

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

Отделение географии Института геофизики  
им. С.И.Субботина

УДК 581.9+574.91+551.8

Расселение растений и вопросы палео- и би  
географии / Удра И.Ф. - Киев: Наук. думка  
1988. - 200 с. - ISBN 5-12-000205-6

В монографии рассматриваются закономерности расселения семенных растений, анализируются основные этапы расселения, а также биозкологические свойства древесных пород, которые обуславливают скорость расселения и миграции. Изложена методика определения скорости миграции семенных растений и дается расчет скорости расселения и скорости миграции древесных пород.

Освещаются некоторые дискуссионные вопросы биогеографии и палеогеографии четвертичного периода. Интерпретируются палеогеографические реконструкции четвертичного периода и уточняются ботанико-географические построения по миграциям флор и отдельных индикаторных видов растений. Рассматривается научное и практическое значение особенностей и темпов расселения растений.

Для биогеографов, ботаников, географов, геологов, специалистов по лесному хозяйству и охране природы.

Табл. 8: Библиогр.: С. 172-196 (570 назв.).

Ответственный редактор С.А.Генсирук

Рецензенты С.М.Стойко, Н.Г.Васильев

Редакция литературы о Земле

у 2004000000-207 КУ-2-346-88  
M221(04)-88



Издательство "Наукова  
думка", 1988

ISBN 5-12-000205-6

И.Ф.Удра

РАССЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ

И ВОПРОСЫ ПАЛЕО- И БИОГЕОГРАФИИ

Киев Наукова думка 1988

МИГРАЦИОННЫЕ СПОСОБНОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ БИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВI. Состояние вопроса о темпах расселения  
и миграционных возможностях растений

Рассмотрев биоэкологические закономерности, обуславливающие размножение и расселение семенных растений, остановимся непосредственно на выяснении миграционных способностей древесных растений лесов умеренного пояса на основе биоэкологических свойств основных рассматриваемых представителей этих лесов.

Леса как основной тип растительного покрова Земли [35, 36, 383, 434, 437] являются индикатором не только современных ландшафтов, но и состояния природы в прошлом. По палеоботаническим данным восстанавливают палеоландшафты, проводят стратиграфическое расчленение четвертичного периода, определяют историю и эволюцию отдельных видов. Все это решается без учета миграционных возможностей растений, или без всякого обоснования их считают неограниченными. Подчеркивается [123], что хотя стратиграфия, основанная на данных пыльцевых анализов, разработана, однако понимание закономерностей изменения растительности остается такой же иллюзией, как и прежде. А.П.Ильинский [163] отмечал подобное положение в ботанической географии, когда многие построения миграций отдельных видов растений не обоснованы миграционными возможностями самих растений. Поэтому так необходимы достоверные показатели темпов расселения растений или хотя бы основных их представителей. Еще А.Н.Бекетов [19, с. 87] отмечал важность определения времени, необходимого растению для перемещения на известное расстояние, и считал, что общий результат для всех растений невозможно получить, а "можно надеяться лишь на установление своего рода наибольшего и наименьшего", т.е. пределов. Проблеме "движения живых веществ по поверхности планеты" особое внимание уделял в своих работах В.И.Вернадский [52, с. 211]. Он сделал вывод о том, что скорости расселения организмов являются характерными и постоянными

ми величинами и должны определяться "в точных и определенных пределах, которые не могут быть никогда превзойдены" [53, с. 253].

Многие исследователи подходили к решению данной проблемы механистически, считая, что расселение живых организмов должно подчиняться законам рассеивания неодушевленных предметов. Как считает Э.Майр [278, с. 448], имеющиеся наблюдения над расселением растений дают нам "совершенно неполный и явно дезориентирующий ответ на этот вопрос". Хотя и существуют пределы способности каждого вида к расселению, все же автор подчеркивает отсутствие надежного метода определения этих способностей. К сожалению, данная проблема, имеющая важнейшее значение не только в области биологии, но и в ряде смежных наук о биосфере, не решена до настоящего времени ни с общих позиций, ни тем более для отдельных организмов. Слабо она затронута в методических разработках по геоботанике [366], и особенно по биогеоценологии [383], где при преобладающем стационарном исследовании биогеоценозов обязательна.

