения по зоне гипо- и гиперпессимальных значений факторов среды. Отметим, что если абиотические защитные адаптации оказываются недостаточными, то неизбежно повреждаются и адаптации, обеспечивающие нормальные межвидовые и внутривидовые взаимосвязи. Это можно видеть, в частности, на примере эффекта нападения стволовых энтомовредителей при сниженной сопротивляемости дерева и эффекта депрессии генеративной сферы.

Рассмотрим основные компоненты адаптивного потенциала. Прежде всего укажем на аккомодации, исходя из того, что они обеспечивают быстрые (суточные, внутрисезонные) изменения в физиологических и ростовых процессах в соответствии с динамикой сопутствующих внешних условий. В качестве примеров можно отметить дневные и суточные колебания интенсивности углекислотного, водного и солевого обменов, перемещение хлоропластов в клетках мезофилла, динамику устьиц, закупорку и открытие чечевичек в коре ствola, колебания интенсивности клеточных и тканевых новообразований в апикальных меристемах и камбии, настические движения листьев, открывание и закрывание цветков, ускоренный направленный рост цветоножек, плодоножек, рост корней, особенно в связи с их гидро-, аэро-, термо-, хемотаксисами.

Модификации так же, как и аккомодации, находятся под контролем генома и фактически демонстрируют работу адаптаций. Но для модификаций характерно более длительное – в пределах одного или нескольких годичных циклов – время возникновения и действия. Это обусловлено тем, что они сориентированы на менее лабильные факторы. Примерами можно считать ксеро- и мезофилизацию при засухе или стабильном водообеспечении, усиленной инсоляции или затенении, развитие аэренихимы в избыточно увлажненных со значительной анаэробностью условиях, переход ауксибластов в брахибласти при ухудшении минерального питания, варьирование годич-

ного прироста стволовой древесины, формирование глубокой стержневой или поверхностной, "тарелочного" типа, корневой системы в соответствии со строением почвенного профиля. При снижении числа деревьев с возрастом насаждения сомкнутость крон поддерживается более усиленным ростом плахиотропных побегов и усиленным ветвлением.

Полевые наблюдения и эксперименты убеждают, что как бы ни были развиты аккомодирующие и модифицирующие способности отдельных адаптаций, они не могут обеспечить оперативную приспособляемость индивида и популяции к многофакторной и динамичной среде обитания. Поэтому в сферу приспособления, как правило, вовлекаются сразу или постепенно все имеющиеся адаптации, которые в совокупности предстают как адаптивный комплекс. Особенno существенны следующие моменты: повышение надежности включения той или иной группы адаптаций благодаря их множеству и более полное приспособление к условиям среды. Адаптивные комплексы заслуживают расшифровки еще и потому, что в них возникают благоприятные возможности проявления компенсаторных явлений, когда поломка одной адаптации возмещается интенсификацией работы другой адаптации.

На примере засухоустойчивости можно видеть две четко различимые группы адаптаций, обеспечивающих сохранение необходимого уровня водонасыщенности тканей корней, ствола, листьев при нарастающем дефиците воды и усилении иссушающих факторов. Это, с одной стороны, усиление водоподающих средств посредством проникновения корней в увлажненные слои почвогрунта, их ветвление, повышение сосущей силы, совершенствование ксилемы, с другой – регуляция расхода воды в процессе устьичной и кутикулярной транспирации усиливением покровных тканей и совершенствованием устьичного аппарата, увеличение объема водозапасающих тканей, повышение водоудерживающих сил, укрепление механизма по обеспечению обратимого водного дефицита.

На популяционном уровне причастной к засухоустойчивости оказывается внутрипопуляционная среда, способствующая снегонакоплению и препятствующая ускоренному испарению почвенной влаги, внутрипопуляционный полиморфизм, обеспечивающий выживание с помощью высокоустойчивых групп растений в связи с их возрастом и биотипом. Проиллюстрировать адаптивный комплекс при засухоустойчивости можно следующим образом.

Поскольку жизненную форму лесных деревьев в типе покрытосеменных растений можно считать первоисточником при эволюционном возникновении травянистых ксерофитов (Серебряков, 1962), то допустимо видеть в соответствующих адаптациях последних соответствующие связи со свойствами и структурами деревьев. Иначе говоря, в глубокой стержневой корневой системе можно видеть признак гемиксерофитности, в водоносности ствола – суккулентность, в ксероморфности листьев и побегов – склерофитность, в сбрасывании листьев – эфемерофилию, в ускоренном весеннем и раннелетнем формировании побегов и цветении – эфемероидность. Дуб летний, береза бородавчатая, карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.) соответствующими структурно-функциональными особенностями указывают на реальность отмеченных черт.

На примере жароустойчивости также можно убедиться в существова-

ции адаптивных комплексов свойств. Опасного перегрева лесные деревья избегают с помощью охлаждения транспирацией, отражения солнечных лучей кутикулизированным эпидермисом, экранизации листа и стеблей трихомным покровом, повышенной подвижностью листовых пластинок и побегов, резко сокращающей время действия наиболее опасных перпендикулярно падающих солнечных лучей, повышенной терморезистентностью биоколлоидов, взаимным притенением в повышенно плотных популяциях.

Сформулируем ряд положений, полезных для более точного и полного понимания приспособляемости древесных растений. Прежде всего отметим, что ни одна морфофизиологическая особенность с любого уровня организации жизни вида не может быть монофункциональной или не иметь реальной возможности образовать несколько адаптивных связей. Далее следует указать на то, что функции одной и той же структуры действуют неодновременно; некоторые из них находятся в латентном или слабодеятельном состоянии с готовностью быстро выйти из потенции в актив. Комплексирование и интеграция частных адаптаций происходят вследствие резко выраженной гетерогенности и динамичности внешней среды, в связи с чем увеличение числа специализированных адаптаций не может идти беспрепятственно, если даже допустить неограниченность для их построения материально-энергетических ресурсов. Возникновение внутрипопуляционного адаптивного полиморфизма, предотвращающего крайне опасный вариант – тотальное вымирание популяции, коррелирует с ограниченностью организменных адверсных, т.е. сугубо защитных адаптаций. В сопряженном с ними состоянии находится набор потенциальных возможностей как постадаптивного, так и предадаптивного плана, связанных с различными уровнями организации. Раскрытие этих компонент адаптивного потенциала вида становится актуальным.

Частные специализированные адаптации, взаимодействуя друг с другом и демонстрируя эффект коадаптации, объединяются в адаптивные комплексы. В последние входят адаптации с разных уровней организации индивидуальной и популяционно-видовой жизни, обеспечивая связь с определенной группой факторов среды. В этих комплексах более полно реализуется принцип экономии материально-энергетических ресурсов и снижается соответствующая "стоимость" отдельных адаптаций. В то же время адаптивный комплекс обеспечивает более оперативное и полное приведение организма в соответствие с быстро и резко изменяющимися условиями среды. Осуществляется переход статуса главной или ведущей адаптации от одной структуры к другой по мере усиления действия неблагоприятных факторов среды. В адаптивном комплексе быстрее осуществляются компенсаторные явления даже в случае повреждения одной из адаптаций.

На примере устич и чечевичек можно видеть совмещение двух групп адаптивных функций, одна из которых обеспечивает жизнедеятельность через газообмен, а другая, при закупорке на зиму (многолетняя хвоя, стебли) смолами, пробкой, служит защитой от внешних невзгод. Одновременное совмещение разных функций демонстрируют стенки эпидермиса листа, оптическая прозрачность которых обеспечивает проникновение в мезофилл лучистой энергии и не препятствует выполнению защиты от иссушающих и иных влияний.

В адаптивном комплексе по обеспечению зимостойкости можно отметить одревеснение клеток ксилемы и опробковение прекращающих рост по-

бегов, закупорку чечевичек и устьищ; переход побегов в состояние покоя, обеспечивающего защиту от тепловых провокаций при возврате теплой и влажной погоды; значительные изменения биохимического состава тканей, проявляющиеся в накоплении гидрофильных биоколлоидов, сокращении водообмена и замедлении транспорта метаболитов; сохранение способности к поглощению воды из снега и атмосферного воздуха, использованию побегами запасов воды в стволе, ассимиляции углекислоты при глубоких оттепелях и постепенное приобретение высокой готовности к началу вегетации весной.

О солеустойчивости древесных растений приходится говорить не только в связи с природным, но и техногенным воздействием солей. В адаптивном комплексе можно выделить группы свойств, которые ограничивают проникновение солей внутрь тела растения, обезвреживают инкорпорированные соли, удаляют их опасный избыток. В первом варианте следует отметить сочетание приповерхностного размещения и слабого ветвления корней с высоким структурно-метаболитическим барьером проникновению солей; снижение транспирационных расходов за счет малых размеров листьев и снижение интенсивности дыхания с ограниченным продуцированием водорода и следовательно, уменьшенным обменом его на ионы солей, что сопряжено с повышением гидрофильности и вязкости цитоплазмы, ведущих к снижению проницаемости клеток. Во втором варианте существенное значение приобретает, с одной стороны, повышение резистентности белков, при распаде которых под влиянием солей возникают сильно фитотоксичные пуресцин и кадаверин, а с другой – накопление органических кислот, связывающих катионы солей. В третьем варианте формирование солевыделительных железок и сбрасывание насыщенных солями листьев и побегов сочетается с усилением оттока солей из тканей. Приведенная схематизация одного из сложнейших экологических явлений служит первичной ориентировке с показом возможных способов защиты от засоления. На примере тamarика (*Tamarix L.*) можно видеть сильное развитие солеудаления с одновременной резистентностью одревесневших побегов и накоплением солей, а саксаул (*Haloxylon Bunge*) убеждает в приспособительной целесообразности сочетания редукции листьев и суккулентности побегов с их опадением, освобождающим дерево от опасного избытка солей.

Таежные и неморальные лесообразователи гликофитны по причине экологического-эволюционного становления на незасоленных почвах. Межвидовые их различия к техногенному засолению допустимо объяснить, с одной стороны, разной степенью оксилофильности их корней и проницаемостью солей из почвенного раствора, а с другой – разной степенью ксероморфности листьев, подвергающихся запылению. Несколько повышается солеустойчивость дуба летнего, березы бородавчатой и сосны обыкновенной по сравнению соответственно с липой сердцелистной, березой пушистой и елью сибирской и при этом сочетается с повышенной засухоустойчивостью. В пределах этого экологического свойства вполне закономерно проявляют себя ксерофильность и заметно выраженная устойчивость к известковистости почвы.

В экстремальных условиях как природной, так и особенно техногенной среды узкоспециализированных адаптаций, эвриадаптаций и их лабильных комплексов оказывается недостаточно. Неизбежно в процесс приспособления включаются те потенциальные свойства, которые можно представить

в форме постадаптаций и преадаптаций. Их расшифровка необходима, поскольку вопрос о внеотборной, т.е. быстрой, в течение одного онтогенеза, форме приспособления до сих пор остается слабо разработанным. В этой связи уместно заметить, что И.И. Шмальгаузен (1968; с. 184–309) не различивал преадаптации и постадаптации, отмечая, что преадаптации возникают только благодаря тому, что "новые условия встречались уже и раньше в жизни вида, но не как постоянные, а как случайные или локальные особенности существования", преадаптацию он связывал со сменой функций, отмечая, что преадаптация – это тот вариант, когда "прежняя второстепенная адаптивная норма может приобрести значение главной или даже единственной нормы", причем "с огромной скоростью – в течение развития одного поколения".

Постадаптации представленыrudиментарными структурами, которые раньше были специализированными адаптациями, но деградировали и сделались бесполезными вследствие изменения условий существования вида. Активизацияrudиментов при новом изменении условий среды признается вполне закономерной (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Выявлениеrudиментов сильно осложняется одновременным присутствием разнообразных мелких адаптаций на фоне их общей слабой изученности. Поэтому на данном этапе развития эколого-эволюционных исследований следует согласиться с предложением Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1977) взять в качестве рабочего критерия факт нетотального распространенияrudиментов в популяции, наличие их только у некоторой части особей. Вопрос оrudиментах как постадаптациях осложняется еще и тем, что существует эпистаз, т.е. быстрое появление новой адаптации в результате объединения двух адаптаций с давлением одной из них. Несомненно, что для более четкого и надежного выделенияrudиментарных структур в качестве фона следует использовать более простые варианты возникновения новых адаптаций путем комплементации, т.е. "равноправного" – с сохранением первоначальной структуры – объединения различных адаптаций, и путем полимерии, т.е. объединения одинаковых структур.

Лесные деревья предоставляют определенные возможности конкретнее понять эти сложные явления. Можно отметить полимерию в форме совокупности годичных колец вторичной ксилемы ствола и верхушечного прироста, обеспечивающую ветвление; комплементацию в форме листо-стеблевых объединений, корко-коровых и кутикулярно-устычных листовых образований и менее ясные явления эпистаза в сфере оклоцветника, почечных чешуй, гетерофиллии.

Практическое использование идеи о преадаптациях при экологическом прогнозировании вполне оправдано, поскольку преадаптации есть, по существу, вполне определенные структурно-функциональные предпосылки для вхождения вида в неоэкотоп. Следовательно, значение этих предпосылок служит предвидению успеха или неудачи поселения растений в новые условия среды. Однако до сих пор сохраняются значительные трудности, связанные со слабой разработанностью теории преадаптаций даже в той области, где она возникла – в генетико-эволюционных исследованиях (Георгиевский, 1974). Но несомненно, что достаточно четко уясненные относительно преадаптаций знания необходимо использовать при экологическом прогнозировании. Решение этой важной задачи целесообразно, по

нашему мнению, связать с тем определением Э. Майра, которое подчеркивает, что "структура называется преадаптированной, если она способна взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной" (1962, с. 469) и тем самым обеспечить переход организма в новые условия среды. Из этого следует ряд положений, которые целесообразно взять как ориентиры, способствующие поиску самих преадаптаций и условий их проявления.

Эти положения можно сформулировать следующим образом.

1. Преадаптация означает не смену функций, а увеличение их числа.
2. Новая адаптивная функция, следовательно, приобретает не главное, а второстепенное значение.
3. Эта новая функция не должна быть помехой для главной – первоначальной функции.
4. Новая функция должна базироваться на другой грани структуры или быть связанной с другим ее свойством.
5. Преадаптивной может стать только мультифункциональная структура и ни в коем случае не монофункциональная структура.
6. Поскольку преадаптации необходимы для успешного расселения вида по новым экотопам, то отбор не мог благоприятствовать монофункциональности.
7. В связи с этим вполне закономерна крайне редкая встречаемость монофункциональности и правомерно утверждение о мультифункциональности как коренном свойстве всех органов.
8. Чем сложнее устроена и более мультифункциональна структура, тем больше у нее шансов проявить предаптивность и, наоборот, сокращением мультифункциональности ограничиваются возможности образования новых адаптивных связей.
9. Поскольку преадаптация есть внеотборная форма приспособления, то быстрое, в пределах одного онтогенеза, ее проявление обязательно.
10. При поиске преадаптаций целесообразно использовать как аналоги близкородственные виды, более полно и детально изученные в отношении строения и адаптивности.
11. То же самое следует сказать и в отношении использования видов, принадлежащих к одной жизненной форме или однотипной биоморфе.
12. Поиск преадаптаций можно проводить методом исключения, когда последовательно суживается перечень исследуемых структур за счет удаления инадаптивных структур или структур, создающих адаптивные связи с другими факторами среды.
13. При определении местонахождения преадаптации необходимо учитывать обязательную открытость соответствующей структуры или органа воздействию со стороны нового фактора.
14. При определении времени проявления преадаптации необходимо учитывать сроки формирования соответствующих структур в онтогенезе и синхронность появления в среде обитания нового фактора.
15. Варьируя интенсивностью нового фактора и резистентностью тканей и органов, можно существенно повысить точность обнаружения места локализации преадаптаций.

