СРЕДНЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ

А. В. ГРОМАДИН, Д. Л. МАТЮХИН

ДЕНДРОЛОГИЯ

УЧЕБНИК

Рекомендовано
Федеральным государственным автономным учреждением
«Федеральный институт развития образования» (ФГАУ «ФИРО»)
в качестве учебника для использования в учебном процессе
образовательных учреждений, реализующих программы
среднего профессионального образования

Регистрационный номер рецензии № 832
от 26.12.2012 г. ФГАУ «ФИРО»

6-е издание, стереотипное

ACADEMIA

Москва
Издательский центр «Академия»
2013

УДК 630(075.32)
ББК 43я723
Г87

Рецензенты:
д-р биол. наук *А. С. Демидов* (директор Главного ботанического сада РАН);
С. А. Потапова (научный сотрудник Главного ботанического сада РАН);
Л. А. Ларионов (преподаватель Правдинского лесхоза-техникума)

Громадин А. В.
Г87 Дендрология : учебник для студ. образоват. учреждений сред. проф. образования / А. В. Громадин, Д. Л. Матюхин. — 6-е изд., стер. — М. : Издательский центр «Академия», 2013. — 368 с.
ISBN 978-5-7695-9906-4

В учебнике описаны жизненные формы древесных растений, понятия об ареалах, изложены основы экологии, фенологии, интродукции, акклиматизации растений, декоративной дендрологии. Приведены данные по методике и практике семенного и вегетативного размножения важнейших видов.

Учебник может быть использован при изучении общепрофессиональной дисциплины ОП.04. «Дендрология и лесоведение» в соответствии с ФГОС СПО для специальности 250110 «Лесное и лесопарковое хозяйство».

Для студентов образовательных учреждений среднего профессионального образования. Может быть полезен агрономам питомников и садоводам-любителям.

УДК 630(075.32)
ББК 43я723

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

© Громадин А. В., Матюхин Д. Л., 2006
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2010
© Издательский центр «Академия», 2010

ISBN 978-5-7695-9906-4

ПРЕДИСЛОВИЕ

Древесные растения образуют значительную часть растительного покрова Земли, накапливая огромную биомассу в лесах всех широт. Леса играют глобальную экологическую роль во влагообороте суши и все возрастающую экономическую роль в мировой экономике.

Специалистам многих отраслей народного хозяйства (лесное и лесопарковое хозяйство, озеленение населенных пунктов, ландшафтная архитектура, лесомелиорация агроландшафтов, лесопереработка, лесная химия) необходимо знание экологических и биологических особенностей древесных пород для выращивания долговечных лесов высокой экономической и экологической ценности, создания лесомелиоративных насаждений в целях борьбы с водной и ветровой эрозией почв, селекции новых сортов плодовых культур и т. п. Очень важно знание дендрологии специалистам по озеленению и ландшафтной архитектуре.

Учебник «Дендрология» написан в соответствии с одноименным курсом для среднего профессионального образования и учебной программой, учитывающей требования Государственного образовательного стандарта.

В книге изложены основы экологии, фенологии, учения о жизненных формах и биографии древесных растений, рассмотрено 236 видов и культиваров, относящихся к 72 родам и 31 семейству голосеменных и покрытосеменных растений.

Для лучшего усвоения материала книга хорошо иллюстрирована, в конце каждой главы даны контрольные вопросы. При изучении курса «Дендрология» рекомендуется проводить экскурсии в ботанические учреждения, изучать гербарии, наблюдать за растениями.

ВВЕДЕНИЕ

С незапамятных времен люди широко используют древесные растения, которые поставляют материал для устройства жилищ, различных сооружений, изготовления предметов домашнего обихода, дают съедобные плоды и семена, волокнистые материалы, смолы, краски, дубильные вещества и множество других продуктов.

В наше время использование древесных растений и продуктов переработки дерева не только не уменьшилось, но и во много раз возросло. В большинстве стран мира очень важными стали проблемы рационального использования существующих естественных лесов, разведения новых, обогащения их видового состава, повышения продуктивности лесов, выведения новых пород и форм древесных растений.

Очевидно, что без знания морфологических, систематических, биологических, экологических, лесоводственных и иных свойств хотя бы важнейших видов древесных и кустарниковых пород невозможно правильно использовать их, подбирать отдельные виды для введения их в культуру, создавать лесные насаждения в местностях, где леса никогда не было, озеленять населенные места и промышленные предприятия, создавать полезащитные, водоохранные и иные насаждения.

Знание особенностей древесных растений, отношения их к факторам внешней среды, реакции на те или иные воздействия человека на деревья и среду их обитания, возможностей разведения новых растений и их рационального использования имеет огромное практическое значение.

Дендрология (греч. *дендрон* — дерево и *логос* — учение, наука) — *наука о древесных растениях. Она изучает их внешнее и внутреннее строение, родство между собой, биологические и экологические свойства (отношение древесных пород к свету, теплу, влаге и другим факторам среды), распространение древесных растений (естественное и искусственное) и их народнохозяйственное значение.*

Дендрология очень тесно связана почти со всеми разделами ботаники: морфологией, систематикой, физиологией, анатомией, фитоценологией, а также с экологией, фитогеографией, фенологией, лесоводством, лесными культурами, лесомелиорацией, полезащитным и почвозащитным лесоразведением, акклиматизацией и интродукцией, селекцией и семеноводством. Знание основ дендрологии необходимо при создании дендрариев, бота-

нических садов и парков, при озеленении населенных пунктов, шоссейных, железных дорог.