О скорости расселения растений у исследователей имеются две диаметрально противоположные точки зрения. Сторонники катастрофических (причем относительно недавних) последствий ледников на природу северных частей Европы и Америки, особенно палеогеографы и палеопалинологи, предполагают, что не только отдельные виды животных и растений, но и целые их комплексы и формации быстро передвигались на огромные расстояния за сравнительно короткое время. Необоснованность таких взглядов мы уже рассматривали [480, 481, 485], далее еще раз вернемся к этому вопросу.

Ботанико-географы [18, 19, 40, 60, 160, 200, 250-253, 355, 453, 455] считают, что расселение растений происходит медленно. Однако конкретных цифровых данных они не приводят, ограничиваясь общими словами "медленно" или "очень медленно". Важно, что некоторые ботаники и лесоведы понимали ограниченность миграционных возможностей у растений и пытались учесть это. Не имея расчетных данных о миграционных способностях растений, так необходимых для решения вопроса о времени формирования ареалов некоторых осок, М.Г.Попов [377] принимает миграционную скорость для всех покрытосеменных растений в пределах 100 м/год. Близкие данные по ели приводит А.И.Толмачев [453], считая, что эта порода мигрирует со скоростью 100-150 м/год. Конечно, подобные данные слишком общие и далеко не отражают действительных темпов миграций для всего многообразия растений (одно-, двух-, многолетних, древесных и т.п.). Для каждого вида или близких по биоэкологии видов характерна своя способность к миграциям, что требует специальных исследований. Это весьма сложная многофакторная задача с кажущимися-

ся на первый взгляд стохастическими процессами, возможность решения которой подвергается сомнению некоторыми исследователями. Например, Р.Е.Левина [253] считает, что имеющиеся расчеты темпов расселения растений умозрительны, а сам процесс принадлежит к числу наименее доступных для изучения. Весьма определенно писал об этом А.И.Толмачев [453], подчеркивая, что скорость расселения растений может быть как очень медленной, так и значительной, а ее оценка с некоторой точностью возможна лишь в немногих случаях. В его высказываниях превалирует тенденция полной случайности и неопределенности и отсутствуют вероятностные подходы к решению этих задач. Конечно, такие выводы не могут содействовать решению данной проблемы. Но нельзя оставаться на позициях полной случайности, не поддаваясь осмысливанию, синтезу, или неопределенности, порождающей представление о безграничности, беспредельности таких процессов.

При решении данной проблемы необходимо исходить из эмпирической методологии, применяемой В.И.Вернадским [53], а также использовать вероятностные методы исследований, которые не отделяются от процесса естествознания [342, 403, 404, 429]. Особенно это относится к такой сложной многокомпонентной проблеме, как расселение и миграция растений. В.И.Вернадский [52, с. 211] особо подчеркивал, что в живой природе все организовано, целесообразно, построено на мере и числе, а не обусловлено "слепым столкновением случайностей". Исходя из такого глубоко философского и логически проникновенного материалистического понимания природы, и надо решать все вопросы, касающиеся происходящих в природе процессов, в том числе рассматриваемых нами.

Попытки определить темпы расселения растений предпринимались неоднократно и с использованием разных методов. Но результаты, будучи мало обоснованными, оставались сомнительными, часто противоречивыми и касались ограниченного числа объектов. Одним из первых предпринял попытку показать количественно низкие темпы расселения у некоторых древесных растений французский ботаник-лесовед M.von Fliche [543]. Из его данных выходило, что переселение бука на 280 км (таково расстояние от г. Нанси до г. Париж) могло осуществиться за 18 640 лет, каштана съедобного — за 12 925 лет, сосны обыкновенной — за 48 680 лет, а рябины — всего за 1330–2000 лет. Эти показатели И.К.Пачоский [355, с. 151, 152] оценил следующим образом: "Как не велики эти цифры, по-моему, они, скорее, ниже действительных (по крайней мере, в известных условиях), в особенности, если мы примем во внимание, что древесные породы могут двигаться только в связи с известным сообществом". Действи-