Следует напомнить о важном теоретическом положении М.С. Гилярова (1970) о существовании общих принципов организации типа, сформировав-

шихся в одной среде, и принципов наиболее адаптивно эффективных возможных изменений этой организации применительно к новой среде. Приложимость этой идеи к проблеме преадаптаций несомненна и в практическом плане при разработке методов экологического прогнозирования.

Следует отличать активациюrudиментов от активации тех структур, которые никогда ранее не выполняли интересующую нас новую приспособительную функцию. Но очевидно и то, что среди преадаптаций также следует различать активацию нейтральных или слабовредных признаков мутагенного происхождения (в понимании Георгиевского, 1974) при взятии на себя новой функции многогранной и соответственно мультифункциональной структурой, которая уже сориентирована отбором на вполне определенную адаптивную связь (в понимании Майра, 1968). Именно последнее в настоящее время вполне доступно изучению и анализу в свете преадаптаций.

На примере газоустойчивости лесообразующих видов нам (1980) удалось показать, как отдельные преадаптивные структуры и свойства, так и их совмещение в форме своеобразных преадаптивных комплексов. Используя принцип барьера, практически можно осуществить прогноз газоустойчивости того или иного лесообразующего вида. Это осуществляется учётом густоты и продуваемости опушки леса, многоярусности, густоты и сомкнутости крон лесного сообщества, биоморфы лесообразователя, и в частности строения кроны, строения покровных тканей, прежде всего у листьев и растущих побегов, строения устьичного аппарата и аэренихмности мезофилла. Определяя степень продуваемости лесного сообщества и степень газопроницаемости облиственных побегов, мы получаем возможность сопоставить защитные барьеры растений с интенсивностью газового потока и тем самым дать прогноз защищённости от него интересующего нас лесообразователя. В этой связи напомним факт более высокой газоустойчивости многовидовых лиственно-хвойных лесов по сравнению с одновидовыми древостоями.

Следует подчеркнуть именно преадаптивный характер перечисленных структур, поскольку они продолжают выполнять свои главные функции, обеспечивая соответствующую внутриценозную и внутрипопуляционную микроклиматическую и биотическую среду, защищаясь от экстремальных внеценозных факторов (ветер, суховеи), благоприятствуя опылению, а на организменном уровне – продолжая в условиях загазованного воздуха углеродное, минеральное, водное питание, рост и формирование генеративных органов. Буферность и детоксицирующие свойства растительных клеток и тканей завершают перечень барьеров, препятствующих летальной интоксикации листьев, коры ствола, апикальных меристем и камбия стеблей и корней.

Знание соответствующих механизмов внутриклеточного обезвреживания токсикантов также служит дендроэкологическому прогнозированию. Здесь необходимо отметить следующие основные веетборные формы приспособления.

Постадаптации, если возникшая экологическая ситуация представляет собой повторение прошлых условий среды, к которым растения в свое время вырабатывали специализированные приспособления. Исчезновение этих условий привело к деградации соответствующих приспособлений, причем часть их сохранилась в резервном состоянии.

Преадаптации на базе полифункциональности специализированных адаптаций с образованием новой адаптивной связи при сохранении главной функции. Такое положение характерно для тех случаев, когда в неоэкотопе возникает техногенный фактор, требующий расширения имеющихся адверсных адаптаций или включения метаболизма при его внутриклеточной утилизации.

Преадаптации на базе потенциальной мультифункциональности органов, когда новая адаптивная связь обеспечивается при "фенотипической" реализации латентных свойств, а первоначальная главная функция сохраняет свой статус. Здесь можно отметить проявление как адверсных, сугубо защитных, так и конверсных адаптаций, которые обслуживают процесс ассимиляции и метаболизма.

В качестве примеров преадаптаций, т.е. структур, специализированных естественным отбором на выполнение вполне оправданной главной функции, но без ущерба для нее берущих новую функцию, можно указать на следующее. В засушливых местообитаниях неизбежно возникает ксероморфность листа, обеспечивающая с помощью утолщенного кутилизированного эпидермиса или его сильного опушения защиту от быстрого обезвоживания. Решающий адаптивный акт свершается тогда, когда листу грозит непосредственная опасность погибнуть от обезвоживания. Для ее предотвращения включается механизм по максимально возможному сокращению расходов воды на испарение – плотно закрываются устьица. Именно устранение устьичной транспирации становится главным способом выживания листа. Погружение устьиц в эпидермис, прикрытие их волосковидными выростами, локализация устьиц на морфологически нижней стороне листовой пластинки – все это служит дополнением, усиливающим эффект от закрывания устьиц. Резко замедляется и газообмен мезофилла с окружающим лист воздухом: вместе с прекращением выхода водяного пара из устьичных щелей прекращается и поступление углекислого газа и кислорода из воздуха внутрь листа. Вполне естественно, что при этом прекращается проникновение в мезофилл и других газов, в том числе и токсических. Следовательно, возникает феномен сопряженности кутилизированного или опущенного эпидермиса листа с его низкой повреждаемостью токсическими газообразными соединениями.

Об этом свидетельствуют факты газоустойчивости: у более ксероморфной бересы бородавчатой по сравнению с мезоморфной бересой пушистой (Кулагин, 1964); у более ксероморфных световых листьев по сравнению с мезоморфными теневыми листьями у дуба летнего, липы среднелистной (Кулагин, 1966); у опущенных листьев липы войлочной (*Tilia tomentosa* Moench) по сравнению с гололистной липой сердцелистной (Гетко, 1972), у покрытой воском хвои сизой, серебристой и голубой форм ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) по сравнению с зеленохвойными формами и видами; у тех видов деревьев и кустарников, которые проявляют сниженный углекислотный газообмен при фотосинтезе (Николаевский, 1979); у листьев, при похолодании и затенении сохранивших интенсивность фотосинтеза по сравнению с усиленно фотосинтезирующими в теплом воздухе при инсоляции листьями; у зимующих многолетних листьев по сравнению с теми же листьями во время летней вегетации (Кулагин, 1974); у суккулентных листьев по сравнению с несуккулентными (Николаевский, 1979).

Функционирование устьичного аппарата динамично и носит флюктуирующий характер в зависимости от разнообразных внешних условий и внутреннего физиологического состояния. Главный канал влияния ксероморфности на газочувствительность заключается не столько в закрывании устьиц и их укрытий в углублениях эпидермиса трихомами, сколько в газонепроницаемости эпидермиса. Поэтому кутикула и воск верхнего эпидермиса и утолщение наружных стенок нижнего эпидермиса есть основные барьеры для газов или водных растворов токсичных соединений. Вполне понятно, что в загазованном воздухе ксероморфный лист, защищаясь эпидермисом от токсикантов, продолжает функционировать как хлорофиллоносный фотосинтезирующий и транспираирующий орган. Следовательно, можно вполне определенно утверждать, что эпидермис взял на себя совершенно новую защитную функцию ограждения мезофилла от интоксикации, но при этом продолжает выполнять главную первоначальную функцию — защищать лист от обезвоживания, пропуская сквозь себя лучистую энергию и обеспечивая тем самым фотосинтез.

Возникает вопрос о том, как различать эвриадаптацию от преадаптации. Ведь эпидермис, покрытый кутикулой, воском, целлюлозными волосками, вполне можно квалифицировать как эвриадаптацию, призванную отбором защищать ткани листа от всевозможных разнообразных неблагоприятных влияний извне: капель воды при дожде, ударов града, грызущего аппарата насекомых, бактериальных клеток и гиф грибов, токсичных пылевидных частиц — водорастворимых щелочей, кислотных дождей. Все это есть в природе, если учесть вулканическую деятельность. Но более детальное рассмотрение эпидермиса как адаптации убеждает, что его кутикула, воск, волоски возникли как специализированные приспособления именно по отношению к иссушающим атмосферным влияниям. Это утверждение доказывается не только сравнением с голым эпидермисом листьев влажных тенистых листьев, но и экспериментально. Следовательно, методом сравнения фактов устойчивости растений к экстремальным факторам среды и экспериментальным варьированием последних мы можем выяснить пути адаптации и определить место внеотборной формы приспособления в обеспечении выживания растений в условиях техногенеза.

Если допустить, что современные газообразные и пылевидные токсичные выбросы в промышленных районах не есть новый и экологически необычный фактор, а лишь повторение прошлой среды, т.е. палеоботанический рецидив, то мы должны принять следующее: 1) в юре и мелу, в период появления цветковых растений, загазованность была выше, чем в карбоне, перми и триасе, когда жили голосеменные хвойные; 2) виды из вулканических районов более газоустойчивы; 3) чем филогенетически вид моложе, тем ниже его газоустойчивость, и наоборот; 4) лесные сциофиты из многовидовых ценозов более газоустойчивы, чем луговые и степные виды с открытых равнин с пониженной концентрацией фитогенных испарений; 5) постадаптации — главный механизм приспособления.

Подводя итог сказанному, следует отметить целесообразность понятия о внеотборной форме приспособления древесных растений к неоэкотопам, поскольку поселение и выживание в них за счет имеющегося адаптивного потенциала означает не только решение практической задачи по фитомелиорации среды с помощью древостоеов однократного пользования, но и созда-

ние коренных условий для перестройки популяции в ряду последующих поколений. Однако последнее – для лесных деревьев с их длительным отногенезом и замедленной сменой поколений в отдаленное на сотни лет будущее. Актуальная задача – познание быстрого, т.е. в рамках одного онтогенеза, приспособления к резко измененным техногенезом лесорастительным условиям.

Прогнозирование процесса реализации адаптивного потенциала лесообразующего вида складывается из двух резко различающихся этапов, на первом из которых главную роль играют аккомодации и модификации, относительно легкодоступные экспериментальному изучению специализированных адаптаций, а на втором – трудно исследуемые явления активацииrudimentарных структур, разнообразных мутагенных отклонений и расширения числа функций. Сделана попытка уточнить условия поиска и раскрытия потенциальной мультифункциональности. В настоящее время практике дендроэкологического прогнозирования доступно определение преадаптивности отдельных растений и их ценопопуляций за счет покровных тканей, годичной феноритмики со слабыми фазами морфогенеза и варьированием интенсивности газообмена, сезонной динамики регенераций, полиморфизма древостоеv.

## ОБ АДАПТИВНОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Обсуждая вопрос об адаптивном полиморфизме популяций лесообразующих видов, целесообразно напомнить о том, что общезвестное с генетико-эволюционной направленностью "понятие "популяция" может совершенно однозначно применяться как при изучении процесса эволюции, так и при хорологическом, генетическом, морфофизиологическим исследовании видов" (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с. 43). Экологизация учения о популяции существенно способствует понятие о ценопопуляции, ныне особенно интенсивно разрабатываемое при изучении растительных видов (Любарский, 1976; Работнов, 1983; и др.).

Понятие о популяции приобретает экологическую информативность тогда, когда мы сопоставляем границы популяций и биоценозов. На Урале включение нескольких биогеоценозов в одну обширную популяцию – явление широко распространенное. Но в случае лесоразрушительной деятельности отдельные лесообразователи, например лиственница сибирская, нередко суживают размеры популяций до рамок биогеоценоза. Следовательно, при конкретном анализе строения популяций неизбежно приходится использовать понятие о ценопопуляции, подразумевая при этом полную совокупность всех особей одного вида как структурную часть биоценоза, выступающего в качестве ее местообитания или экологической ниши. Закономерные изменения в строении и функционировании ценопопуляций по лесотипологическому спектру указывают на своеобразие их эколого-эволюционной судьбы, поскольку внутриценозные конкретные очаги размножения лесообразующих видов одновременно предстают как арены действия отбора.

Для ценозофильных теневыносливых видов с крупными семенами и

ссянцами (ель сибирская, пихта сибирская, дуб летний, липа сердцевистая, клен платановидный) внутриценозная среда имеет решающее значение. Виды мелкосемянные с минимальной теневыносливостью и ярко выраженной гелиофитностью (береза бородавчатая и пушистая, осокорь, осина) выступают как пионеры заселения свободных субстратов, в связи с чем их ценопопуляции находятся под контролем иного комплекса факторов. Но у всех без исключения лесообразователей Урала расселение осуществляется благодаря высокой адаптивной вооруженности индивидов. Их способность жить вне ценопопуляций заслуживает такого же внимания, как и реализация принципа основателя, когда размножение немногих особей обеспечивает формирование полноценных популяций. Полученные нами материалы по хвойным лесообразователям убеждают, что спектр индивидуальной изменчивости в сфере морфогенеза ссянцев, роста стеблей и корней и плодоношения оказывается причастным к адаптивному полиморфизму ценопопуляций.

Наблюдения убеждают, что отмирание древостоев близ заводов происходит постепенно, растягиваясь на ряд лет и демонстрируя тем самым неоднородность по устойчивости отдельных групп деревьев. Рассмотрим данные по динамике отмирания спелого древостоя сосны обыкновенной в зоне сильного запыления окисью магния, полученные по трем типам леса – чилиговому, наиболее сухому, брусничному с прерывистым и костяично-вейниковому с более высоким и стабильным увлажнением. Сходство в режиме запыления гарантировалось территориальной близостью (в пределах 10 га) заложенных пробных площадей. Регулярные наблюдения в течение 12 лет показали, что полное отмирание соснового древостоя чилигового типа леса наступило через 9 лет, а брусничного и костяично-вейникового – через 12 лет. При этом в сосновке чилиговом 50% деревьев погибли в первые 4 года, в сосновке брусничном тот же эффект был достигнут через 6 лет, а в сосновке костяично-вейниковом – через 8 лет. Это означает, что высокоустойчивые деревья можно было наблюдать по взятому лесотипологическому спектру в течение ряда лет. При этом следует указать на интересный факт: в хуже увлажняемых чилиговом и брусничном сосновках древостой более неоднороден по степени пылеустойчивости.

Адаптивный полиморфизм популяций и специализированные адаптации индивидов представляют собой глубокие и значимые свойства у лесообразующих видов, учет которых необходим при организации экологических экспертиз. Это связано с фактом частичного вымирания ценопопуляций даже при воздействии весьма сильных неблагоприятных природных (засухи, морозы, ветер) или техногенных (промышленные пылевидные и газообразные токсиканты) факторов. Подобные ситуации можно было видеть в результате летних засух 1972 и 1973 гг. на примере культур сосны обыкновенной Белебеевской возвышенности и Зилаирского плато, ельников Уфимского плато и горных кленовников Южного Урала, снежного шютте в сосновых посадках обильной снегом зимы 1973/74 гг., морозов 1979 г. в древостоях клена платановидного и дуба летнего, штормовых ветров 1971 и 1972 гг. в лиственнично-березово-сосновых древостоях Зилаирского плато и 1973 г. в ельниках северной части Уфимского плато.

Растянутость процесса отмирания соснового древостоя в зоне интенсив-

ного воздействия окиси магния свидетельствует, с одной стороны, о некоторой зависимости от типов леса, а с другой — о неоднородности деревьев по признаку резистентности. Поскольку лишь во внутривидовой среде лесообразующие виды находят благоприятные условия для выживания при экстремальных режимах, вегетирования и повышения уровня гетерозиготности, то отбор не мог не подвергнуть шлифовке взаимоотношения между особями при их совместном произрастании. Биоморфа кронообразующего, с доминированием ортотропного ствола, лесного дерева свидетельствует о значительных успехах приспособительной эволюции к максимальному использованию лучистой энергии в условиях высокоплотных популяций или многовидовых сомкнутых лесных сообществ. Но при этом следует различать адаптивно существенные и малозначимые свойства.