Разные отрасли народного хозяйства накладывают специфический отпечаток на требования, предъявляемые ими к древесным породам. Так, лесному хозяйству нужны породы для повышения производительности лесов, их водоохранных функций, для создания новых лесов из пород хозяйственно наиболее ценных, быстрорастущих, устойчивых к вредителям. В зеленом строительстве важно знать декоративные свойства древесных растений, их место в озеленении, а также санитарно-гигиеническое и защитное значение. Наконец, для агролесомелиорации необходимы породы, пригодные для создания полезащитных полос в засушливых условиях, укрепления песков, оврагов, горных склонов, осушения болот.

Основной метод изучения древесных растений в дендрологии, как и в ботанике, — морфолого-систематический.

Глава 1

ОСНОВЫ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Термин «жизненная форма растений» впервые предложил датский ботаник Е. Варминг в 1884 г. Этот термин означает форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни.

И. Г. Серебряков (1962) понимает *жизненную форму как своеобразный исторически сложившийся в определенных условиях внешней среды габитус* (*внешний облик*) *групп растений*, *возникающий в онтогенезе в результате роста и развития*, *как выражение приспособленности к условиям среды*. По И. Г. Серебрякову, все жизненные формы деревянистых растений относятся к двум отделам — древесные (деревья, кустарники, кустарнички, древовидные и кустарниковые лианы, растения-подушки) и полудревесные растения (полукустарники, полукустарнички, полукустарниковые и полукустарничковые лианы). Таким образом, дендрология изучает не только древесные растения, но и частично полудревесные — полукустарники и полукустарниковые лианы.

Дерево — эволюционно наиболее древний тип жизненной формы семенных растений, возникший около 400 млн лет назад. Деревья всегда имеют достаточно развитый одревесневший ствол, сохраняющийся в течение всей жизни растения — от нескольких десятков до тысячи лет и более. Высота деревьев составляет от 2—5 до 100 м и более. Деревья включают разные группы жизненных форм. Образователями древесной растительности России являются деревья лесного, кустовидного, лесостепного, сезонно-суккулентного типов и деревья-стланцы.

Деревья лесного типа — главные образователи лесов. Их ствол, единственный в течение всего онтогенеза, длительно сохраняет резкое преобладание по длине и толщине над боковыми ветвями. Даже в кроне главная ось заметно выделяется по толщине среди боковых ветвей (виды ели, пихты, лиственницы, сосны, дуба, тополя). После рубки или отмирания ствола у многих древесных пород лесного типа (секвойя, дуб, бук, вяз, береза) из спящих почек могут вырастать два или несколько вторичных (порослевых) стволов.

Деревья кустовидного типа во взрослом состоянии имеют несколько стволов, развивающихся из спящих (или придаточных) почек у основания материнского ствола. Но в отличие от деревьев лесного типа боковые стволы здесь возникают не в результате удаления материнского ствола, а в связи с его естественным старением. Деревья этого типа (ольха серая, рябина обыкновенная, береза извилистая) представляют собой переходные формы от деревьев к кустарникам.

У *деревьев лесостепного*, *или плодового*, *типа* ствол рано теряет преобладание в росте над боковыми ветвями. Поэтому крона начинается близ поверхности почвы, а в самой кроне главная ось не выделяется среди сильных боковых ветвей (виды яблони, абрикоса, сливы, айва обыкновенная, клены татарский и приречный).

Сезонно-суккулентные деревья (например, саксаул) — обитатели засушливых (аридных) областей России и сопредельных государств. Из-за сильной редукции листьев они практически безлистны. Функции органов ассимиляции у сезонно-суккулентных деревьев выполняют зеленые суккулентные однолетние побеги, опадающие в течение жаркого и сухого лета или осенью. Образователями же кроны служат многолетние несуккулентные одревесневающие побеги.

У *деревьев-стланцев* главный ствол довольно рано полегает на землю и укореняется. Укореняться способны и скелетные ветви. Деревья этого типа (сосна кедровая стланиковая, можжевельник туркестанский и др.) распространены в субальпийском поясе гор, близ северных границ леса, а иногда на торфяниках и песках в таежной зоне.

У ***кустарников*** главный ствол выражен только в первые годы жизни растения. Затем он теряется среди равных ему или даже более мощных надземных стеблей (скелетных осей), последовательно возникающих из спящих почек; позже ствол отмирает. Большинство видов кустарников несет полностью одревесневающие удлиненные побеги. Но есть и суккулентно-стеблевые (виды кактусов), а также розеточные виды (кустарниковидные пальмы). Среди кустарников с полностью одревесневающими удлиненными побегами различают *прямостоячие* (виды лещины, барбариса, розы, сирени, жимолости), *полустелющиеся* и *стелющиеся*, у которых главная ось и боковые ветви лежачие, укореняющиеся, но приподнимающиеся у верхушки. Такие кустарники (сосна горная стланиковая, ольховник кустарниковый, горные заросли ивняков и кустарниковых видов можжевельника) широко распространены в субальпийских и субарктических областях, образуя криволесье.

В отличие от деревьев длительность жизни надземных скелетных ветвей кустарников в большинстве случаев невелика: 10—20 лет

(от 2—3 до 40 лет и более). Высота кустарников от 0,8—1 до 5—6 м, диаметр надземных скелетных осей от 1—2 до 5—8 см.

Кустарники широко распространены от экваториальных областей до холодных зон.