тельно, вычисленные M.von Fliche [543] темпы переселения бука, каштана, сосны и рябины противоречивы (сосна расселяется медленнее бука и каштана, рябина — в десятки раз быстрее) и сомнительны. Несмотря на высокие темпы расселения рябины, она все же как лесная порода не в состоянии расселяться быстрее пионерных видов, первыми образующих лесное сообщество. Основными распространителями семян рябины являются лесные птицы, которые избегают безлесных пространств. Вот почему так трудно решить эту задачу и так легко допустить ошибку при расчетах скорости миграции растений, если знания о биоэкологии того или иного вида недостаточны или анализ явлений и процессов, обуславливающих расселение конкретных видов, проводится частично, без учета их многофакторности и тесной взаимосвязи, без полного анализа всех процессов, обуславливающих расселение растений.

Несовершенство данных о скорости передвижения основных лесообразователей не исключает большую определенность и близость их к действительности, чем последующих, совершенно нереальных, не соответствующих природным закономерностям и темпам развития древесных растений данных палеопалинологов и палеогеографов [97, 173–176, 411–413, 542, 560]. Например, K.Rudolf [560], проанализировав имеющиеся сведения о темпах расселения некоторых древесных пород, приведенных лесоведами и ботаниками [535, 543, 546], считает их не соответствующими хронологии ледниковых эпох и необоснованно отвергает. Придерживаясь гипотетических представлений о ледниковых событиях, он субъективно увеличивает дальность заноса семян бука, дуба, сосны и лещины, подгоняя таким образом темпы миграции этих пород к предполагаемым темпам отступления ледника. Если ботаники определили, что бук в состоянии преодолеть 100 км лишь за 4 тыс. лет (некоторые даже за 8 тыс. лет), то K. Rudolf [560] считает возможным, без всяких объективных причин, увеличить скорость его миграции в 6–12 раз. Этот шаг он обосновывает сомнительными данными по ископаемой древесине бука, якобы найденной только в неолитических (2000 лет до н.э.) отложениях Дании. А по некоторым, известным ему, источникам рефугиум бука сохранялся в ледниковое время на восточных склонах Альп и был расположен от места находки ископаемой древесины на расстоянии 900 км. Исходя из предполагаемой ботаниками скорости расселения, бук смог бы преодолеть этот путь за 36 или 72 тыс. лет. Но в это время, заключает автор, было так называемое вюрмское оледенение, во время которого бук не мог расселяться по предполагаемой территории, и, следовательно, такие предположения надо отбросить и основываться исключительно на своих данных и ледниковых построениях геологов. И он в своих даль-

нейших рассуждениях исходит не из биоэкологических возможностей рассматриваемых растений, а из предположений палеопалинологов о послеледниковом развитии растительного покрова. Отсюда, считая, что бук имел лишь 5800–6000 лет для своей миграции, исследователь на этом сомнительном материале субъективно увеличивает скорость расселения бука до 6 км/год. Соответственно таким же образом он увеличивает "радиус расселения" дуба до 8, сосны – до 2,2 и липы – до 2 км/год. Понимая сомнительность своих расчетов, он прямо заявляет, что не видит иной возможности объяснить расселение рассмотренных пород, если только не принять в расчет такие "сверх-нормальные прыжки" при помощи бурь и водных потоков.

На этом примере видно, как при подобных исследованиях игнорируются биоэкологические закономерности размножения и расселения растений и делается подгон миграционных возможностей древесных пород под заранее заданное сторонниками катастрофических оледенений гипотетическое время. Рассмотренные нами ранее [481], а также материалы предыдущих разделов данной монографии не свидетельствуют в пользу мнения этого автора. Таких сверхдальних миграций растений в природе не происходит. Вероятность осуществления случайных далеких миграций (но не в таких пределах, а значительно меньших, может быть, до 1 км) составляет настолько ничтожную величину, что она будет наверняка перекрыта миграционными темпами постепенного, но постоянного и реально происходящего процесса расселения таких растений.