Необходимо подчеркнуть отсутствие существенных адаптационных преимуществ у особей — носителей отдельных мутаций. Поэтому возникающие мутанты немногочисленны в различных местообитаниях. Можно привести факты совместного произрастания в различных горных типах леса форм ели сибирской, различающихся по окраске молодых шишек (красно- и зеленошишечные формы), по ветвлению (гребенчатые и компактные формы). У вяза гладкого Б.В. Гродзовым (1952) выявлено существование двух форм, различающихся по окраске листьев в конце вегетации: красно- и желтолистопадные формы. Нами подтверждено существование этих форм и установлено их совместное произрастание в пойменных лесах рек Белой и Уфы. Небезынтересно отметить, что красная окраска листьев проявляется лишь при условии полного солнечного освещения кроны. В сомкнутых древостоях все деревья вяза характеризуются желтым цветом листьев. При отсутствии затеняющего полога признак краснолистности проявляется независимо от возраста дерева, его происхождения (семенное или порослевое), богатства и влажности почвы (сильно дренированные бедные супеси и гумусированные свежие и влажные суглинки). Различий в росте, долговечности и плодоношении у этих форм вяза не отмечено. Доля участия краснолистопадной формы вяза не превышает 1%.

Для популяций лесных деревьев весьма характерно массовое отмирание семян, всходов, подроста и интенсивное изреживание древостоя с возрастом. В этих условиях самосев мутантов, если они даже в процессе семенного размножения и смогли сохранить свои специфические признаки, имеет ограниченные возможности выжить. Именно этим можно объяснить, например, крайне редкую встречаемость в горных хвойных южноуральских лесах сизохвойной формы ели сибирской и лиственницы Сукачева. Наличие в дендрариях и парках разнообразных, часто обладающих интересными декоративными признаками мутантов связано с заботой человека, ограждающего их от неблагоприятных воздействий со стороны травянистых и древесных конкурентов и абиотической среды. Г.П. Морозов (1978), отмечая очень низкое мутационное давление у лесных деревьев, указывает, в частности, на крайне малый шанс (1:150 000) выживания отдельной особи ели в еловом лесу. Не случайно поэтому мутационные отклонения чаще встречаются в питомниках, по опушкам, в отдельных куртинах леса, по обочинам дорог, т.е. в условиях с резко ослабленной конкуренцией.

Именно в этой связи интересен факт произрастания темнолистовой формы бересклета бородавчатой в березняках восточных предгорий Южного Урала,

Зауралья и Западной Сибири. Нами установлено произрастание пяти темно-ствольных деревьев березы на территории Ильменского заповедника и двух деревьев в Учалинском лесхозе Башкирской АССР. Все они растут в виде одиночных особей в древостоях березы бородавчатой, сформировавшихся на глубоких свежих серых лесных почвах, и преимущественно на опушках и по обочинам дорог. Эти деревья имеют нормально развитые кроны и стволы, высота которых достигает 16–20 м при диаметре 20–34 см. Морфологический анализ строения побегов и плодов показал тождество всех отмеченных особей с серокорой разновидностью березы бородавчатой. Характеризуя анатомические особенности темноцветной пробки, В.И. Баранов (1934) указывает, что число тонкостенных, содержащих бетулин, клеток в годичном слое бересты сведено до минимума (2–3 ряда), тогда как доля толстостенных клеток сильно увеличена (4–7 рядов клеток). Поскольку толстостенные клетки имеют темно-бурый цвет, то в целом перидерма выглядит темноцветной. Белоствольные перидермы состоят из 2–3 рядов толстостенных клеток, чередующихся с 6–8 рядами тонкостенных, содержащих бетулин, клеток.

Наблюдения показывают, что типичная белая пробка появляется у березы на четвертом году ее жизни. Следует особо подчеркнуть, что в условиях затенения (сомкнутость крон 0,8) появление белоцветной пробки может отодвигаться на более поздний возраст, иногда до 20 лет. Такие случаи нами зафиксированы в сосняке костянично-вейниковом (Ильменский заповедник), произрастающем на глубокой свежей серой горно-лесной почве. Следовательно, возникновение темноствольных берез может быть обусловлено запаздыванием смены младенческой темной пробки взрослой, богатой бетулином белой пробкой. Такой взгляд на причину появления темноствольных берез излагает, в частности, М.Г. Попов (1959). В этой связи интересен факт существования крупноствольного дерева березы, верхняя часть ствола которого имеет темный цвет, а нижняя часть имеет обычный белый цвет и ничем не отличается от рядом произрастающих белоствольных берез (Ильменский заповедник, квартал 69). Все остальные темноствольные березы, обследованные нами на территории заповедника, характеризуются темной пробкой по всей длине ствола. Однако поверхность ствола этих берез имеет в какой-то мере пятнистый вид благодаря беспорядочно рассеянным небольшим пятнам беловатого и белого цвета. Такой же характер поверхности ствола отмечал и В.И. Баранов у всех обследованных им экземпляров серокорой разновидности березы бородавчатой.

В.И. Баранов (1934) допускал возможность связи изредка встречающихся в лесостепи Западной Сибири темноствольных берез с угасающей в настоящее время группой темнокорых древних берез, имевших ранее более широкое распространение. Г.В. Крылов (1961) высказался в пользу реликтового характера темнокорых берез Западной Сибири. По нашему мнению, данную разновидность березы бородавчатой допустимо расценивать как результат выщепления рецессивного признака (нарушение синтеза бетулина и деятельности феллогена) из гетерозиготного состояния, не сопровождающийся депрессией роста и генеративной сферы.

Глубокие устойчиво увлажняемые серые лесные суглинки, отсутствие сильного затенения (сомкнутость 0,4–0,6), отсутствие в кроне укорочен-

ных побегов – показателя угнетенного роста, успешное восстановление кроны за счет спящих стволовых почек после губительного воздействия непарного шелкопряда (*Oscinia dispar* L.) на облиственные кроны – все это свидетельствует о неприемлемости мнения тех исследователей, которые факт возникновения серокорой разновидности склонны объяснять воздействием неблагоприятных почвенных условий. Однако причастность условий среды и возраста дерева к фенотипическому проявлению интересующего нас признака требует внимания так же, как и факт значительно более высокой частоты признака темнотвильности у березы бородавчатой по сравнению с березой пушистой, являющейся производным тетрапloidным видом.

Судьбу мутантов разделяют и межвидовые гибриды, возникающие в ценопопуляциях осины и тополя белого, ольхи серой и черной, ели обыкновенной [*Picea abies* (L.) Karst.] и сибирской. Их возникновение свидетельствует об отсутствии резких барьеров в экотопическом, фенологическом, анатомо-физиологическом и генетическом отношениях. "Растворение" близких видов друг в друге было бы возможным, если бы возникающие гибриды имели резко повышенную семенную продуктивность и устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям. Но последнее обеспечивается не одним-двумя признаками, а их комплексом, скоординированным в процессе онтогенеза.

Гетероморфность особей обеспечивает адаптивный потенциал ценопопуляции, если индивидуальные особенности не нарушают структурно-функциональную целостность ценопопуляции. Это означает повышение эффективности использования материально-энергетических ресурсов среды обитания; снижение внутрипопуляционной конкуренции; усиление приспособляемости к мозаичности почвенного покрова, освещенности, синузиальной структуры биоценоза; повышение шансов на выживание при резких колебаниях гидротермического режима (засухи, заморозки, оттепели в сочетании с морозами, затопление), нападении патогенных грибов, дендрофильных энтомовредителей. .

Механизм возникновения полиморфизма и поддержания на определенном – выгодном для популяции и указанном смысле – уровне выяснен весьма схематично. Несомненна прямая причастность непрерывно идущего мутагенеза и фенотипического проявления рецессивных мутаций; заслуживает внимания факт преимущества гетерозигот и опасность гомозиготизации; весьма вероятен факт "отбора генов, выгодных в определенных нишах" (Майр, 1968, с. 207), что означает начало работы отбора с биотипами и выработки экоэлементов в соответствии с внутрипопуляционной неоднородностью условий произрастания семян; несомненен эффект иммиграции, поскольку занос семян ветром, водой, птицами, наземными животными реален. Постоянство сбалансированного полиморфизма остается во многом неясным в казуальном плане, но нет никаких оснований полностью отрицать причастность отбора к этому экологически значимому феномену и относить все на счет интеграции разнонаправленных и случайных процессов.

На примере дуба летнего (Лукьянец, 1979) можно видеть, что полиморфизм популяций приобретает адаптивный характер в ходе эволюции; это видно из повышенной холодоустойчивости позднораспускающейся разно-

видности, сформировавшейся в плейстоцене из мутационных отклонений в популяциях ранораспускающейся разновидности. Последняя носит черты плиоценовой экобиоморфы, поскольку ее длительная вегетация, обилие тонких ветвей и склонность к образованию летних побегов свидетельствует об определенной сближенности с тропическими вечнозелеными формами.

Возникает вопрос о правомерности выделения так называемых видовых адаптаций (Завадский, 1968, с. 206) – выполняющих четко выраженную приспособительную функцию, те или иные постоянные внутривидовые отношения, являющиеся результатом отбора. Известно, что групповой отбор столь же реален, как и отбор особей. В сфере размножения половой диморфизм демонстрирует значительное число взаимосогласованных структурных и функциональных особенностей, обеспечивающих синхронность цветения и надежность оплодотворения. Дисгармония в этом плане неизбежно ведет к экотопической, фенологической и структурно-физиологической изоляции. Но крайне нежелательная изоляция полов автоматически включает отбор. На примере полов четко видно, что к компонентам группового (популяционного, видового) приспособления следует относить те структуры, которые не всегда полезны и иногда даже вредны для индивида как их носителя и которые в то же время способствуют размножению, расселению, выживанию, вегетированию ценопопуляции.

К.М. Завадский (1968) отмечает у растений в качестве зафиксированных отбором специальных приспособлений такие отношения между взрослыми и рождающимися особями, как покрытосемянность, защита зародыша, образование запаса питательных веществ для питания и формирования молодого растения. Уместно напомнить о конгруэнциях, стержнем которых является соответствие в строении и функционировании тех органов, которые обеспечивают взаимодействие особей между собой не для их непосредственной и быстрой пользы, а для популяции и вида в целом. Но не только в сфере размножения проявляется полезность тех или иных групповых адаптаций. У лесообразующих видов с их адаптивным скоплением в плотные ценопопуляции особенно четко видна адаптивность кронообразования на определенной высоте и ярко выраженные модификации по обеспечению сомкнутости древостоя.

В дендроклиматических исследованиях Г.Е. Комина, Н.И. Лайранда, Н.В. Ловелиуса, С.Г. Шиятова, А.А. Яценко-Хмелевского и других (Дендроклиматические исследования..., 1978) наблюдается стремление использовать цикличность в динамике прироста стволовой древесины для прогнозирования колебаний прироста в ближайшие десятилетия. При этом подчеркивается необходимость дифференцированного подхода к древостоям разных типов леса, поскольку сухие типы существенно отличаются от заболоченных, и к природным зонам (тайга, лесостепь, степь) с учетом антропогенных влияний. Это принципиально верное и несомненно перспективное направление работ начинает получать уточняющие корректизы со стороны исследований адаптивных свойств самих лесообразующих видов на популяционном уровне. Так, в частности, отмечается, что отдельные деревья снижают прирост в разное время настолько значительно, что в результате этого усредненная для древостоя кривая изменения ширины годичных колец получается без резких переломных точек.

Установлены (Дендроклиматические исследования..., 1978) в загазованном 70-летнем сосняке 10% деревьев, которые, в отличие от основного числа деревьев, не снизили прирост, а, напротив, сохранили способность к интенсивному росту. Поэтому биотипическая неоднородность древостоев требует внимания, поскольку выбор модельных деревьев может стать первопричиной различных оценок характера динамики прироста одних и тех же древостоев.

Нами (1980) показана четко выраженная неоднородность древостоев культур сосны обыкновенной по сопряженному изменению радиального и верхушечного прироста стволовой древесины. При этом показано наличие деревьев, усиливающих рост не только при ухудшении погодных условий, но и при угнетающем воздействии загазованного промышленными токсикантами воздуха. Определение структуры древостоев по относительной численности деревьев, различающихся динамикой прироста, позволяет дать интегральную оценку газоустойчивости древостоев как целого. Погодичные колебания прироста в пределах древостоя не могут носить случайный характер и вести к их разрушению, поскольку формирование молодняков с их интенсивным ростом должно сопровождаться сохранением благоприятной внутриценозной среды.

Должен существовать внутрипопуляционный механизм по ограничению дифференциации деревьев в древостое для обеспечения его сомкнутости, поддержания на оптимальном уровне плотности древостоя в течение многих десятилетий. В качестве главных слагаемых подобного механизма предположительно можно указать прежде всего на пространственно-временную мозаику питательных веществ в корнеобитаемой толще, когда варирует по годам их концентрация в ризосфере отдельных деревьев от оптимальных до пессимальных значений. Далее следует указать на неидентичность деревьев по степени отзывчивости ростом на различную обеспеченность питательными веществами. Индивидуальная изменчивость как коренное биологическое свойство присущее всем без исключения видам древесных растений, может проявляться также и в эндогенной ритмике роста. Иначе говоря, чрезмерной дифференциации деревьев должны противостоять процессы притормаживания и усиления роста в высоту, обусловленные совокупным действием указанных причин.

Для конкретизации этих положений нами были исследованы 11- и 17-летние культуры сосны обыкновенной, произрастающие в резко отличающихся лесорастительных условиях, усложненных загрязнением воздуха выбросами медеплавильного и нефтехимических заводов. Чрезмерно быстрое увеличение высоты одних деревьев грозит опасностью резкого усиления конкурентного давления на отстающие в росте деревья. Отмирание последних должно вести к изреживанию древостоя, появлению редин, снижению сомкнутости крон, проникновению под полог лугово-степных травянистых растений, ухудшению влагообеспечения, усилию амплитуды гидротермического режима воздуха, поселению соснового подкорного клопа (*Aradus cinnamomeus* Panz.). Перечень негативных явлений достаточен, чтобы понять жизненную необходимость для насаждения удерживать сомкнутость крон на постоянном уровне. Это достигается погодичным варьированием верхушечного прироста с тем, чтобы препятствовать увеличению разрыва в численности высоких и низких де-

ревьев. При этом замедление роста первых и ускорение роста вторых предотвращает чрезмерную дифференацию деревьев по высоте.

Нами выделено восемь вариантов погодичной динамики верхушечного прироста ствола на основе их суммирования по трехлетиям: 1963–1965 гг., 1966–1968 гг и 1969–1971 гг. Первый вариант можно обозначить прогрессирующим, поскольку в каждом последующем трехлетии суммарная величина прироста неуклонно возрастает (условное обозначение +++). Второй вариант с депрессионным ростом, когда в наблюдаемом ряду лет происходит неуклонное падение прироста (---). Третий вариант со стабильным ростом (ooo). Четвертый – с первоначальным (1963–1965 гг.) возрастанием и последующим (в 1966–1968 гг. и 1969–1971 гг.) стабильным ростом (+oo). Пятый вариант противоположен четвертому (oo+). Шестой вариант характеризуется первоначально, за 6 лет, стабильным и последующим спадом роста (oo-). Седьмой вариант отличается первоначальным и конечным понижением прироста и средним (1966–1968 гг.) повышенным приростом (–+–). Восьмой вариант, напротив, имеет первоначальный и конечный прирост повышенный, а средний – сниженный прирост (+–+). По общей высоте деревья обследованных лесных культур нами распределены в четыре группы: 1 – меньше 4 м, 2 – от 4,1 до 5 м, 3 – от 5,1 до 6 м, 4 – больше 6 м.