Кустарнички — древесные растения, у которых главная ось имеется лишь в начале онтогенеза. Затем она сменяется боковыми надземными осями, образующимися из спящих почек базальной части материнской оси. Поэтому во взрослом состоянии кустарнички имеют большое число ветвящихся скелетных осей, связанных друг с другом надземно и подземно и последовательно сменяющихся в течение онтогенеза растений. Длительность жизни прямостоячих надземных осей у кустарничков обычно не превышает 5—10 лет, а высота растений колеблется от 5—7 до 50—60 см. Среди кустарничков преобладают вечнозеленые (вереск, брусника, клюква, толокнянка, водяника, линнея), но есть и листопадные (голубика) или такие, как черника: до 10—12 лет она вечнозеленая, а позже становится листопадной. Кустарнички широко распространены в тундре, лесотундре, тайге и высокогорных областях.

Полукустарники — полудревесные растения, у которых удлиненные побеги на значительной части их длины ежегодно остаются травянистыми и отмирают. Сохраняются и одревесневают лишь базальные части надземных осей. В отличие от деревьев и кустарников у полукустарников почки возобновления располагаются только близ поверхности почвы. Обитают они преимущественно в засушливых областях (виды полыни, астрагала, тмина, шлемника, дрока). К полукустарникам принято относить также многолетние растения типа малины и ежевики. У них побеги обычно одревесневают полностью, но живут только два года. В первый год побеги несут листья и почки возобновления, во второй — листья, цветки и плоды. После созревания плодов побеги отмирают, а на смену им вырастают новые побеги опять-таки с двухлетним циклом развития.

Лианы — растения с гибкими неустойчивыми стеблями, которые для своего роста в высоту нуждаются в опоре. Лианы могут быть *древовидными* (виды винограда, актинидии), *кустарниковыми* со стеблями не толще 10 см (виды древогубца, лимонника, виноградовника), *кустарничковыми* (плющ обыкновенный), *полукустарниковыми* (паслен сладко-горький). Некоторые древовидные лианы считаются самыми длинными растениями на Земле, например отдельные виды ротанговой пальмы способны достигать 300 м в длину.

Кроме жизненных форм у древесных растений принято выделять определенные группы роста. Какой-либо общепринятой шкалы на этот счет нет. С. Я. Соколов (1965), например, подразделил все виды деревьев и кустарников флоры СССР (ныне России и со-

предельных государств) на четыре группы: деревья первой величины ($Д_1$) — свыше 25 м высотой, второй ($Д_2$) — от 15 до 25, третьей ($Д_3$) — от 10 до 15 и четвертой ($Д_4$) — ниже 10 м; кустарники первой величины ($К_1$) — выше 3 м, второй ($К_2$) — от 2 до 3, третьей ($К_3$) — от 1 до 2, четвертой ($К_4$) — ниже 1 м.

ПОНЯТИЕ ОБ АРЕАЛЕ

Древесные растения, как и другие группы растений, распространены на земной поверхности не беспорядочно, они приурочены к определенным территориям. Одни виды широко встречаются на огромных территориях, выходящих иногда за пределы целого континента, тогда как другие произрастают на незначительных участках. *Вся область обитания вида, рода или другой таксономической категории называется его ареалом.*

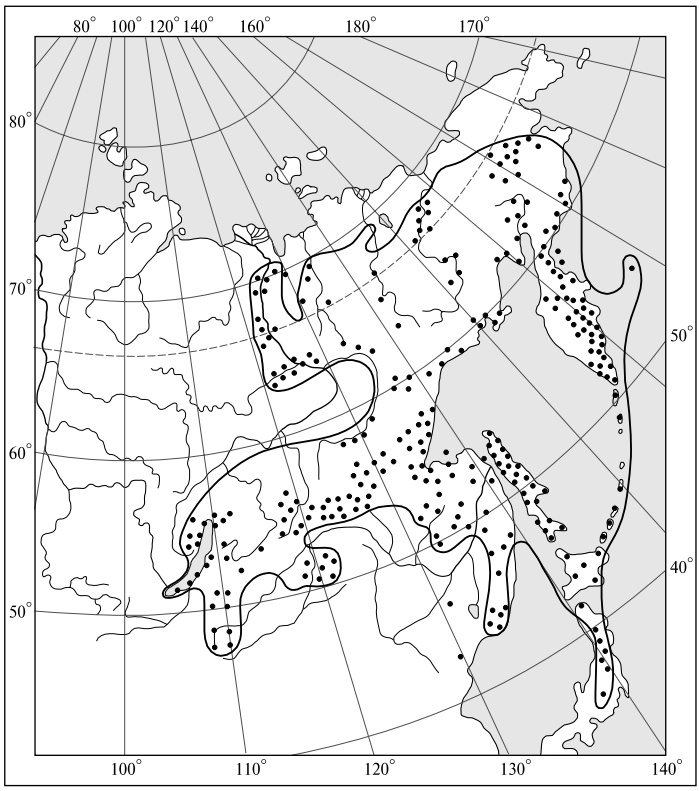

Рис. 1. Ареал кедрового стланика. Точками показаны местонахождения вида, линией — общий ареал

Если на географическую карту нанести все точки нахождения вида, то получим *точечное изображение его ареала* (точечный ареал). Если теперь соединить линией все точки крайних местонахождений вида, то будет очерчена *граница ареала*, выявлена его площадь, внутри которой развивается и процветает данный вид. Территория, ограниченная этой линией, и является площадью его географического ареала (рис. 1).

Можно не обводить границы ареала сплошной линией, а ограничиться точками географических пунктов. Точечное изображение ареала отражает не только географические границы объекта, но и его распределение по территории. Обычно средние части площади ареала густо покрыты точками — это означает, что здесь растение встречается часто и находится в оптимальных условиях обитания. Ближе к границе ареала пунктов нахождения меньше — растение все реже находит для себя благоприятные условия существования. Чаще всего вид встречается рассеянно среди других видов растений или даже приурочен только к определенным орографическим или эдафическим условиям: например, сосна обыкновенная растет по песчаным отложениям вдоль рек и по берегам озер, тогда как водораздельные пространства с суглинистыми и глинистыми почвами на значительных площадях заняты елью и другими породами.