В своих расчетах упомянутые исследователи уже учитывали возможный возраст смены поколений у расселяемых особей, хотя, как видим, допускали вольность в отношении пределов дальности рассеивания семян. Подобным образом пытался выявить темпы расселения растений F. Firbas [542]. Он также исходит в своих расчетах не из биоэкологических закономерностей развития живых организмов, а из заданного времени послеледниковой смены растительного покрова, полученного на основе данных спорово-пыльцевых анализов. Из приведенных им материалов выходило, что расселение бука и дуба могло происходить на расстояния от 4 до 14 км за одно поколение, вернее, за первый цикл смены поколения. Эти совершенно нереальные данные тем не менее позволили в последующем палеопалинологам вообще не обращать на эту важную сторону исследований никакого внимания, а свои данные о сменах формаций они не стали сопоставлять с миграционными возможностями самих доминантов этих формаций.

В нашей стране Н.Я.Кац [174–176] также попытался применить темпы расселения основных лесообразователей, вычисленных К. Rudolf [560], хотя и в несколько измененной интерпретации, сделав

перерасчет его данных на 100 км и округлив полученный итог для удобства расчетов времени облесения Восточно-Европейской равнины в послеледниковое время. Однако и в этом случае такие темпы расселения растений не соответствовали представлениям о ледниковых процессах, якобы происходивших на Восточно-Европейской равнине, ни во временном, ни в пространственном отношении, что вынудило автора этих работ прибегнуть к другому предположению – существованию вблизи кромки ледника ряда лесных рефугиумов. По его мнению, в последующие периоды потеплений древесные породы с этих рефугиумов уже смогли бы продвинуться до современных границ их ареалов.

Дальнейшие многочисленные палеопалинологические работы по реконструкции растительного покрова в прошлом основывались сугубо на неопределенных, со многими искажениями и методическими недостатками [481, 485] спорово-пыльцевых анализах и совершенно не учитывали реальных темпов миграции у растений, прежде всего древесных. Но если бы даже рассмотренные выше данные Н.Я.Каца были учтены в подобных работах, то в дальнейшем не смогли бы развиваться глобально-катастрофические реконструкции природы [48, 99, 110].

На основе первоначальной фиксации пыли какой-либо породы в ископаемом состоянии и радиоуглеродной датировки слоя, в котором обнаружена эта пыльца, Л.Р.Серебрянный [411–413] пытается определить не только темпы, но и направление миграций основных лесообразователей. Но несовершенство методов определения радиоуглеродных датировок и интерпретации спорово-пыльцевых анализов, что показано нами [481], не дали возможности выяснить реальные темпы расселения древесных пород.

Таким образом, все попытки определить темпы расселения растений, основывающиеся не на законах развития живых организмов, а на гипотетических представлениях о ледниковых покровах материков, а также на методически слабо разработанных до настоящего времени спорово-пыльцевых анализах, не решают эту проблему. Искусственная подгонка данных при таких исследованиях недопустима. Законы развития, размножения и расселения живых организмов должны быть положены в основу восстановления природы прошлого, в палеогеографических и геологических построениях.

Скорость расселения дуба обыкновенного вдоль пойм рек к северу определял А.К.Денисов [122]. Он учитывал в своих расчетах близкие исходные параметры, которые и мы закладываем в основу расчета миграционной скорости многолетних растений [480–482]. Однако он также завышает скорость расселения дуба за счет нере-

альных данных по дальности заноса желудей (3 км) и начала плодоношения у дуба (20 лет). В обосновании им не рассматривалась возможность опыления, оплодотворения и образования достаточного урожая желудей для дальнейшего расселения этого авангардного экземпляра. Отчетливо просматривается и подгон данных о расселении этого индикаторного вида под предполагаемые геологами и палеогеографами темпы отступления последнего ледника. Эти близкие нам взгляды на метод определения скорости миграций растений развивались автором самостоятельно и независимо как от данной работы, так и от некоторых работ других исследователей. Публикация А.К.Денисова [122] была проанализирована уже после появления нашей работы [480], в которой впервые были изложены основы расчета скорости миграций для древесных растений, полностью сформулированные и опубликованные в 1982 г. [481].