В табл. 6 представлены данные по структуре древостоя, сформировавшегося в подзоне широколиственных лесов равнинного Предуралья с благоприятными для роста почвенными условиями.

Можно констатировать отсутствие вариантов "ooo", "---", "+–+", что свидетельствует о широком распространении в древостоях деревьев с прогрессирующим или колеблющимся по годам приростом; преобладание деревьев с прогрессирующим или стабильным, с периодическим усилением ростом, особенно в чистом воздухе; отсутствие или крайне низкая численность низкорослых деревьев и несколько большее их число в высокорослой группе, особенно в чистом воздухе; доминирование среднерослойной группы. Из приведенных данных следует, что, несмотря на угнетающее влияние загазованного воздуха, сосновый древостой практически свободен от явно отстающих в росте деревьев и представлен преимущественно среднерослыми деревьями. С этим согласуется факт крайне низкой численности деревьев, растущих по варианту "oo-", т.е. со стабильным приростом и тенденцией к их спаду.

В табл. 7 приведены материалы, характеризующие структуру 17-летней культуры сосны в условиях умеренных периодических позднелетних воздействий двуокисью серы со стороны одного из уральских медеплавильных заводов в подзоне березово-сосновых лесов бореально-лесной (таежной) зоны. Следует отметить присутствие всех вариантов динамики верхушечного роста, весьма низкую численность деревьев с неуклонно падающим приростом (---), стабильным или стабильным с последующим его снижением (ooo, oo-), высокую численность деревьев с прогрессирующим и стабильным с тенденцией к усилению приростом, крайне малую численность низкорослых деревьев с характерным их отсутствием на сухой почве, доминирование среднерослых деревьев. В целом выводы по табл. 6 и 7 совпадают, что свидетельствует об успешном формировании молодняков сосны в заметно различающихся лесорастительных условиях.

Таблица 6

Распределение 11-летних деревьев сосны обыкновенной с различной динамикой роста по высотным группам на сером лесном тяжелом суглинке в (К) чистом ( $n = 220$ ) и (Г) загазованном ( $n = 184$ ) – близ нефтеперерабатывающего завода – воздухе (в %)

Высота деревьев	Экотоп	Варианты динамики роста				
		+++	+oo	ooo+	ooo-	-+-
До 4 м	Г	–	–	–	–	–
	К	0,4	–	–	–	–
4,1–5 м	Г	27,1	6,5	0,5	–	5,9
	К	7,2	0,9	–	–	0,4
5,1–6 м	Г	26,3	9,7	0,5	0,5	21,2
	К	48,6	17,2	–	–	5,0
Свыше 6 м	Г	1,8	–	–	–	–
	К	15,6	2,9	–	–	1,8

Таблица 7

Распределение 17-летних деревьев сосны обыкновенной с различной динамикой роста по высотным группам на (В) влажной ( $n = 185$ ) и (С) сухой ( $n = 200$ ) горно-лесной почве при периодической загазованности двуокисью серы (в %)

Высота деревьев	Экотоп	Варианты динамики роста							
		+++	---	ooo	+oo	ooo+	ooo-	-+-	++-
До 4 м	В	2,1	–	–	–	–	–	–	0,5
	С	–	–	–	–	–	–	–	–
4,1–5 м	В	20,0	–	0,5	2,5	2,5	–	2,5	2,5
	С	19,0	–	0,5	5,0	1,5	0,5	2,0	–
5,1–6 м	В	38,9	–	–	8,1	4,8	–	2,0	3,3
	С	29,5	–	–	10,0	3,0	0,5	6,5	3,0
Свыше 6 м	В	3,0	–	1,0	1,5	1,0	–	1,0	2,3
	С	4,5	0,5	–	4,0	1,0	3,5	5,0	0,5

Особенно наглядно убеждает в этом минимальная численность во всех случаях низкорослой группы деревьев и деревьев с неуклонно падающим приростом.

Из табл. 6 и 7 видно, что та или иная итоговая высота дерева может быть достигнута при любой динамике прироста с обязательным периодическим их усилением. Это означает, что деревья способны повышать высоту ствола после определенной депрессии роста и, наоборот, снижать ее после усиленного роста древостоя, что обеспечивается свойством слагающих

их деревьев существенно изменять погодичную динамику верхушечного прироста. Эти материалы согласуются с ранееенным нами (1980) анализом особенностей ширины годичных колец и верхушечного прироста стволовой древесины сосны на основе сопоставления размеров их в данном году с размерами предыдущего года. Становится ясной перспективность метода интегральной оценки газоустойчивости насаждения как целого. Наиболее информативной при этом выступает относительная численность деревьев, усиливающих рост при неблагоприятных условиях среды.

Небезынтересно ознакомиться со структурой сосновых и лиственничных древостоев по признаку периодичности и уровня урожая шишек.

В 100–120-летних древостоях сосны обыкновенной и лиственницы сибирской Уфимского плато достаточно четко выделяются пять групп деревьев, различающихся по уровню плодоношения за четырехлетний период наблюдений с 1976 по 1979 год: 1 – не плодоносящие деревья, 2 – нерегулярно и слабо плодоносящие, 3 – постоянно и слабо плодоносящие, 4 – нерегулярно и сильно плодоносящие, 5 – постоянно и сильно плодоносящие деревья. В сфагново-зеленомошном типе лиственничника структура первого яруса древостоя представлена следующим образом: 1 – от 13 до 23%, 2 – от 35 до 39%, 3 – от 8,5 до 9%, 4 – от 13 до 17%, 5 – от 21 до 22%. Из этих данных видно, что первая и пятая группы представлены примерно равным числом деревьев, третья группа – минимальным, а вторая – максимальным числом деревьев. У сосны в зигаденусово-зеленомошном сосняке структура первого яруса такова: 1 – 0%, 2 – 27%, 3 – 20%, 4 – 38%, 5 – 15%. Поскольку в обоих типах леса почвы находятся в режиме многолетней мерзлоты (Кулагин, 1980) и поэтому во многом сходны, сравнение лиственницы и сосны в какой-то мере дает возможность приблизиться к видоспецифичности структуры древостоев по данному признаку.

Особенности сосны заключаются в полном отсутствии неплодоносящих деревьев, в относительной малочисленности не третьей группы (постоянно слабо плодоносящие), а пятой группы (постоянно и сильно плодоносящие), в относительной многочисленности четвертой группы (нерегулярно и сильно плодоносящие), тогда как у лиственницы наиболее многочисленна вторая группа (нерегулярно и слабо плодоносящие). Следует заметить, что отметку о сильном плодоношении надлежит понимать как превышение среднего за период наблюдений уровня плодоношения. На примере сосны из двух других типов леса – более сухого чилигового и лучше увлажненного осоково-зеленомошного – можно видеть лесотипологическую обусловленность структуры древостоя. В более сухих условиях заметно выше число нерегулярно и постоянно сильно плодоносящих деревьев и снижено число нерегулярно и постоянно слабо плодоносящих деревьев. Разумеется, что иссушение почвы как фактор оптимизации надо понимать лишь в плоскости данного конкретного сравнения, учитывая их нахождение в подзоне смешанных широколиственно-хвойных лесов со среднегодовой суммой осадков в 600 мм.

Несомненно, что охарактеризованные структуры лиственничника и сосняка в целом повышают адаптивность за счет периодического включения сильно плодоносящих деревьев при одновременном наличии постоянно, хотя и слабо плодоносящих деревьев. В этом плане особенно полезны

те деревья, которые усиливают плодоношение в годы с заметным общим понижением плодоношения. В лиственничнике такие деревья составляют 4–5%, а в близком к нему по почвенно-грунтовым (многолетняя мерзлота) условиям сосняке – 6%. В более теплых типах леса (чилиговом и осочково-зеленомошном) доля таких деревьев, "выручающих" ценопопуляцию во время депрессии урожая, заметно выше и составляет 14–17%.

В древостоях ели сибирской и пихты сибирской отмечена сходная картина. В первом ярусе ельников, т.е. там, где нет угнетенных затенением и отставших в росте деревьев, мы видим присутствие 1 – неплодоносящих деревьев (до 9% от их общего числа), 2 – нерегулярно и слабо плодоносящих (29–70%), 3 – постоянно и слабо плодоносящих (до 7%), 4 – нерегулярно и сильно плодоносящих (18–61%), 5 – постоянно и сильно плодоносящих (3–20%). В пихтах структура такова: 1 – 5–7%, 2 – 21–30%, 3 – до 11%, 4 – 41–50%, 5 – 14–21%. Колебания связаны с принадлежностью обследованных семи пробных площадей к различным местобитаниям Уфимского плато, расположенных на возвышенном плато, по теневым и инсолируемым склонам и их подошвам. Но несмотря на подчас весьма значительное варьирование чисел, можно видеть общие для обоих видов черты; низкое количество неплодоносящих и постоянно слабо плодоносящих деревьев и большое количество нерегулярно как слабо, так и сильно плодоносящих деревьев.

В обследованных древостоях темнохвойных лесообразователей также во время депрессии плодоношения появляется группа деревьев с усиленным плодоношением, численность которых у ели составляет от 7 до 22%, а пихты – от 7 до 23%. Следовательно, тем самым обеспечивается бесперебойность поступления семян на почву, где периодически или эпизодически появляющиеся благоприятные условия используются для пополнения подпологоового подроста, что создает непрерывность возрастного ряда.

На примере сеянцев ели сибирской и пихты сибирской, сформировавшихся в двух различных по почвенным и микроклиматическим условиям типах леса, можно видеть их морфологическую неоднородность в возрастном (от 4 до 8 лет) ряду и зависимость охвоения и ветвления стебля и роста наибольшего горизонтального корня от особенностей местобитания. В качестве наиболее соответствующего таежной экологии ели и пихты типа леса нами взят ельник кислично-зеленомошный, расположенный по подошве теневого склона с устойчиво увлажненной почвой. Другой – более открытый ветрам и солнечным лучам и сухой ельник осочково-зеленомошный приурочен к инсолируемому крутосклону с сильно щебенистой почвой. Из табл. 8 и 9 видна четко выраженная неоднородность сеянцев ели и пихты по всем отмеченным показателям, которая находится под достаточно сильным контролем со стороны их возраста. Известно, что хвоя у обоих видов может жить до 8–10 лет. В качестве показателя охвоения нами взята ее способность сохраняться на соответствующем приросте стебля максимальное число лет. Поэтому под термином "сеянцы с полным комплектом хвои" следует понимать 4-, 6-, 8-летние сеянцы с соответственно 4, 6- и 8-летней хвоей. Благодаря полному охвоению такие сеянцы отличаются повышенной жизнеспособностью.

**Таблица 8**

**Ветвление и охвоение стебля и рост наибольшего горизонтального корня сеянцев ( $n = 120$ ) ели сибирской в различных местообитаниях**

Показатель	Возраст, лет	Особенности местообитаний	
		влажный и затененный	более сухой и освещенный
Среднее число боковых побегов первого порядка	4	$2,7 \pm 0,3$	$1,4 \pm 0,1$
	6	$7,9 \pm 0,7$	$4,4 \pm 0,4$
	8	$13,3 \pm 0,8$	$8,7 \pm 0,3$
Максимальное число боковых побегов первого порядка	4	11	6
	6	24	18
	8	29	20
Средняя длина горизонтального корня, см	4	$5,0 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,2$
	6	$7,7 \pm 0,7$	$3,6 \pm 0,4$
	8	$10,6 \pm 0,9$	$6,5 \pm 0,5$
Максимальная длина горизонтального корня, см	4	7	7
	6	16	17
	8	27	19
Доля сеянцев с полным комплектом хвои, %	4	30	13
	6	16	13
	8	0	0

**Таблица 9**

**Ветвление и охвоение стебля и рост наибольшего горизонтального корня сеянцев ( $n = 120$ ) пихты сибирской в различных местообитаниях**

Показатель	Возраст, лет	Особенности местообитаний	
		влажный и затененный	более сухой и освещенный
Среднее число боковых побегов первого порядка	4	0	0
	6	$3,0 \pm 0,3$	$2,0 \pm 0,2$
	8	$3,7 \pm 0,2$	$3,0 \pm 0,1$
Максимальное число боковых побегов первого порядка	4	0	0
	6	11	6
	8	11	7
Средняя длина горизонтального корня, см	4	$3,4 \pm 0,2$	$3,3 \pm 0,1$
	6	$5,5 \pm 0,2$	$4,6 \pm 0,6$
	8	$6,5 \pm 0,1$	$4,8 \pm 0,3$
Максимальная длина горизонтального корня, см	4	8	10
	6	4	14
	8	15	17
Доля сеянцев с полным комплектом хвои, %	4	60	55
	6	30	20
	8	7	5

Из приведенных данных можно сделать вывод о более резком спаде численности таких сеянцев у ели по сравнению с пихтой при усилении иссушающих факторов. Аналогичное положение и при рассмотрении средних значений длины наибольшего горизонтального корня; максимальные значения находятся в большей зависимости от возраста сеянца, чем от условий местобитания. По ветвлению стебля ситуация примерно та же — пихта по сравнению с елью ветвится позднее и слабее.

Резко выраженная неоднородность сеянцев наблюдается у сосны обыкновенной, выращенной в лесном питомнике с почвой в виде гумусированной супеси (табл. 10). Частота распределения одно-, двух- и трехлетних сеянцев по высоте стебля, числу боковых побегов первого порядка и длине наибольшего горизонтального корня убеждает в том, что даже увеличение возраста на 1–2 года не способно устраниить наложение соответствующих рядов распределения друг на друга. Обращает на себя внимание сохранение в данном возрастном ряду на высоком уровне числа неветвящихся сеянцев, совпадение или близкое расположение модальных групп при распределении сеянцев по признаку ветвления стебля и длины горизонтального корня, четко выраженное усиление дифференциации сеянцев по высоте их стеблей.

Из изложенного можно сделать вывод о том, что гетероморфность ценопопуляций и адаптивность их полиморфизма находится в связи, причинная обусловленность и механизм действия которой продолжает оставаться во многом неясным. Лабильность верхушечного прироста для интенсивно растущих молодняков сосны обыкновенной оказывается полезной, поскольку предотвращает чрезмерную, т.е. опасную для сомкнутости древостоя дифференацию деревьев. При этом промышленные загрязнители оказались не способными существенно нарушить количественное соотношение между различными по погодичной ритмике роста группами деревьев.

В спелых естественно произрастающих лиственничниках, сосняках, ельниках и пихтачах наличие групп деревьев, различающихся по уровню и погодичной ритмике плодоношения, также оказалось полезным для поддержания стабильного уровня плодоношения древостоя и тем самым бесперебойного поступления семян для пополнения подполового подроста. Здесь отмечается сходная картина усиления роли периодически плодоносящих деревьев тогда, когда опасность полной депрессии плодоношения надвигается на древостой в целом. В морфогенезе сеянцев ели сибирской и пихты сибирской отмечены экологически объяснимые сдвиги в ветвлении стебля, его охвоении и в росте корней по типам леса и видовой принадлежности, причем отмечается заметное варьирование этих показателей в возрастном ряду. Последнее обстоятельство указывает на определенное морфологическое сближение в подполовом подросте разновозрастных растений, на хорошо известный лесоводам процесс накопления теневого подроста, способного при снятии затеняющего полога взрослого древостоя создать сомкнутый и быстро растущий молодняк.