По форме на карте ареалы растений делят на три типа: сплошные, разорванные и ленточные.

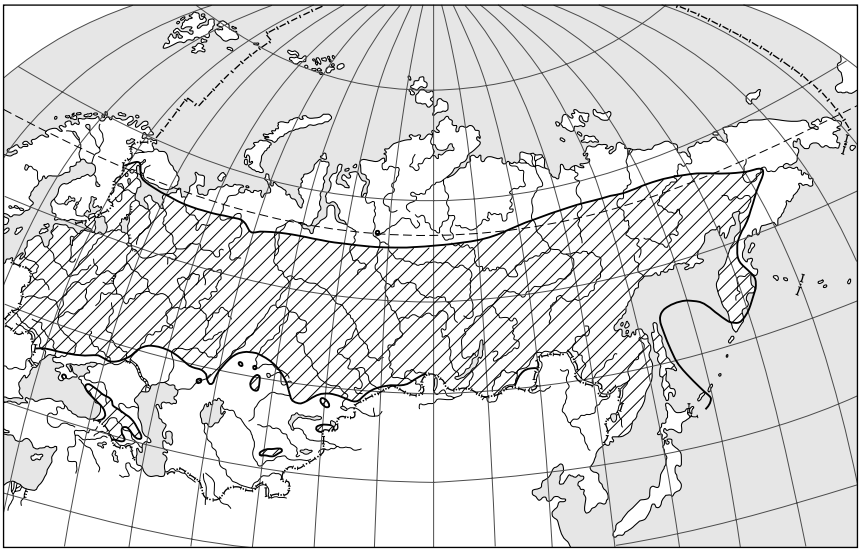

Рис. 2. Ареал березы бородавчатой

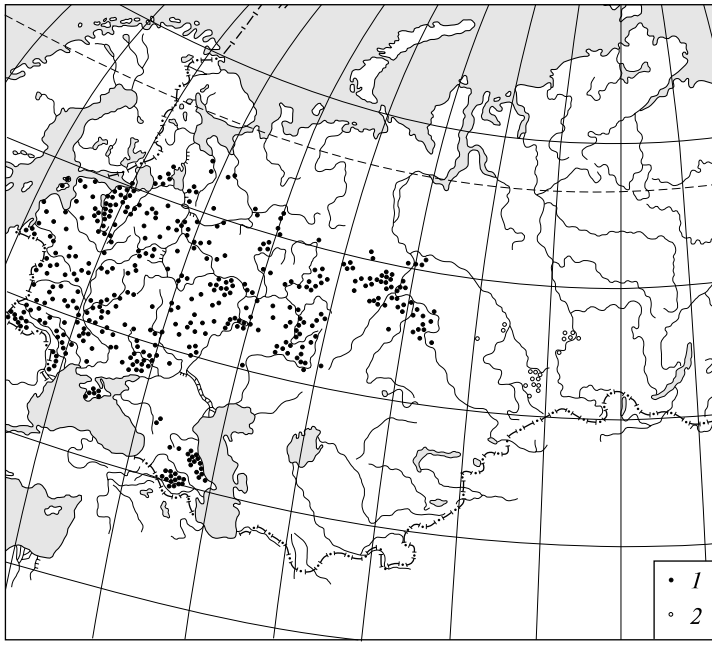

Рис. 3. Ареал липы мелколистной (*1*) и сибирской (*2*)

В *сплошном ареале* вид растения занимает территорию без каких-либо больших перерывов, осуществляется постоянный обмен генами между популяциями вида (рис. 2).

Ареал называется *разорванным*, если территория, занятая видом, распадается на две или более обособленные части, между которыми обмен генетическим материалом невозможен. Например, липа мелколистная из Европы в Западной Сибири распространяется на восток до Тюмени. Затем следует разрыв на много сотен километров, и снова липа появляется уже в предгорьях Саян (рис. 3). Другой пример — ареал кедра сибирского, произрастающего, в основном, в Сибири. В европейской части России его нет. Затем он снова появляется в Карпатах и Альпах.

Ленточные ареалы обычно имеют виды, приуроченные к современным и древним речным долинам (тополь черный, ольха черная, ивы, рис. 4). В ленточные могут переходить сплошные и разорванные ареалы на северных и южных границах. Такую форму имеют, например, ареалы дуба черешчатого и сосны обыкновенной в лесостепи и степи.

С течением времени площадь и границы ареала не остаются неизменными. Под влиянием разных причин они могут заметно изменяться как в сторону уменьшения, так и расширения. Часто сокращение ареала вызывается деятельностью человека: вы-