Считаем, что эту трудную задачу по определению скорости миграций растений возможно решить при определенном методическом подходе, особом выборе объектов исследований в естественных условиях произрастания какого-либо вида, с одновременным исключением факторов, искажающих получаемые результаты. Необходимо проводить всесторонний анализ всех рассмотренных ранее определяющих закономерностей развития и особенно размножения конкретного вида при соответствующих условиях.

В расселении растений важную роль играют их биоэкологические особенности: отношение к свету, теплу, влаге как в воздухе, так и в почве, к плодородию почв; частота и обилие плодоношения, дальность и массовость распространения семян, быстрота и условия их прорастания; рост сеянцев, долговечность пород и начало возмужания, а для выживания на уже занятых местах, кроме всего, способность к вегетативному размножению. И все эти сложнейшие процессы, если мы хотим получить достоверные сведения о характере расселения того или иного вида, должны быть тщательно исследованы и всесторонне проанализированы в их тесной взаимосвязи. С учетом такого подхода для основных лесообразователей и реликтовых видов автором осуществлен расчет и определены наиболее возможные скорости и темпы расселения [480-483].

Для получения объективных показателей по скорости расселения и скорости миграции того или иного вида нам следует учесть и развить высказывание А.Н.Бекетова [19, с. 87] о необходимости выяснения пределов этих скоростей, "установления своего рода наибольшего и наименьшего". Если он подразумевал установление этих пределов для всего многообразия растений, то мы предлагаем устанавливать такие пределы для каждого вида или хотя бы для группы

близких по биоэкологии видов. Мы должны устанавливать для каждого вида два показателя: один - для скорости расселения вида в границах ареала, популяции; другой - для наиболее вероятно возможных темпов миграции или иммиграции. Кроме того, необходимо исходить из характера расселения или характера миграции, которая может осуществляться при сингенетических или сукцессионных изменениях растительности. Чтобы выяснить реальную скорость расселения конкретного вида по территории, берутся оптимально эффективные исходные данные по дальности появления сеянцев от материнской особи или по диссеминации и начальному возрасту плодоношения в естественных условиях произрастания вида (в лесу сомкнутом или разреженном, на необлесенных местах, в степи, на лугу и т.п.). Нельзя брать в расчет начальный возраст плодоношения какого-либо вида, выращенного в условиях ботанического сада или на свободе, если данный вид сугубо лесной. Не должна приниматься во внимание дальность рассеивания семян от единичных особей, растущих на свободе, хотя экологически вид этот лесной и без воздействия человека расселялся бы только в лесных сообществах. Без такого подхода действительно трудно решить данную проблему. Необходимо иметь в виду, что на процесс расселения человек заметно воздействовал лишь в историческое время. До этого растения расселялись естественно, по законам развития природы с локальными катастрофическими воздействиями, как-то: пожарами от молнии, нашествиями вредителей, наводнениями и т.п. Установление пределов скорости расселения вида в границах популяции или ареала даст возможность реально оценивать способности этого вида заселять уже занятые им пространства в процессе восстановления той или иной особи или популяции (определять скорость генетического дрейфа) и наиболее достоверные его миграционные возможности. Определение скорости миграции или иммиграции вида поможет выяснить миграционные способности вида в процессе формирования (приращения, расширения) его ареала.