Адаптивное усиление модификационной изменчивости роста, отодвигающего на второй план влияние разновозрастности, можно видеть у сеянцев сосны обыкновенной, выращиваемых в однородных условиях лес-

Таблица 10

Частота распределения сеянцев сосны обыкновенной ( $n = 200$ )  
по высоте стебля, числу боковых побегов первого порядка  
и длине наибольшего горизонтального корня в первые три года жизни

Показатель	Границы классов	Возраст, лет		
		1	2	3
Высота стебля, мм	1–20	13	—	—
	21–40	70	26	—
	41–60	105	43	3
	61–80	12	74	4
	81–100	—	48	10
	101–120	—	7	24
	121–140	—	2	44
	141–160	—	—	46
	161–180	—	—	34
	181–200	—	—	26
	201–220	—	—	9
	221–240	—	—	2
	241–260	—	—	2
Число боковых побегов	0	157	149	80
	1–4	43	50	119
	5–8	—	1	1
Длина наибольшего горизонтального корня, мм	1–50	14	12	—
	51–100	73	64	21
	101–150	77	63	56
	151–200	32	38	72
	201–250	3	15	39
	251–300	1	6	9
	301–350	—	2	2
	351–400	—	—	1

ного питомника. Отсутствие резких разрывов в трехлетнем возрастном ряду, наличие в нем сходных по высоте, ветвлению стебля и росту корней растений свидетельствует о тех же структурных предпосылках ценопопуляционной целостности, как у ели и пихты. Несомненно, что прогнозирование выживаемости, роста и размножения природных и искусственно создаваемых ценопопуляций хвойных лесообразователей должно учитывать существование полиморфизма, обеспечивающего итоговый адаптивный эффект. Индивидуальная изменчивость и внутрипопуляционные взаимо влияния имеют к достижению этого эффекта непосредственное отношение. Многопричинность биотипической неоднородности и многогранность взаимоотношений между растениями при их совместном произрастании требуют дальнейших исследований.

## **СРАВНИТЕЛЬНАЯ ДЕНДРОЭКОЛОГИЯ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ФИТОФИЛЬТРА**

Выяснение адаптивных возможностей лесообразующих видов осуществляется регистрацией их ответных реакций на определенные внешние влияния, причем экспедиционные описательные методы дополняются и уточняются экспериментальными. Отметим, что не следует последним придавать во всех случаях решающее значение, поскольку именно в приспособительных реакциях растений на искусственно создаваемые условия нередки экспериментальные артефакты. Иначе говоря, особенности природных и искусственно создаваемых условий нужно учитывать. Широкое распространение получил метод регистрации межвидовых различий, когда сравнение нескольких видов между собой служит уточнению экологически интересующего нас вида. В этой связи допустимо обозначить соответствующее направление работы как сравнительная дендроэкология, главная задача которой оградить исследователя как от ошибочного отождествления видов в экологическом отношении, так и от преувеличения их специфиичности. Несомненно, что определение экологической индивидуальности лесообразующих видов в условиях современного нарастания разнообразных антропогенных факторов столь же необходимо, как и поиск общих свойств у разных видов, служащих основой для классификации экологических групп и жизненных форм. Подчеркнем, что прогнозирование динамики многовидовых лесных сообществ особенно нуждается в сравнительно-экологических характеристиках лесообразователей.

Наблюдаемое в ряде случаев игнорирование видовой принадлежности отдельных лесообразователей имеет оправдание тогда, когда в лесохозяйственной деятельности учитывается биомасса и некоторые физико-механические свойства используемой древесины. Такое положение можно видеть при лесоустройстве, когда оказывается достаточным вместо двух видов стволовых берез ориентироваться на „березу”, использовать термины светлохвойные и темнохвойные, широколистственные и твердолистственные, широколистственные и мелколистственные лесообразователи. Более дифференцированный подход, диктуемый интенсификацией лесохозяйственного производства, неизбежно требует учета межвидовых отличий, выяснения экологической видоспецифичности в сфере устойчивости к неблагоприятным факторам среды.

Уместно напомнить об общеизвестных шкалах сравнительной теневыносливости, засухоустойчивости, зимостойкости, газоустойчивости, в которых один из видов оценивался баллом „I”, остальные получили соответствующую количественную оценку. В радиоэкологии та же процедура приводит к использованию показателя летальной дозы облучения – ЛД 50, ЛД 100. Сравнение различных по систематическому положению, экологогеографическому происхождению и биоморфе видов по уровню устойчивости к промышленным загрязнителям служит основой составления ассортиментов, пригодных для озеленения территорий и окрестностей заводов. Соответствующие списки видов древесных растений составлены многими отечественными и зарубежными дендроэкологами. Но познание структурно-функциональных предпосылок и механизмов устойчивости нуждается в сужении и уточнении основы сравнения. Это обеспечивается сравнением

видов, принадлежащих к одному флороценотическому комплексу (липа сердцелистная и клен платановидный из неморального, ель сибирская и пихта сибирская из boreального комплекса) или близких в систематическом отношении (береза бородавчатая и береза пушистая, ильм горный и вяз гладкий, ольха черная и ольха серая).

Н.И. Вавилов (1965, с. 233–239) подчеркивает факт сходства „в процессе формообразования в пределах видов” и даже родов и целых семейств; отмечается, что детальное изучение состава растительных видов на основе закона гомологических рядов обеспечило выявление огромного многообразия форм, причем „самые особенности видов, их специфические качества („видовой радикал“) становились яснее”. Следовательно, при вскрытии внутривидовой изменчивости не исчезает, а, напротив, сохраняется комплекс общих признаков, создающих тип или видовой радикал. Основываясь на существовании как общих, так и специфических признаков, учитывая их при изучении экологических особенностей лесообразователей, мы получаем возможность познания адаптациогенеза древесных растений.

Преадаптивность полнее уясняется с использованием понятия об инадаптивности, когда явно недостаточен запас устойчивости или модификационной приспособляемости. Инадаптивность хорошо видна в межвидовых различиях, связанных со строением и длительностью жизни листьев, ветвлением побегов, количеством почек возобновления. Преадаптивными оказываются виды с симподиальным ветвлением, ежегодным листопадом, ксероморфизмом, высоким обилием спящих почек, сильной пнево-порослевой и корнеотпрысковой способностью. Именно эти моменты оказались подходящими для соответствующих прогностических оценок и позволили дать прогноз повышенной газоустойчивости листопадных по сравнению с вечнозелеными хвойными, более ксероморфной ели сибирской и березы бородавчатой по сравнению с пихтой сибирской и березой пушистой, хвоепадной лиственнице сибирской по сравнению с вечнозеленой сосной обыкновенной, корнеотпрысковой и пнево-порослевой ольхой серой по сравнению с ольхой черной, обладающей меньшим регенерационным потенциалом при деформации крон.

В данном разделе анализируется распространение лесообразователей по основным климаэкотопам Южного Урала аналогично их распространению по типам лесорастительных условий, что нами было сделано для Уфимского плато (подзона смешанных широколиственно-хвойных лесов) и Ильменского заповедника (подзона предлесостепенных березово-сосновых лесов) (Кулагин, 1980). Эти данные, уточняющие экотопическую локализацию сравниваемых видов, необходимы для прогнозирования флористического содержания лесных сукцессий, идущих на Южном Урале при участии различных лесоразрушительных факторов (рубки, пожары, промышленное загрязнение).

Крупные просчеты в планировании лесовосстановительных работ на индустриальных пустошах возникают тогда, когда игнорируются границы лесорастительных районов, подзон и зон и границы географических ареалов, которые у многих лесообразующих видов сосредоточены именно на Южном Урале. Не только при территориальных перебросках посадочного материала, но и в рубках ухода за составом древостоя на промыш-

ленных отвалах необходимо базироваться на межвидовых экологических различиях.

Для прогнозирования уровня газоаккумулирующей функции санитарно-защитных древесно-кустарниковых насаждений необходимо знать межвидовые различия в накоплении серы в листьях различных видов и вымывания ее атмосферными осадками из листьев в течение вегетации. Сезонная динамика газонакопления листьями разных по систематическому положению видов деревьев и кустарников, взятых из числа местных лесообразователей и интродуцентов, призвана обеспечить прогнозирование их пригодности для промышленного фитофилтра при условии высокой и надежной газоустойчивости. Сравнение систематически близких видов и в этом плане оказывается полезным для прогнозирования состава и структуры лесополос газоаккумулирующего назначения.

По мере дальнейшего промышленного освоения разнообразных природных ресурсов Южного Урала его горные леса неизбежно приобретают многофункциональное значение, особенно в связи с проблемой водообеспечения и оздоровления районов сосредоточения горно-рудных и металлургических предприятий. Экология лесообразующих видов стала одной из научных основ горного лесоводства, совершенствование которого следует рассматривать как гарантию экологически сбалансированной и эффективной лесохозяйственной деятельности. В данном разделе представлены обобщенные результаты экспедиционных исследований автора в 1956–1983 гг. на территории Башкирской АССР и Челябинской обл., одной из целей которых было выяснение климатической обусловленности видового состава лесов Южного Урала и определение экологических ареалов (экоареалов) лесообразователей. При этом мы стремились раскрыть закономерности распределения видов как по лесотипологическому спектру (Кулагин, 1980), так и в более широком зонально-географическом плане, используя понятия о климаэкотопах.

Необходимо подчеркнуть, что на сравнительно небольшой территории Южного Урала со значительным разнообразием орографических, климатических и почвенно-грунтовых условий, сосредоточением границ географических ареалов видов из резко различных флороценотических комплексов практическое игнорирование видоспецифики лесных деревьев и кустарников для лесного хозяйства опасно. Оно выражается в экологически несостоятельных перебросках семян и посадочного материала из одних районов в другие с иным климатом, чему способствуют возросшие транспортные возможности механизированных лесных хозяйств.

Строгое соблюдение всех требований современного лесоводства должно быть совмещено с четким дендроэкологическим районированием Южного Урала. Существующие и разрабатываемые схемы лесорастительного и лесохозяйственного районирования Южного Урала должны быть подкреплены дендроэкологической аргументацией. Это, в частности, означает учет приспособительных возможностей растений и, следовательно, запретов на использование в тех или иных районах. Особое внимание надлежит уделить реконструкции низкопродуктивных порослевых древостояев с использованием хвойных и более ценных лиственных пород семенного происхождения. Приживаемость лесных культур, продуктивность, долговечность и возобновляемость создаваемых насаждений не мо-

гут быть обеспечены при игнорировании экотипической и видовой принадлежности лесообразователей. Последнее наблюдается при приравнивании в экологическом отношении березы бородавчатой и березы пушистой, клена платановидного, липы сердцелистной и ильма горного, ели сибирской и пихты сибирской. Мы должны практически реализовать тезис Г.Ф. Морозова (1928) о том, что лес — явление географическое. Это возможно, если эколого-географическая обусловленность леса будет учитываться не только в зональном разрезе обширных равнинных пространств, но и в тех территориально ограниченных горных районах, где длительная и многообразная хозяйственная деятельность сильно изменила природную мозаику лесов. Южный Урал в этом отношении претерпел значительные преобразования, ход естественного лесовозобновительного процесса нарушен.

Под климакотопом целесообразно понимать совокупность всех тех факторов атмосферного воздуха, которые оказываются экологически значимыми и определяют условия существования для растительных видов и формируемых ими сообществ. На Южном Урале наиболее существенны для лесообразующих видов гидротермические условия. Но в объяснениях явлений вертикальной поясности необходимо учитывать более широкий комплекс климатических факторов, порождающих многие особенности почвенной и фитоценотической среды. Выделение и систематизация климакотопов Южного Урала ведет к дальнейшему изучению экотопов лесообразующих видов. На примере лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), исследованной Г.Ф. Свищуном (1970), можно видеть возникновение двух высотных экотипов и особой выемчато-щечкой формой, тяготеющей к предгорной юго-восточной Зауральской части Башкирии. Характерными чертами высокогорного (выше 800 м над уровнем моря) экотипа являются непропорционально быстрый рост стволов по диаметру по сравнению с увеличением их высоты, более короткие шишки шаровидной и шарояйцевидной форм с широкими семенными чешуями и медленный рост в культуре в лесостепи Башкирского Предуралья. Другой экотип лиственницы сформировался в предгорьях и нижних поясах гор с более благоприятными лесорастительными условиями и приобрел такие признаки, как высокий и полнодревесный ствол, удлиненную форму шишек и семенных чешуй, повышенную отзывчивость роста на оптимизацию почвенно-климатических факторов среды. Из этих фактов следует, что дифференцированный подход к лесообразователям Южного Урала диктуется не только требованиями дендроэкологического районирования, но экотипической неоднородностью популяций на уровне существенных лесоводственных свойств,

Мы считаем, что систематизация климакотопов и определение экологических ареалов позволит проанализировать вопрос об экстремальных факторах в физико-географическом плане при выяснении причинной обусловленности пределов распространения растительных видов, а также полнее уяснить явления интразональности и азональности и роль естественноисторических и антропогенных факторов в современной динамике растительного покрова Урала.

Вопрос об экологических ареалах лесообразователей в отечественной литературе получил разработку не только на лесотипологической основе, но

и в более широком плане – с привлечением зонально-географических данных. Наша (1980) трактовка экологических ареалов не базе обобщенной схемы типов лесорастительных условий, где главное связано с мезорельефом и почвогрунтами, допускает расширение классификационной основы лесорастительных условий. В предлагаемой нами схеме (рис. 1) использованы те же принципы: распределение климаэктопов в ряды согласно градиенту изменения условий существования растений в пессимальном направлении и их объединение в единую схему с помощью центрально-связующего звена; в качестве такового взят оптимальный вариант с соответственно максимальным числом произрастающих растительных видов.

Б.П. Колесников (1961) отмечает, что нормальные широтно-зональные границы горными хребтами Южного Урала резко переводятся в границы высотно-поясные, разделяющие соответствующие аналогичные по типу ландшафты с изменением направления почти на меридиальное и сдвигов на юг почти на 200 км. П.Л. Горчаковский (1975) указывает, что зональные подразделения равнин, как только они вступают в горную часть Урала, в виде их аналогов, смещаются на юг, причем смещение тем сильнее, чем выше горы в связи с уменьшением количества тепла и возрастанием количества атмосферных осадков. Следовательно, на Южном Урале климаэктопы проявляются в флористическом своеобразии растительности при ее подзональном расчленении. Меньшие по объему подразделения (провинции, округа) отражают на себе в большей мере влияние орографических и гидрологических особенностей. Исходя из обобщенных материалов геоботанического (Колесников, 1961) и ботанико-географического районирования и учитывая результаты физико-географического (Кадильников и др., 1964), геоботанического (Жудова, 1966), лесорастительного (Рябчинский, 1969) районирования, а также данные Х.Я. Тахаева (1959), А.А. Цветаева (1960), Г.В. Попова (1980), мы сочли целесообразным выделить восемь климаэктопов и использовать для обозначения признаки, характеризующие соответствующие им подзональные подразделения растительности.