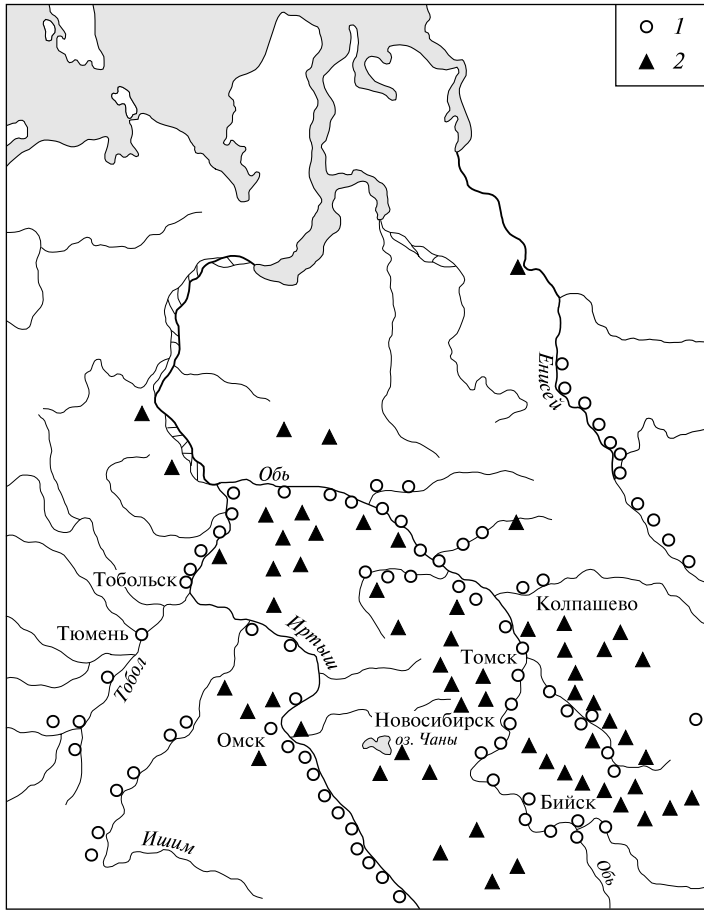

Рис. 4. Ареалы тополя черного (*1*) и осины (*2*) в Западной Сибири

рубка лесов, распашка лесных площадей, изменение водного режима значительных лесных территорий при сооружении гидротехнических станций и т. д. Могут измениться природные условия и по естественным причинам (изменение климата, заболачивание или осушение территории). В этом случае данный вид не сможет в дальнейшем существовать в прежних границах ареала. Возможны и противоположные изменения природных условий, которые вызывают расширение ареала вида. Такой ареал принято считать *прогрессивным*. При сужении ареала в связи с ухудшением природных условий ареал считается *регрессивным*.

Если растения обитают на довольно ограниченной территории и нигде в других районах не встречаются, то такие виды называют

эндемичными или *эндемами*. Например, ель восточная на Кавказе, микробиота в Приморье.

Очевидно, что условия существования вида оптимальны в центральной части ареала, а менее благоприятны — на его окраинах. Иногда растение за пределами своего ареала встречает лучшие условия для своего развития и быстро там акклиматизируется.

Знание ареала каждого вида растений имеет большое практическое значение. Сопоставление всех факторов внешней среды, обеспечивающих существование данного вида в определенных его границах, позволяет судить о возможности выращивания его в других районах. Карты ареалов основных лесообразующих пород даны в приложении (рис. 1П — 11П).

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Экология — это наука об отношениях между организмами и окружающей средой.

Условия существования биологического вида в окружающей среде можно определить как совокупность факторов, необходимых для существования вида. Фактор — элемент среды, оказывающий определенное влияние на организм. Факторы среды, которые определяют, лимитируют жизнедеятельность организма, называются экологическими. Например, вода в почве, температура воздуха, уровень освещенности и т. п. Фактор — это то, что можно измерить и сравнить.

Традиционно выделяют следующие группы экологических факторов: 1) климатические; 2) почвенно-грунтовые; 3) орографические (рельеф); 4) биотические; 5) антропогенные.

Климатические факторы. Древесные растения существуют в двух средах — воздушной и почвенно-грунтовой. Эти две среды существенно отличаются друг от друга по своим физико-химическим свойствам: плотности, химическому составу, температуре, влажности и т. д. Поэтому наземные растения за 400 млн лет эволюции развили две функционально и структурно различные части: наземную и подземную. Условия, в которых они функционируют, сильно различаются, поэтому применительно к экологии растений выделяют экологию климата атмосферы и экологию почвы.

Климат — понятие интегральное. Применительно к древесным растениям наибольшее значение имеют следующие составляющие его элементы: свет, тепло, влажность, состав и движение воздуха (ветер).

Свет для зеленых растений — один из важнейших факторов жизни, так как поставляет необходимую им лучистую энергию для фотосинтеза. В противоположность теплу и воде свет распре-

делен по поверхности планеты более или менее равномерно. Велико значение света в распределении растений в местообитаниях, в процессе естественного возобновления древесных пород в лесу. Древесный полог в лесу сильно ослабляет световой поток и изменяет его спектральный состав, что сказывается на видовом составе нижних ярусов леса, так как для каждого вида растения имеется свой минимальный уровень светового довольствия.

Разные исследователи располагали древесные породы в ряд по убыванию светолюбия. Одну из шкал предложил И. Визнер (1907) по уменьшению минимальной освещенности (в долях от полной на открытом месте), необходимой для выживания: белая акация — 1; лиственница, ясень — 1/5—1/9; осина — 1/3; береза — 1/9; сосна — 1/10; дуб — 1/26; ель — 1/30; липа — 1/40; пихта — 1/45; клен — 1/55; граб — 1/56; бук — 1/66; тисс — 1/100; самшит — 1/108. По шкалам других авторов «краевые» породы (белая акация, самшит) сохраняют свои места, а «промежуточные» занимают неодинаковое положение. Это объясняется тем, что измерения проводились в сильно отличающихся условиях и у деревьев разных возрастов.

В настоящее время в практических целях лесные экологи выделили 5 экологических групп растений по их отношению к свету: от светолюбивых к теневыносливым (табл. 1).

Светолюбивые (нетеневыносливые) виды, *гелиофиты*, могут расти только на полном свету или при очень слабом притенении. Их минимальное световое довольствие близко к 50—70 %.

Теневыносливые виды, *факультативные гелиофиты*, могут расти при полном дневном свете, но лучше развиваются при некотором затенении. Сюда относится большинство древесных пород умеренной зоны.

Теневые виды, *сциофиты*, в естественных условиях на полном свету не растут.