Прежде всего следует отметить подзону смешанных широколиственно-хвойных лесов, локализованную по низкогорному Уфимскому плато и северной части западных предгорий Южного Урала. Умеренно теплый и повышенно влажный климат благоприятствует произрастанию большинства видов деревьев и кустарников, участвующих в сложении лесов Урала. При среднегодовой температуре воздуха около 1° и безморозном периоде около 100 дней количество осадков достигает 600 мм. Контактируя и нередко вклиниваясь в эти многовидовые леса, сложенные из неморального, теплолюбивого и мезофитного и бореального – более холодостойкого и менее засухоустойчивого флороценотических комплексов, далее, в глубь Южного Урала, простирается южнотаежная подзона. Она тяготеет к системе наиболее высоких хребтов и горных узлов. Среднегодовая температура воздуха, продолжительность безморозного периода и количество осадков здесь несколько ниже и составляют соответственно: 0,7°, 90 дней и 500 мм.

В бореально-лесную зону, наряду с южнотаежными и подгольцовыми лесами следует включить и горную тунду, поскольку в ней чаще всего проходит верхняя граница леса, обусловленная прежде всего не климатическими, а эдафическими факторами. П.Л. Горчаковский отмечает, что "настоящие горные тундры на Южном Урале занимают небольшую площадь, встречаясь

лишь на наиболее крупных горах (Ямантау, Иремель)”, и что более распространены” тундроподобные растительные группировки с господством таежных кустарников” (1975, с. 35) и с участием ряда типично таежных травянистых растений. Наличие ряда высоких, более 100 м, горных хребтов с неизбежным задержанием ими значительного количества атмосферных осадков привело, с одной стороны, к возникновению двух четко выраженных климаэкотопов, соответствующих подгольцовому, преимущественно темнохвойным лесам и горной тундре, а с другой – к формированию на восточном макросклоне обширной подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов, переходящей в южной части восточных предгорий Южного Урала в подзону горной березово-лиственнично-сосновой лесостепи. Следует отметить, что существование этих двух подзон обусловлено не только boreальным эффектом дождевой тени, но и усилением термоконтрастности климата при широком распространении подстилающих горных пород с повышенным содержанием магния, а также близостью западносибирских и казахстанских степных пространств.

Необходимо дать пояснение климаэкотопу подгольцевых лесов. Они занимают вполне определенный высотный пояс, который отличается явным сдвигом климата в сторону таежного, значительной аккумуляцией атмосферных осадков и в связи с этим сосредоточением многих рек, а ”растительность... можно рассматривать как высотный аналог растительности южно- и отчасти среднетаежной подзон на Среднем Урале” (Колесников, 1961; с. 115). Это – важный момент, поскольку горная тундра в рамках предлагаемой нами схемы климаэкотопов, следовательно, предстает как закономерное звено, завершающее ряд психогигиетрофитизации. Климат погольцевых лесов и горных тундр прохладный (среднегодовая температура воздуха составляет – 2–3°), повышенно увлажненный (700 мм и более) при 2–2,5-месячном вегетационном периоде.

Климат предлесостепных лесов по сравнению с климатом горной лесостепи, переходящей в равнинное Зауралье, более влажный (400–500 мм осадков против 300–350 мм) и прохладный (0,9° против 1,8° среднегодовой температуры воздуха) при несколько укороченном (84 дня против 115 дней) безморозном периоде. На западном макросклоне, точнее по увалисто-холмистой полосе с широким распространением карбонатных осадочных пород и глинистых сланцев, представлены подзона широколиственных лесов и южнее ее подзона горной дубовой лесостепи, контактирующей со степями юго-западного Предуралья. Вполне закономерны и климатические различия между ними: 500 мм осадков против 300–400 мм при примерно равной среднегодовой температуре воздуха (2,2°–2,3°) и длительности безморозного периода (111–118 дней); формированию лесостепного ландшафта способствует более выраженная засушливость климата.

Мы считаем возможным выделить три ряда климаэкотопов. Это – ряд психогигиетрофитизации (ПГ: 0–3), включающий в себя три высотных пояса центральной, наиболее возвышенной части Южного Урала, а именно: южную тайгу (1-ЮТ), подгольцевые леса (2-ПЛ) и горную тунду (3-ГТ). В этом ряду нарастает влажность воздуха и почв с одновременным сокращением тепла. Затем ряд ксеротермотрофитизации (КТ: 0–5), характеризующийся определенным нарастанием сухости и тепла и содержащий в себе низкогорные широколиственные леса (4-ШЛ) и лесостепь по западным и юго-запад-

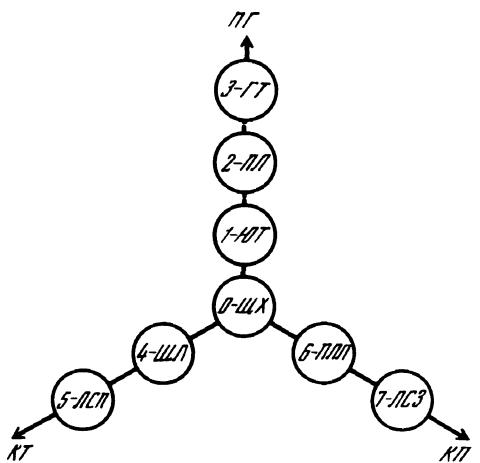


Рис. 1. Обобщенная схема климактотопов Южного Урала

Пояснение буквенно-цифровой индексации в тексте

ным предгорьям на стыке с равнинным Предуральем (5-ЛСП). Третий ряд (КП: 0–7), включая в себя восточный макросклон Южного Урала и его юго-восточные предгорья, переходящие в Зауралье, с соответствующими им предлесостепными сосново-березовыми лесами (6-ПЛЛ) и горной березово-лиственнично-сосновой лесостепью (7-ЛСЗ), демонстрирует нарастание сухости при одновременном возрастании континентальности и дефицита тепла; поэтому он квалифицирован как ряд ксеропсихротрофитизации. В качестве центрального связующего (см. рис. 1) звена (цифровой индекс "0") нами взята подзона смешанных широколиственно-хвойных лесов (О-ШХ), представленная низкогорными лесами Уфимского плато.

В предлагаемой схеме климактотопов Южного Урала Уфимское плато использовано потому, что оно входит по характеру лесорастительных условий в пределы уральской горной страны (Горчаковский, 1975). Отметим, что Уфимское плато содержит в себе большинство лесообразующих видов Урала (Кулагин, 1980). Последнее отвечает критерию максимума видового разнообразия благодаря оптимуму лесорастительных условий, что и позволяет выполнять функции центрального звена данной трехлучевой схемы. На ее основе четко определяется граница и конфигурация экоареалов лесообразующих видов, если понимать под ними совокупность типов местообитаний, взятых в данном случае в объеме климактотопов.

На рис. 2 приведены экоареалы хвойных пород, свидетельствующие о значительных различиях в их адаптивных возможностях. Прежде всего следует заметить, что все виды (исключение – можжевельник казацкий), обладающие игловидными листвами (хвоей), выходят на верхнюю границу леса, заходя при этом в горную тунду. Далее необходимо подчеркнуть ярко выраженную эвритопность сосны обыкновенной, способной произрасти во всех климактотопах. Близка к ней лиственница; ее отсутствие в низкогорных широколиственных лесах западных предгорий обусловлено сильным конкурентным давлением со стороны широколиственных видов деревьев и кустарников. Определенным доказательством правильности этого объяснения служит строгая локализация лиственничников на мерзлотных крутосклонах Уфимского плато, где резко неблагоприятные термические, почвенно-грунтовые условия оградили лиственницу не только от липы сердцелистной, клена платановидного, ильма горного, дуба летнего, лещины обыкновенной, но и от пихты сибирской (Кулагин, 1980). Экотопичес-

ки и территориально резко разграничены два вида можжевельника, причем можжевельник сибирский демонстрирует горно-таежную, а казацкий — горно-степную экологию. Ель и пихта в своем распространении по климаэкотопам Южного Урала близки, но с учетом их роста и доминирования в древостоях следует указать на более высокую холдоустойчивость, зимостойкость и засухоустойчивость ели по сравнению с пихтой.

Экологически и территориально более компактной является группа широколиственных видов (рис.3). Будучи неморальными, они проявляют ярко выраженное теплолюбие и то же время определенную засухоустойчивость. Лишь липа сердцелистная и клен платановидный заходят в южно-таежную подзону, причем только липа оказывается способной выступать в роли доминанта или содоминанта в прохладных и влажных хвойных лесах; липняки встречаются и в подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов. В пределах подзоны широколиственно-хвойных лесов липа распространена шире, чем остальные (дуб, клен, ильм, лещина) широколиственные виды, тяготеющие к наиболее теплым местообитаниям (Кулагин, 1980).

Значительную эвритопность проявляют осина, березы бородавчатая и пушистая (рис. 4). Отмечается выход березы пушистой в горную тундру, присутствие осины в подгольцевых лесах и широкое распространение березы бородавчатой в южнотаежных и предлесостепных лесах. В горной лесостепи доминирует береза бородавчатая, а осина и береза пушистая произрастают лишь в местообитаниях с бесперебойным почвенным водоснабжением. Отметим, что охарактеризованные два вида березы в лесоводственном отношении нельзя отождествлять, поскольку береза бородавчатая характеризуется лесостепной экологией, а береза пушистая — горно-таежной.

Экоареалы кустарников представлены на рис. 5. Можно видеть более широкое распространение вишни кустарниковой по сравнению с лещиной обыкновенной и резкую обособленность жимолости алтайской (*Lonicera altaica* Pall. ex DC.) от жимолости татарской при широкой эвритопности жимолости обыкновенной (*L. xylosteum* L.).

Размеры и конфигурация экоареалов рассмотренных лесообразователей дают интегральную оценку зонально-географическим факторам и в то же время крупным планом выделяют роль биотических факторов. На примере дуба летнего и лиственницы сибирской можно видеть значение конкурентного давления со стороны других лесообразующих видов. Нам (1980) удалось показать, что ни один из факторов — климат, почва или фитоценотическая среда сосново-березового леса — в отдельности не может остановить движение дуба летнего через Южный Урал. В определении восточной границы дуба мы должны учитывать комплексность внешних влияний: ухудшение почв из-за их маломощности и щебенистости ведет к ослаблению роста, затенение древесным пологом — к снижению уровня зимостойкости, а климат через зимние морозы губит угнетенные и ослабленные деревья. И, напротив, глубокие свежие почвы и полная инсоляция способны оградить дуб от вымерзания.

Следовательно, в расшифровке кризисных ситуаций для лесных древесных растений необходимо располагать закономерностями их приспособления к экстремальным условиям среды и обязательно учитывать границы климаэкотопов. На примере лиственницы сибирской можно видеть решаю-

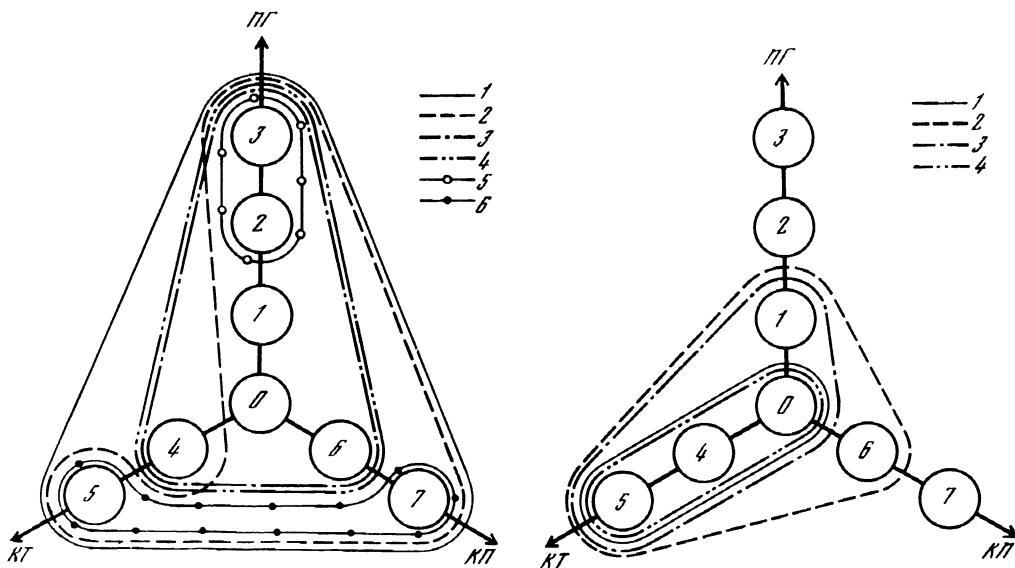


Рис. 2. Экоареалы хвойных пород

1 – сосна обыкновенная; 2 – лиственница сибирская; 3 – ель сибирская; 4 – пихта сибирская; 5 – можжевельник сибирский; 6 – можжевельник казацкий

Рис. 3. Экоареалы широколиственных пород

1 – дуб летний; 2 – липа сердцелистная; 3 – клен платановидный; 4 – ильм горный

щую роль конкурентного давления при высокой приспособленности этого вида ко всем наблюдаемым в пределах Южного Урала вариациям климата. В подзоне смешанных широколиствственно-хвойных лесов с оптимальным гидротермическим режимом лиственница оказалась полностью вытесненной из всех местообитаний широколиственными и темнохвойными лесообразователями. И лишь многолетняя почвенная мерзлота оградила ее от неморальных видов; сейчас мы можем видеть последние этапы вытеснения лиственницы елью и из этих холодных местообитаний. Но на Уфимском плато успешно произрастают 60–80-летние лиственничные культуры как на возвышенных плато, так и по склоновым местоположениям. Современный опыт лесных культур в Башкирской АССР и Челябинской обл. подтверждает вывод о способности лиственницы формировать высокопродуктивные древостои не только в лесных, но и в лесостепных условиях.

Древесно-кустарниковые насаждения, сблокированные с промышленным предприятием и призванные задержать и обезвредить его токсичные выбросы, целесообразно квалифицировать как промышленный фитофильтр. Его необходимость вызвана значительными технолого-экономическими трудностями при абсолютно полной ликвидации дымовых отходов, а также реальностью слабой утечки или интенсивного выброса токсикантов в атмосферу при аварийных ситуациях. Располагая количественной характеристикой промышленного фитофильтра, мы сможем наладить экологически корректные взаимоотношения между промышленностью и лесной растительностью в интересах здоровья человека, определять и контролировать уровень предельно допустимого выброса промышленных токсикантов.