Температура — важнейший показатель биоэнергетики среды, так как она влияет на интенсивность всех химических и биологических процессов. Процессы жизнедеятельности в растениях идут при температуре от 0 до 56 °С. Вне этих пределов растение впадает в состояние покоя или погибает.

Продуктивность растений и возможность прохождения полного годичного цикла развития тесно связаны с уровнем температур в течение вегетационного периода. Общее количество тепла за этот период оценивается показателем суммы температур выше какого-либо физиологического порога ($\sum T > 0$ °С, $\sum T > 5$ °С или $\sum T > 10$ °С). Сумма температур — важнейший ведущий фактор интенсивности процессов роста и развития, формообразования и продуктивности растений. Несоответствие количества тепла биологическим потребностям растения ведет к нарушению физиологических процессов, неполноценному росту и разви-

Таблица 1

Относительная выносливость древесных растений в нижнем ярусе
(по В. А. Алексееву, Н. В. Усенко и др.)

Голосеменные	Покрытосеменные
Очень светолюбивые	
Лиственница сибирская, лиственница европейская, лиственница японская; сосна Банкса, сосна скрученная, кедровый стланик	Робиния (белая акация); гледичия; лох узколистный; скумпия кожевенная; береза бородавчатая, береза пушистая; тополя (включая осину)
Светолюбивые	
Можжевельник (все виды); туя восточная (биота); сосна обыкновенная, сосна горная, сосна желтая	Ильм приземистый; ясень пенсильванский; клен гиннала (приречный); орех черный, орех серый, орех маньчжурский, орех грецкий; карагана (желтая акация); вишня степная; ирга; роза (шиповник)
Промежуточные	
Сосна черная (включая крымскую); дугласия (псевдотсуга); кедр сибирский, кедр корейский; сосна веймутова; пихта благородная	Боярышник (все виды); ольха серая; ясень обыкновенный; дуб (большинство видов); груша обыкновенная, груша уссурийская; клен татарский; ольха черная; ильм гладкий, ильм шершавый; липа войлочная, липа маньчжурская; береза желтая, береза ребристая; жимолость татарская; дерен белый; смородина золотистая
Теневыносливые	
Туя западная; пихта цельнолистная, пихта одноцветная; ель обыкновенная, ель сибирская, ель аянская	Лещина обыкновенная; сирень; каштан конский; клен остролистный, клен полевой; липа мелколистная, липа широколистная; каштан посевной; бересклет (большинство видов); граб европейский; клен зеленокорый

Голосеменные	Покрытосеменные
Очень теневыносливые	
Ель восточная; пихта сибирская, пихта кавказская, пихта белая; тсуга (все виды); тис (все виды)	Хмелеграб; падуб; клен сахарный; бук (все виды); самшит

тию, понижает жизненность и устойчивость растений к факторам среды (например, к низким температурам, засухе и т. п.), их конкурентоспособность.

Наблюдения показали, что весной и ранним летом фенологические явления настолько четко «контролируются» температурой, что тепловые условия могут быть выражены математически. Например, у абрикоса в течение первых 6 недель после цветения суммировали температуры за каждый час, что дало возможность предсказать срок созревания плодов с точностью до одного дня. С суммой температур связаны также северные и высотные (в горах) границы распространения видов растений.

Другой важный температурный показатель — это критические, очень низкие и очень высокие температуры (для каждого вида — свои). Виды растений выработали различные приспособления (адаптации) для перенесения слишком низких или слишком высоких температур. Соответственно у них различаются морозостойкость и жаростойкость. У каждого вида свой порог выносливости. Например, бук сильно повреждается морозом ниже –35 °С, ель выдерживает –50 °С, а лиственница даурская –65 °С и ниже. В то же время бук растет в Средиземноморье, где летом температура может повышаться до 40 °С, ель при такой температуре может погибнуть, а лиственница даурская из Якутска не может расти даже в Подмосковье. Таким образом, температурный фактор определяет северные и южные границы ареалов древесных видов и их устойчивость при культивировании за пределами естественного ареала.

Для определения возможности выращивания древесных видов в каком-либо регионе удобно пользоваться делением территорий различных стран на 10 зон устойчивости (Hardiness Zones), принятым в европейских странах и в Северной Америке. Наиболее морозная зима в зоне 1 (средняя минимальная температура за зиму ниже –46 °С), наиболее теплая — в зоне 10 (до –1 °С). Из опыта культивирования для каждого древесного вида определена крайняя зона, в которой возможно его выращивание (но при условии достатка летнего тепла, т. е. достаточных сумм температур).

Зоны устойчивости

Зона	*Средний абсолютный минимум, °С*
1	ниже –46
2	–46
3	–40
4	–34
5	–29
6	–23
7	–18
8	–12
9	–7
10	–1

Влага: не менее важным экологическим фактором является вода в окружающей среде (атмосферная и почвенная). Тело растений на 50—90 % состоит из воды, в которой протекают все физиологические процессы. Вода служит и транспортным средством для всех минеральных и многих органических веществ. Особенно важна относительная влажность воздуха (процентное отношение реального давления водяного пара к давлению насыщенного пара при той же температуре). От нее зависит транспирация растений.

Влажность климата обычно определяется по соотношению процессов увлажнения ландшафта (осадки) и испаряемости:

$$K = \sum_{\text{ос}}/E,$$

где K — коэффициент увлажнения; $\sum_{\text{ос}}$ — суммарное количество осадков; E — испаряемость.

Если количество осадков превышает величину испаряемости ($K \geq 1$), то климат гумидный; если $K < 1$, то семиаридный (полузасушливый) или аридный (засушливый) климат. Большое значение имеет и режим выпадения осадков, особенно во время вегетационного периода.

Воздух (*состав и движение*): газовый состав атмосферы довольно стабилен, большую роль играют лишь примеси в воздухе крупных промышленных центров (сажа, пыль, сероводород, сернистый ангидрид, аммиак, фтористый водород и др.). Такие примеси весьма опасны для растений, и они устойчивы к ним в разной степени. Одни сравнительно дымо- и газостойки (ель колючая, туя западная, лиственницы, липы, вязы, тополя, клен татарский, ясень пенсильванский), другие очень чувствительны к загрязнению атмосферы, из-за чего сильно страдают и гибнут (пихта, ель обыкновенная, сосна обыкновенная и веймутова, ясень обыкновенный, береза бородавчатая). Для озеленения промышленных городов следует применять только дымо- и газостойкие древесные растения.

Роль ветра весьма многообразна. Это один из важных факторов формирования климата, воздействующий на транспирацию растений. При поступлении сухих масс воздуха (суховеи) испарение может возрасти настолько, что вызовет обезвоживание тканей, усыхание листьев, ветвей, а то и гибель всего растения. Древесные растения в разной степени устойчивы к засухе.

Очень устойчивы: можжевельник казацкий, дуб пушистый, гледичия, робиния (белая акация), груша иволистная, тамарикс, айлант, миндаль.

Устойчивы: сосна черная, сосна обыкновенная, абрикосы, вяз приземистый, кизил, айва, карагана, клен татарский, лох узколистный, шелковица, скумпия.

Среднеустойчивы: лиственница, вяз гладкий, вяз граболистный, береза бородавчатая, дуб черешчатый, клен полевой, клен остролистный, груша обыкновенная, липы, орех грецкий, орех черный, яблоня лесная, ясень пенсильванский.

Малоустойчивы: ели, пихты, кедр сибирский, бук, граб, ива белая, орех серый, орех маньчжурский, ясень обыкновенный.

Неустойчивы: черемуха, самшит, ольха черная, ольха серая.

Очень сильные ветры часто служат причиной ветровала и буреломa в лесах. Ветровалом называют выворачивание деревьев из почвы вместе с корнем, а буреломом — переламывание ветром стволов деревьев. Велика роль ветра и как опылителя анемофильных растений (все хвойные; из покрытосеменных — березовые, буковые, ильмовые), и как распространителя семян анемохорных растений (сосна обыкновенная, ель, пихта, клен, липа, вяз, ивовые, береза, ольха).

Почвенные факторы. Для растений имеют значение все основные свойства почвы: ее химизм (элементы минерального питания, кислотность), гранулометрический состав, структура, содержание воды.

Мощность корнеобитаемого слоя почвы тоже является экологическим фактором. Она характеризует степень близости подстилающей материнской породы, влияющей на распространение корней.

Водный режим обычно характеризуется большой изменчивостью, с чем связано или повышение, или резкое падение водоснабжения растений в отдельные сезоны. Наиболее сильно выражена переменность водного режима в подзоне южных пустынь. Но и в лесной зоне наблюдаются колебания увлажнения, хотя и не такие сильные.

Вода, содержащаяся в почве, — практически единственный источник обеспечения всех потребностей растений в воде. В состоянии полевой влагоемкости вода легко поглощается корнями деревьев, но при высыхании почвы может быть достигнуто такое положение, когда корни уже не могут поглощать воду. Это состо-

яние называется точкой устойчивого завядания. Запасы влаги при этом будут существенно зависеть от типа почвы, начиная от 2 % объема для крупнозернистых песчаных почв до 35 % — для плотных глинистых. Эта вода уже недоступна для корней. Разные виды растений обладают примерно одинаковыми возможностями поглощения воды из почвы, но расходуют ее по-разному, т.е. у них различная засухоустойчивость.

В конце XIX в. А. Шимпер и Е. Варминг выявили три экологические группы растений по их отношению к водному режиму: гигрофиты, мезофиты, ксерофиты.

К *гигрофитам* относят сухопутные растения, онтогенез которых проходит при сравнительно благоприятных условиях водоснабжения и достаточной влажности воздуха, и поэтому они не имеют каких-либо анатомо-морфологических или физиологических приспособлений к засухе.

К древесным гигрофитам относятся ольха черная, многие ивы, тополь черный, душистый и др.

К *ксерофитам* относят растения, способные в активном состоянии переносить значительную и продолжительную сухость воздуха и почвы. Они обладают морфолого-анатомическими и физиологическими приспособлениями, обеспечивающими получение воды из почвы и атмосферы и очень экономное ее расходование. К древесным ксерофитам относятся большинство видов можжевельников, робиния, гледичия, груша иволистная, тамарикс и др.

Мезофиты по своему водному режиму занимают промежуточное место между ксерофитами и гигрофитами, в их строении сочетаются черты гигроморфной и ксероморфной структуры. К этой группе относятся большинство хвойных и лиственных древесных пород: ель, липа, клен остролистный, бук, граб. Группа эта неоднородна, иногда внутри нее выделяют ксеромезофиты (т.е. более засухоустойчивые) и гигромезофиты (более влаголюбивые).

Гранулометрический (механический) состав почвы непосредственно мало влияет на растения. Он сказывается на плотности почвы, которая влияет на проницаемость почвы корнями. Крупные почвенные агрегаты обусловливают больший размер пор, лучшую аэрацию, но худшую водоудерживающую способность почвы. С понятием «легкие почвы» (т.е. с более крупными минеральными частицами) связаны представления о теплых сухих, но более бедных почвах. «Тяжелые почвы» (т.е. с большим количеством глинистой фракции) более плотные, холодные и влажные, но богаче питательными веществами.