В данном разделе обсуждается вопрос о накоплении серы в листьях и ее

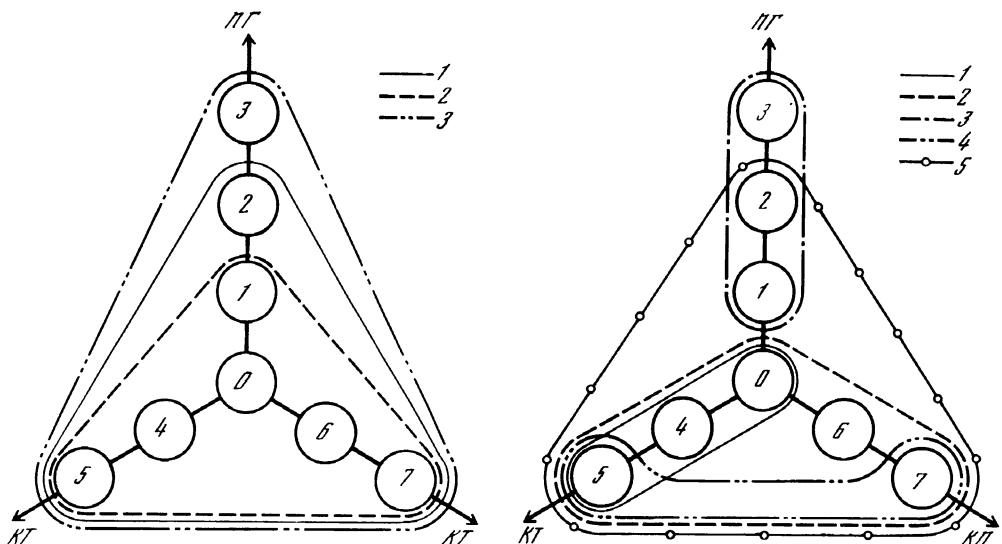


Рис. 4. Экоареалы мелколиственных пород

1 – осина; 2 – береза бородавчатая; 3 – береза пушистая

Рис. 5. Экоареалы кустарников

1 – лещина обыкновенная; 2 – вишня кустарниковая; 3 – жимолость алтайская;  
4 – жимолость татарская; 5 – жимолость обыкновенная

вымывании водой при произрастании различных по биоморфе и экологогеографическому происхождению видов древесных растений на территории Светлогорского завода синтетического волокна (Белоруссия), где загазованность воздуха обусловлена смесью двуокиси серы, сероводорода и сероуглерода. Все необходимые сведения по этому интересному экологическому полигону даны Е.А. Сидоровичем и Н.В. Гетко (1979); следует отметить, что почвенно-климатические условия благоприятны для роста всех изученных видов как местных лесообразователей (липа сердцелистная, клен платановидный), так и интродуцентов из Европы (конский каштан обыкновенный – *Aesculus hippocastanum* L., сирень обыкновенная, чубушник венечный – *Philadelphus coronarius* L., бирючина обыкновенная – *Ligustrum vulgare* L.), Азии [тополь китайский – *Populus simonii* Carr., лох узколистный – *Elaeagnus angustifolia* L., жимолость татарская, дерен белый – *Swida alba* (L.) Opiz] и Северной Америки [тополь канадский – *P. deltoides* Marsh., пузыреплодник калинолистный – *Phytocarpus opulifolius* (L.) Maxim].

Содержание серы в листьях определялось по методу А.А. Поповцевой (1974) с использованием для перевода серосодержащих соединений в состояние сульфат-иона методики Р.Х. Айдиняна и др. (1968). Количество поглощенной листьями из воздуха серы определялось по разнице в ее содержании в загазованном и чистом воздухе, а вымытой водой серы – по разнице между общим ее содержанием и оставшимся после погружения листьев в воду на 30 мин.

Вопрос о десорбции серы, поступившей в листья из загазованного воздуха, заслуживает специального рассмотрения не только потому, что вымы-

Таблица 11

Содержание серы в листьях различных видов деревьев  
и кустарников вне задымления, 1977 г. (в г/кг сухого вещества)

Вид	Май	Июль	Сентябрь
Липа сердцелистная	0,96 ± 0,08	2,24 ± 0,24	2,56 ± 0,19
Клен платановидный	0,96 ± 0,16	1,60 ± 0,04	3,20 ± 0,11
Конский каштан обыкновенный	2,56 ± 0,29	2,88 ± 0,14	3,52 ± 0,16
Тополь китайский	1,96 ± 0,04	3,20 ± 0,05	3,52 ± 0,07
Тополь канадский	2,84 ± 0,12	3,80 ± 0,09	3,60 ± 0,25
Лох узколистный	2,88 ± 0,19	3,20 ± 0,12	3,84 ± 0,13
Сирень обыкновенная	1,28 ± 0,05	1,92 ± 0,05	2,92 ± 0,08
Чубушник венечный	0,96 ± 0,12	3,20 ± 0,05	3,52 ± 0,08
Бирючина обыкновенная	1,52 ± 0,12	3,20 ± 0,11	2,24 ± 0,05
Жимолость татарская	0,64 ± 0,04	1,60 ± 0,06	2,16 ± 0,08
Дерен белый	3,84 ± 0,11	5,12 ± 0,14	5,66 ± 0,35
Пузыреплодник калинолистный	0,64 ± 0,04	0,95 ± 0,08	0,99 ± 0,08

вание серы атмосферными осадками или искусственным дождеванием значительно повышает общее газопоглощение растений (Илькун, 1978); это означает также и существование двух экологически разных путей ее поступления в почву: с опадом листьев и с осадками, стекающими по поверхности растений. Допустимо предположить, что биогеохимические преобразования серы при осеннем листопаде с последующим зимним промораживанием существенно иные, чем при летних дождях с активной жизнедеятельностью почвенных микроорганизмов. Установлено, что трехкратное кратковременное погружение листьев в дистиллированную воду сразу после мечения  $^{35}\text{S}$  снижало радиоактивность на 78%, после 2 сут. — на 41%, после 13 сут. — на 36% (Godzik, 1976), что насыщение дождевых вод серой под пологом сосняка меньше, чем широколиственного леса, что облистенные кроны дают наиболее концентрированные осадки, а осенью из листьев вымывается сера больше, чем летом, что тающий на кронах и стволах снег вымывает серу из коры (Паулюкевичус, 1972).

В табл. 11 приведены данные, характеризующие сезонную динамику содержания серы в листьях, сформировавшихся в чистом воздухе; минимальное содержание отмечено у молодых (май), среднее — у зрелых (июль) и максимальное — у старых (сентябрь) листьев. Это означает, что листья всех изученных видов в ходе вегетации насыщаются серой как биогенным элементом за счет почвенного минерального питания. Нет резких спадов (исключение — бирючина обыкновенная перед листопадом) в содержании серы, которые можно было бы отнести на счет колебаний сероудерживающей способности листьев. Наблюдаемые межвидовые различия как по уровню содержания серы, так и по особенностям его сезонной динамики свидетельствуют о существовании значительного варьирования сте-

Таблица 12

Содержание серы, накопившейся за счет поглощения из воздуха, в листьях различных видов деревьев и кустарников, 1977 г. (в г/кг сухого вещества)

Вид	Май	Июль	Сентябрь
Липа сердцелистная	5,76 ± 0,21	5,76 ± 0,24	3,20 ± 0,09
Клен платановидный	7,04 ± 0,38	4,48 ± 0,26	2,56 ± 0,09
Конский каштан обыкновенный	4,90 ± 0,31	5,58 ± 0,19	2,88 ± 0,10
Тополь китайский	3,52 ± 0,20	7,36 ± 0,28	2,88 ± 0,07
Тополь канадский	4,46 ± 0,19	7,36 ± 0,18	3,20 ± 0,04
Лох узколистный	8,24 ± 0,44	7,80 ± 0,28	4,16 ± 0,14
Сирень обыкновенная	5,03 ± 0,10	4,16 ± 0,11	4,16 ± 0,13
Чубушник венечный	3,52 ± 0,18	4,48 ± 0,17	3,92 ± 0,30
Бирючина обыкновенная	4,48 ± 0,06	11,12 ± 0,33	5,25 ± 0,15
Жимолость татарская	6,40 ± 0,49	7,36 ± 0,08	3,52 ± 0,16
Дерен белый	5,54 ± 0,42	10,56 ± 0,41	5,12 ± 0,22
Пузыреплодник калинолистный	3,90 ± 0,17	6,07 ± 0,14	1,92 ± 0,03

пени тиофильности у древесных растений. Наиболее контрастны в этом отношении дерен белый и пузыреплодник калинолистный.

Иное положение с серой, поглощенной листьями из воздуха (табл. 12). Содержание серы максимально у молодых листьев четырех видов (липа, клен, лох, сирень) в мае и у восьми видов в июле, минимально у большинства видов осенью. Это означает, что газонакопление находится под контролем факторов, определяющих вынос серы из листьев: вышелачивающие атмосферные осадки или транспорт метаболитов в другие органы растений. Оба пути бесспорны (Тарабрин, 1974; Илькун, 1978).

Ознакомимся с экспериментальным вымыванием серы из листьев в разные сроки вегетации (табл. 13). Заслуживает внимания факт минимального вымывания серы из молодых (май) листьев (исключение — лох узколистный) и максимального — осенью (исключение тополь китайский, у которого максимум смешен на июль). Это означает, что по мере старения листьев их сероудерживающая способность снижается. Следует отметить, что максимум выноса серы водой совмещается с ее минимальным содержанием в предлистопадное время, тогда как минимум приурочен к молодым (май) листьям, отличающихся высоким или умеренным содержанием серы, поглощенной из воздуха. Следовательно, не уровень концентрации поглощенной из воздуха серы определяет величину ее вымывания водой, а состояние листьев в связи с их календарным возрастом и угнетающим влиянием загазованного воздуха. В этой связи уместно привести наши анализы (сентябрь 1978 г.) хвои кедрового стланника на сольфатарных полях вулканов Баранского и Менделеева островов Итуруп и Кунашир Сахалинской обл. Отмечено уменьшение прироста побегов и сокращение продолжительности жизни хвои до 2 лет, что можно объяснить угнетающим влия-

Таблица 13

Количество вымытой водой серы, поглощенной из воздуха,  
у листьев различных видов деревьев и кустарников  
в разные сроки вегетации, 1977 г. (в % от ее общего содержания)

Вид	Май	Июль	Сентябрь
Липа сердцелистная	20,3	22,2	28,4
Клен платановидный	10,5	14,3	21,1
Конский каштан обыкно- венный	9,6	12,9	17,0
Тополь китайский	22,1	39,1	37,2
Тополь канадский	12,1	17,4	25,3
Лох узколистный	12,1	9,7	17,6
Сирень обыкновенная	20,1	30,8	34,4
Чубушник венечный	10,5	14,3	28,8
Бирючина обыкновенная	13,8	23,0	28,9
Жимолость татарская	15,2	21,7	23,0
Дерен белый	9,2	9,1	15,6
Пузыреплодник калино- листный	11,0	42,1	35,4

Таблица 14

Содержание серы, накопившейся за счет поглощения  
из воздуха, в листьях и стеблях побегов различных видов  
древесных растений, 1978 г. (в г/кг сухого вещества)

	Часть побега	Лох узколистный	Сирень обыкновенная	Бирючина обыкновенная
Май	Лист	4,16 ± 0,3	4,16 ± 0,3	5,25 ± 0,4
	Стебель	0,83 ± 0,2	1,18 ± 0,2	1,71 ± 0,2
Июль	Лист	5,76 ± 0,4	5,47 ± 0,4	6,99 ± 0,3
	Стебель	2,16 ± 0,1	2,24 ± 0,3	1,81 ± 0,3
Сентябрь	Лист	8,24 ± 0,5	5,03 ± 0,5	4,48 ± 0,4
	Стебель	3,71 ± 0,3	1,10 ± 0,3	1,42 ± 0,3

нием сольфатарных паров со значительным содержанием сернистых соединений (Ворошилов и др., 1977). Вне сольфатар, т.е. в чистом воздухе, однолетняя хвоя содержит 0,20% (с колебанием от 0,19 до 0,22% серы в пересчете на сухое вещество), двухлетняя – 0,23% (0,22–0,24%). На сольфатарном поле о-ва Итуруп однолетняя хвоя содержала 0,13% серы (0,12–0,15%), двухлетняя – 0,23% (0,21–0,24%).

На сольфатарном поле о-ва Кунашир однолетняя хвоя содержала 0,24% серы (0,19–0,32%), а двухлетняя – 0,23% (0,18–0,30%).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что сернистые соединения, выбрасываемые из сольфатар, поглощаются хвоей кедрового стланика и

Таблица 15

**Соотношение максимальных и минимальных значений накопления (по данным табл. 12) серы в листьях (А) и вымывания (по данным табл. 13) ее водой (Б) у разных видов деревьев и кустарников**

Вид	А	Б
Липа сердцелистная	1,8	1,4
Клен платановидный	2,8	2,0
Конский каштан обыкновенный	1,9	1,7
Тополь китайский	2,5	1,7
Тополь канадский	2,3	2,1
Лох узколистный	1,9	1,8
Сирень обыкновенная	1,2	1,7
Чубушник венечный	1,1	2,7
Бирючина обыкновенная	2,4	2,1
Жимолость татарская	2,1	1,5
Дерен белый	2,1	1,7
Пузыреплодник калинолистный	3,1	3,8

оказывают на нее отрицательное влияние. Интересно отметить незначительное накопление серы в тканях хвои, что можно объяснить выщелачивающим действием обильных атмосферных осадков при сниженной сероудерживающей способности хвои вследствие неблагоприятных условий произрастания близ сольфатары.

Полученные нами данные показывают, что и в стеблях побегов происходит накопление серы (табл. 14), куда она проникает из листьев вместе с транспортом метаболитов (Илькун, 1978) и через чечевички (Lampadius, 1960). Значительно меньшее содержание серы в стеблях по сравнению с листьями следует поставить в связь с ограниченностью газообмена через чечевички и преимущественной локализацией серы в тканях листа. Следовательно, листья наиболее активно выполняют газоаккумулирующую функцию. В стеблях серы накапливается в два–шесть раз меньше, но следует учесть разницу в биомассе листьев и одревесневших и более тяжелых стеблей. Поэтому стебли должны рассматриваться как значительный компонент в накоплении серы. Можно допустить, что и из стеблей атмосферные осадки вымывают некоторую часть поглощенной серы. Этому предположению соответствует приуроченность максимального содержания серы у бирючины, и особенно у сирени к июлю (у лоха – к концу вегетации).

Данные табл. 12 и 13 говорят о том, что изученные виды заметно отличаются друг от друга как по степени накопления серы в листьях, так и по ее вымыванию из них водой. Эти два важных момента можно количественно оценить посредством вычисления соотношения соответствующих максимальных и минимальных значений. Показатель "максимум: минимум" (табл. 15) позволяет выделить виды с высоким темпом накопления серы, оценить у разных видов влияние старения листа и его сероудерживающую способность. Данные табл. 15 показывают, что пузыреплодник, клен,

тополь китайский и канадский, бирючина стоят по степени газонакопления значительно выше, чем чубушник, сирень, лох, конский каштан. Известно и то, что с увеличением возраста листа резче падает сероудерживающая способность у пузыреплодника, чубушкина, тополя канадского и бирючины и значительно слабее у липы, жимолости, дерена, сирени, конского каштана и тополя китайского.

Прогнозная оценка газопоглотительной функции несомненно должна базироваться на данных по биомассе облиственных побегов в их сезонной динамике. Если в основу расчета брать количество серы, накопившейся к концу вегетации, то его допустимо увеличить максимум на 50%, учитывая отток с метаболитами из листьев в ствол и корни и вымывание атмосферными осадками. При этом учет межвидовых различий обязателен, поскольку существуют древесные растения с различной лабильностью поглощенных сернистых соединений и сероудерживающей способностью.