Реакция почвенного раствора (pH) оказывает большое влияние на минеральное питание растений и на многие процессы в почве. По величине pH почвенного раствора почвы делят на сильнокислые (pH 3—4); кислые (pH 4—5); слабокислые (pH 5—6); нейтральные (pH 6—7); щелочные (pH 7—8); сильнощелочные (pH 8—9).

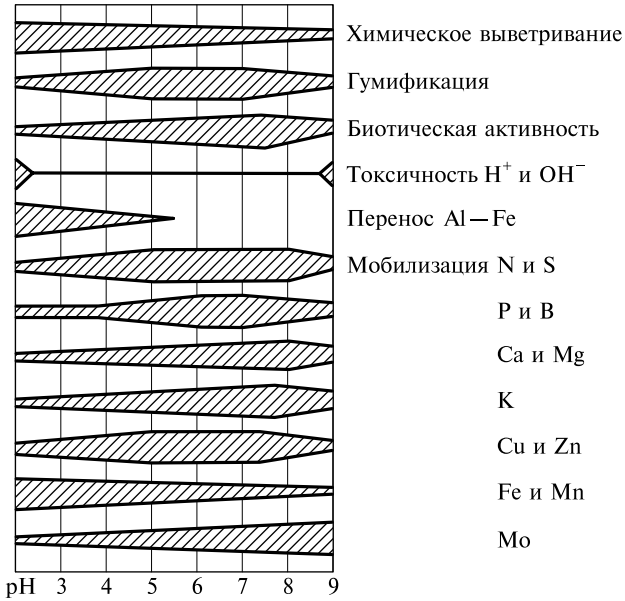

Рис. 5. Влияние различной кислотности почвы на ход некоторых процессов и на доступность питательных веществ; ширина фигуры пропорциональна интенсивности процесса (по В.Лархеру, 1978)

В природных условиях кислотность почвы складывается под влиянием климата, материнской породы, минерального и органического состава почвы, рельефа и самой растительности. В аридных условиях степей и пустынь преобладают нейтральные и щелочные почвы; во влажном холодном климате — кислые. Под еловыми лесами почвы более кислые, чем под сосновыми, а под лиственными лесами — менее кислые, чем под хвойными. Реакция почвы влияет на процесс почвообразования, на высвобождение и доступность минеральных питательных веществ, на условия существования и биологическую активность почвенных организмов и многие другие свойства почвы, от которых зависит ее плодородие (рис. 5).

Минеральное питание. Доступность для растений почвенных макро- и микроэлементов определяется их различной растворимостью, отчего некоторые более доступны в кислых почвах (при низких pH становятся даже токсичными Al, Mn, Fe). На щелочных почвах названные элементы становятся менее доступными и даже могут появиться признаки голодания по этим элементам. Кислые почвы беднее доступными N, P, K, S, Mg, Ca и др.

Азот: огромное влияние на растительный покров оказывают соединения азота, содержащиеся в почве. В атмосфере азот состав-

ляет 79 %, земная кора содержит не более 0,03 % азота, но в верхних слоях почвы его количество увеличивается до 0,1—0,4 % сухой массы. Почти весь азот наземных экосистем находится не в растениях, а в почве. 98 % почвенного азота связано с органическими веществами, а в минеральной форме (т.е. доступной для растений) его не более 2 %. Высшие растения усваивают азот в виде солей аммония (NH_4^+), нитритов (NO_2^-) и особенно нитратов (NO_3^-). Однако концентрация нитратного азота в почвенном растворе очень низка в противоположность общему содержанию азота, которое выше в сотни раз. Нитраты быстро потребляются из почвенного раствора, но также быстро и пополняется их количество при минерализации.

Важнейший способ пополнения наземных экосистем азотом — процесс его биологической фиксации из атмосферы, связанный с деятельностью микроорганизмов (прокариот). Различают несимбиотическую фиксацию азота свободноживущими организмами и симбиотическую фиксацию микроорганизмами, живущими в симбиозе с высшими растениями, особенно в клубеньках бобовых. Здесь обычно встречаются представители рода *Rhizobium*. Кроме бобовых способны фиксировать азот еще около 150 видов высших растений (из семейств Березовые, Крушиновые, Лоховые, Мириковые, Розоцветные и др.). Здесь симбиоз с другими организмами — актиномицетами. Симбиотическая фиксация азота достигает 350 кг/га в год, в то время как несимбиотическая — не более 5—10 кг/га в год.

В почвенном растворе зольные элементы содержатся в низких концентрациях — не более 0,2 %.

Кальций содержится в почве в виде кальциевых солей фосфорной, кремниевой и органических кислот, а также обменного Са почвенных коллоидов в виде ионов, поглощенных коллоидными частицами. От степени насыщения коллоидов кальцием зависит количество свободных ионов H^+ OH^-, т.е. реакция почвенного раствора. В гумидном климате вследствие сильного вымывания преобладают почвы, бедные кальцием, а в аридном, наоборот, богатые им.

Фосфор очень важен для растений, но доступных соединений в почве мало. Подзолистые содержат примерно 0,1 % P_2O_5, серые лесные, деградированные и выщелоченные черноземы — 0,13 %, мощные и обыкновенные черноземы — 0,15 %, сероземы — 0,12 %. Фосфорное питание растений тесно связано с микоризными грибами. Их гифы обеспечивают передвижение фосфатов в корни растений, поскольку фосфаты слаборастворимы.

Калий в большинстве почв имеется в достатке в составе полевых шпатов, слюд, глинистых минералов. Недостаток калия наблюдается иногда на бедных песчаных почвах.

Прочие элементы питания редко бывают в недостатке.