Рассмотрение экологии древесных растений в сравнительном плане позволяет составить адекватное представление о реальных и потенциальных возможностях отдельных видов. Именно установление границ адаптивного потенциала дает факты, которые позволяют определить пределы использования отдельных видов древесных в условиях техногенеза, рассчитывать на успешное функционирование лесных насаждений как промышленного фитофильтра.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ленин В.И.* Что такое "друзья народа" и как они воюют против социал-демократов? – Полн. собр. соч., т.1, с. 125–346.
- Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 235 с.
- Айдинян Р.Х., Иванова М.С., Соловьев Т.Г.* Методы определения и извлечения различных форм серы в растениях. М.: Наука, 1968. 22 с.
- Александрова В.Д.* Изучение смен растительного покрова – В кн. Половая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964, с. 300–447.
- Антипов В.Г.* Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника, 1979. 216 с.
- Баранов В.И.* Березы Западной Монголии – Тр. Монг. комис. АН СССР, №14. 1934, №14. 46 с.
- Библь Р.* Цитологические основы экологии растений. М.: Иностр. лит., 1965. 463 с.
- Большаков В.Н.* Экологическое прогнозирование. М.: Знание, 1983. 64 с.
- Бочков Н.П.* Мутационный процесс у человека и прогнозирование его эффектов. – Природа, 1981, №2, с.32–39.
- Вавилов Н.И.* Проблемы происхождения географии, генетики, селекции растений, растениеводства и агрономии. – Избр. труды, М.; Л.: Наука, 1965. т. 5. 786 с.
- Васильченко И.Т.* Неотенические изменения у растений. М.; Л.: Наука, 1965. 85 с.
- Ворошилов В.П., Сидельников А.Н., Ворошилова Г.И., Манько Ю.И.* Влияние сольфатарной деятельности на растительность (на примере вулкана Менделеева). – В кн.: Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 74–94.
- Генкель П.А.* Физиология растений. М.: Просвещение, 1975. 335 с.
- Генкель П.А.* Физиология жаро- и засухоустойчивых растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Георгиевский А.Б.* Проблема преадаптации: (историко-критическое исследование). М.: Наука, 1974. 148 с.
- Гетко Н.В.* Газоустойчивость и газопоглотительная способность растений в условиях Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск: Белорус. ун-т им. В.И. Ленина, 1972, 24 с.
- Гиляров М.С.* Закономерности приспособления членистоногих на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.
- Голубинский И.Н.* Биология прорастания пыльцы. Киев: Наук. думка, 1974. 368 с.
- Горчаковский П.Л.* Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с.
- Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.
- Граздов Б.В.* Дендрология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 435 с.
- Гудершан Р.* Загрязнение воздушной среды. М.: Мир, 1979. 200 с.
- Двораковский М.С., Алтухов М.Д.* Сравнительная характеристика семенного возобновления мелколистной липы (*Tilia cordata* Mill.) в различных экологических условиях. – Вестн. МГУ. Сер. биол., 1963, № 5, с. 35–47.
- Дендроклиматические исследования в СССР: Тез докл. 3-й Всесоюз. конф. по дендроклиматологии. Архангельск, 1978. 183 с.
- Ермаков В.И.* Морфофизиологические адаптации основных видов березы на Севере – В кн.: Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск: КФАН СССР. 1975. с. 64–88.
- Ермаков В.И.* Функциональная роль извилистости главных осей берез Се-

- вера. — В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: КФАН СССР, 1981, с. 35–36.
- Ефимова М.А.** Морфоанатомические особенности строения почек древесных и кустарниковых пород и приспособление их к перенесению зимних условий — Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, 1953, т. 178, с. 99–100.
- Жудова П.П.** Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа: Башкнигоиздат, 1966. 124 с.
- Заблуда Г.В.** Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловск: Свердл. обл. гос. изд-во 1948. 148 с.
- Завадский К.М.** Вид и видеообразование Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Заикина И.Н.** К биологии цветения некоторых видов клена в Московской области. — Бюл. НТИ ВНИИЛМ, 1958, № 6, с. 32–37.
- Илькун Г.М.** Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1978. 245 с.
- Илькун Г.М.** Приспособляемость растений к загрязненной атмосфере. — В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: КФАН СССР, 1981, с. 47–48.
- Кадильников И.П., Кадильников Е.И., Курдяшов И.К. и др.** Физико-географическое районирование Башкирской АССР. — Учен. зап. Башк. ун-та. Сер. геогр., 1964, т. 16, № 1, 210 с.
- Кем Н.И.** К вопросу о повышении продуктивности липняков Башкирии. — В кн.: Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросы рационального их использования: (Тез. докл. и сообщ.). Уфа: БФАН СССР, 1974, с. 85–86.
- Кирсанов В.А.** Формирование и развитие кедровника зеленоношно-ягодничкового на Северном Урале. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1976, вып. 101, с. 104–113.
- Колесников Б.П.** О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 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 техногенных ландшафтов. — В кн.: Проблемы рекультивации земель в СССР. Новосибирск: Наука, 1974, с. 12–25.
- Кондратюк Е.Н., Тарабрин В.П., Бакланов В.И. и др.** Промышленная ботаника. Киев: Наук. думка, 1980. 260 с.
- Красинский Н.П.** Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений. — В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. Москва; Горький, 1950, с. 9–110.
- Крылов Г.В.** Природа лесов Западной Сибири и направление использования и улучшения лесных богатств: автореф. монографии. — Тр. по лесному хозяйству Западной Сибири, 1957, вып. 3, с. 91–146.
- Крылов Г.В.** Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 254 с.
- Кулагин Ю.З.** Дымоустойчивость древесных растений и проблема озеленения и лесовосстановления в промышленных районах Предуралья и Южного Урала: Автореф. дис...д-ра биол. наук. Л.: Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова, 1964. 32 с.
- Кулагин Ю.З.** Дымоустойчивость древесных растений как экологическая проблема. — В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск: УФАН СССР, 1966, с. 25–27.
- Кулагин Ю.З.** О критических периодах в онтогенезе растений. — Журн. общ. биологии, 1972, т. 33, № 6, с. 751–757.
- Кулагин Ю.З.** Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 124 с.
- Кулагин Ю.З.** Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. М.: Наука, 1980. 116 с.
- Кулагин Ю.З.** О некоторых закономерностях индустриальной дендроэкологии. — В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями: Тез. докл. первого сов.-амер.

- симпоз. по проекту 02.03–21. Таллин: АН ЭССР, 1982, с. 31–35.
- Куминова А.В.* К современному состоянию липового леса в Кузнецком Алатау. – Тр. Том. ун-та. Сер. биол., 1951, т. 116, с. 181–186.
- Лавренко Е.М.* Основные проблемы биогеоценологии и задача биогеоценологических исследований в СССР. – Журн. общ. биологии, 1971, т. 32, № 4, с. 395–408.
- Лайранд Н.И., Яценко-Хмелевский А.А., Васильева И.Р.* Некоторые особенности структурных реакций сосны обыкновенной на действие токсических атмосферных загрязнителей. – В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: КФАН СССР, 1981, с. 75–76.
- Лукьянец В.Б.* Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1979. 216 с.
- Любарский Е.Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с.
- Ляпунов А.А., Багриновская Г.П.* О методологических вопросах математической биологии. – В кн.: Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 5–18.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Малкина И.С., Ковалев А.Г.* Влияние света на растяжение клеток мезофилла клена остролистного. – Бюл. МОИП. Отд. биологии, 1974, т. 79 (5), с. 144–150.
- Мауринь А.М., Тардов Б.Н.* Биологическое прогнозирование. Рига: Мин-во высш. и сред. спец. образования ЛатвССР, 1975. 279 с.
- Медведев В.А., Тарабрин В.П.* Хемотолерантность высших растений и пути ее эволюции. – В кн.: Антропотолерантность наземных биоценозов и прикладная экология. Таллин: АН ЭССР, 1977, с. 143–146.
- Минин Д.Д.* Сбор и хранение семян древесных и кустарниковых пород. М.: Сельхозгиз, 1957. 103 с.
- Молукало И.С.* Две формы липы мелколистной. – Лесн. хоз-во, 1950, № 11, с. 74.
- Молчанов А.М.* Математические модели в экологии: Роль критических режимов. – В кн.: Математическое моде-
- лирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 133–141.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. М.: Л.: Госиздат, 1928. 368 с.
- 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.
- Мурахтанов Е.С.* Основы организации комплексного хозяйства в липняках Средней Волги. Л.: Изд-во ЛГУ, 1972. 302 с.
- Мушинская Н.И.* К экологии цветения клена остролистного в Башкирском Предуралье. – В кн.: Биологические основы и рациональное использование почвенных и растительных ресурсов Башкирии. Уфа: БФАН СССР, 1976, с. 56–57.
- Николаевский В.С.* Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. 280 с.
- Николаевский В.С.* Влияние промышленных газов на древесные растения и возможные пути адаптации их. – В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: КФАН СССР, 1981, с. 94–96.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Паулюкевичус Г.Б.* Гидрологические и геохимические свойства холмистых лесных ландшафтов. Вильнюс. 1972. 438 с.
- Плотников В.В., Семериков Л.Ф.* Популяционно-экологические аспекты тератологии древесных растений. – Докл. АН СССР, 1976, т. 227, № 2, с. 472–474.
- Попов Г.В.* Леса Башкирии (их прошлое настоящее и будущее). Уфа: Башк. кн. изд-во, 1980. 144 с.
- Попов М.Г.* Флора Средней Сибири. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 2. 918 с.
- Поповцева А.А.* Методы ускоренного анализа золы растений. Сыктывкар: Коми. кн. изд-во, 1974, с. 48–54.
- Прозина М.Н.* Биология цветения некоторых видов клена. – Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология, 1956, № 1, с. 39–46.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Рябчинский А.Е.* Лесохозяйственное районирование и наиболее актуальные вопросы использования и повышения про-

- изводительности лесов БАССР: Автoref. дис. ... канд. с-х. наук. Уфа: Воронеж. лесотехн. ин-т, 1969. 26 с.
- Рябчинский А.Е., Положенцев И.П.** Леса Башкирской АССР. – В кн.: Леса СССР. М.: Наука, 1966, т. 2, с. 424–453.
- Санников С.Н.** Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье. – В кн.: Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. – Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1976, вып. 101, с. 124–165.
- Свистун Г.Ф.** Изменчивость генеративных органов лиственницы Сукачева Южного Урала и связь ее с продуктивностью популяций. – Лесоведение, 1970, № 1, с. 24–30.
- Сергеев Л.И., Сергеева К.А., Мельников В.К.** Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа: БФАН СССР, 1961. 210 с.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк. 1962. 378 с.
- Сидорович Е.А., Гетко Н.В.** Устойчивость интродуцированных растений к газообразным соединениям серы в условиях Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1979. 72 с.
- 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.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В.** Методические указания к изучению типов леса. М.: Наука, 1961. 143 с.
- Тарабрин В.П.** Устойчивость древесных растений в условиях промышленного загрязнения среды: Автoref. дис. ... д-ра. биол. наук. Киев: Ин-т физиологии растений АН УССР, 1974. 54 с.
- Тарабрин В.П.** Адаптация растений в условиях индустриальной среды. – В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: КФАН СССР, 1981, с. 125–126.
- Таранков В.И., Голов В.И., Колмаков П.В.** и др. О техногенной динамике лесной растительности. – В кн.: Экология дуба монгольского в Приморье. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 67–79.
- Тарчевский В.В.** Влияние дымо-газовых выделений промышленных предприятий Урала на растительность. – В кн.: Растения и промышленная среда. Свердловск, 1964, с. 5–69.
- Тарчевский В.В.** О выделении новой отрасли ботанических знаний – промышленной ботаники. – В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск: УФАН СССР, 1970, с. 5–9.
- Тахаев Х.Я.** Природные условия и ресурсы Башкирской АССР. Уфа: Башкнигоиздат, 1959. 296 с.
- Тахтаджян А.Л.** Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 214 с.
- 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. 278 с.
- Ферсман А.Е.** Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. IV. 588 с.
- Фогль М., Бертиц С., Польстер Г.** Физиологические и биохимические исследования повреждений хвойных деревьев сернистым газом. – В кн.: Растительность и промышленные загрязнения. Свердловск, 1970, с. 10–15.
- Хлонов Ю.П., Реймерс Н.Ф.** Почвенный запас семян и роль некоторых позвоночных животных в возобновлении липового леса в Горной Шории. – Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1960, № 4, с. 126–129.
- Цветаев А.А.** Горы Иремель (Южный Урал). Уфа: Башк. ун-т, 1960. 82 с.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
- Чертов О.Г., Меньшикова Г.П.** Изменение лесных почв при загрязнении техногенной серой. – В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями: Тез. докл. первого сов.-амер. симпоз. по проекту 02.03–21. Таллин: АН ЭССР, 1982, с. 156–159.
- Шахов А.А.** Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 538 с.
- Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

- Шевякова Н.И.* Метаболизм серы в растениях. М.: Наука, 1979. 167 с.
- Шенон Р.* Имитационное моделирование систем – искусство и наука. М.: Мир, 1978. 418 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции: (Теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.
- Юркевич И.Д., Федорук П.Т.* Липы Западной Белоруссии. – Бюл. ГБС, 1971, вып. 79, с. 98–104.
- Яшин З.М., Ильичев Д.А.* Испытание орудий для обработки почвы под пологом леса в целях содействия естественному семенному возобновлению липы в лесах Башкирской АССР. – Тр. Башк. с.-х. ин-та. Уфа, 1956, т. 7, с. 338–343.
- Godzik S.* Pobieranie  $\text{SO}_2^{3^-}$  z powietrza: rozmiezczenie  $\text{S}^{3^-}$  u niektórych gatunkow drew. – Badania porownaucze. PAN Inst. Podst. inz. srodow. Pr. istud., 1976, N 16, s. 1–159.
- Lampadius F.* Vorbeugung gegen Rauchschäden in Wälder durch forstliche Maßnahmen dargestellt am Beispiel des Rauchschädengebietes St. Egidien am Füße des Erzgebirges. – Forst u. Holzwirt, 1960, Bd. 15, N 13, S. 1217–1424.
- Wagner W.H.* Notes on the floral biology of box-elder (*Acer negundo*). – Mich. Bot., 1975, vol. 14, N 2, p. 73–82.

## **ОГЛАВЛЕНИЕ**

<b>ВВЕДЕНИЕ . . . . .</b>	<b>3</b>
<b>ПРОГНОЗНАЯ ТРИАДА МЕТОДОВ В ДЕНДРОЭКОЛОГИИ . . . . .</b>	<b>5</b>
<b>АДАПТАЦИИ ПО ЗАЩИТЕ ОНТОГЕНЕЗА . . . . .</b>	<b>29</b>
<b>ВНЕОТБОРНАЯ ФОРМА ПРИСПОСОБЛЕНИЯ . . . . .</b>	<b>54</b>
<b>ОБ АДАПТИВНОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ . . . . .</b>	<b>80</b>
<b>СРАВНИТЕЛЬНАЯ ДЕНДРОЭКОЛОГИЯ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ФИТОФИЛЬТРА . . . . .</b>	<b>94</b>
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .</b>	<b>109</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА . . . . .</b>	<b>112</b>

**Юрий Захарович К у л а г и н**

**ИНДУСТРИАЛЬНАЯ**

**ДЕНДРОЭКОЛОГИЯ**

**И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ**

*Утверждено к печати*

*Институтом биологии*

*Башкирского филиала*

*Академии наук СССР*

**Редактор *B.X. Марусич***

**Художник *B.B. Фирсова***

**Художественный редактор *И.Ю. Нестерова***

**Технические редакторы**

***Г.А. Фетисова, О.В. Аредова***

**Корректор *T.I. Шеповалова***

**Набор выполнен в издательстве  
на наборно-печатавших автоматах**

**ИБ № 29348**

**Подписано к печати 24.06.85. Т – 14806**

**Формат 60 X 90 1/16. Бумага офсетная № 1**

**Гарнитура Пресс–Роман. Печать офсетная**

**Усл.печл. 7,5. Усл.кр.-отт. 7,7. Уч.-изд.л. 9,0**

**Тираж 1100 экз. Тип. зак. 434**

**Цена 1 р. 40 к.**

**Ордена Трудового Красного Знамени**

**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**