Остановимся на важности начального возраста плодоношения (возраста возмужалости) для определения скорости расселения видов древесных растений. В лесоведении принято считать, что возраст возмужалости обычно наступает после кульминации роста вида в высоту. Возраст возмужалости, или минимально возможный начальный возраст смены поколений, у авангардных особей какого-либо вида за пределами его массового произрастания имеет определяющее значение для быстроты расселения какого-либо вида и, следовательно, для его миграционных возможностей. Это важное свойство древесных и кустарниковых пород не учитывалось при разработке мигра-

Т а б л и ц а 6. Возраст плодоношения некоторых древесных пород (по данным работы [542] в сравнении с нашими данными)

Древесные породы	[542]		Наши данные (усреднен- ные)
	На свободе	В лесу	
<i>Abies alba</i> Mill.	30	60-70	60
<i>Larix decidua</i> Mill.	15	20-30	20-30
<i>Picea excelsa</i> Link.	30-40	60-70	50
<i>Pinus sylvestris</i> L.	10-20	30-40	15-30
<i>Taxus baccata</i> L.	20	-	50
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench.	15	-	20-30
<i>A. glutinosa</i> (L.) Gaertn.	10-20	40	20-30
<i>Betula pendula</i> Roth, <i>B. pubescens</i> Ehrh.	10-12	20-30	15-20
<i>Populus tremula</i> L.	20-25	-	15-25
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. <i>A. platanoides</i> L. <i>A. campestre</i> L.	25-30	40	25-50
<i>Carpinus betulus</i> L.	20	30	30-40
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	25	40	30-40
<i>Tilia cordata</i> Mill., <i>T. platyphyllos</i> Scop.	30-40	-	30-40
<i>Ulmus scabra</i> Huds.	30-40	-	30-40
<i>Castanea sativa</i> Mill.	20-30	40-60	50
<i>Fagus sylvatica</i> L.	40-50	60-80	60
<i>Quercus robur</i> L., <i>Q. petraea</i> (Mattuschka) Liebl.	30-60	80	50
<i>Juglans regia</i> L.	15-20	-	20-30
<i>Corylus avellana</i> L.	10	-	10-15
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	15	-	25

ционных гипотез, а также при палеогеографических и ботанико-географических исследованиях.

Из анализа многочисленной литературы по лесоведению [311, 316, 317, 333-335, 347, 348, 364, 432, 450] вытекает, что начальный возраст плодоношения у древесных пород неодинаковый и в зависимости от различных условий и видов варьирует в широких пределах (от 10 до 70 и более лет). Быстрорастущие и светолюбивые породы (ивовые, береза, ольха, сосна, лиственница) начинают плодоносить раньше (10-30 лет), чем медленно растущие и теневыносливые (дуб, кедр, бук, ель, пихта), у которых возобновительная способность проявляется в возрасте 40-60 лет и позднее. В неблагоприятных экологических условиях, особенно на переувлажненных и бедных почвах, плодоношение наступает на 20-50 лет позже. Деревья, растущие на свободе, достигают возраста начала смены поколений на 5-20 лет раньше, чем деревья, растущие в сомкнутом насаждении. Многие виды все же не могут развиваться на открытых местах от проростка до взрослой особи, что необходимо учитывать при анализе. Рано плодоносящие особи редко образуют доброкачественные семена, что обусловлено физиологическими процессами опыления, оплодотворения и

формирования плодов и семян. К тому же их образуется недостаточное количество.

В среднем начальный возраст плодоношения, который уже эффективен для расселения вида, можно принять в следующих параметрах: для кустарников - 5-10 лет, для ивовых (деревья), березы и ольхи - 15 лет, для светлохвойных (сосна, лиственница) - 20 лет, для древесных гемиянемохоров - 30 лет, для темнохвойных - 40-60 лет, для твердолиственных и кедровых сосен - 50 лет (табл. 6).

Рассмотрим на конкретных примерах определение скорости миграции основных видов и групп лесных растений по их биоэкологическим свойствам, от которых она непосредственно зависит. Скорость миграции какого-либо вида многолетних растений зависит прежде всего от длительности его пребывания в виргинильной стадии развития и от дальности рассеивания своих семян или появления самосева. Для определения скорости расселения ( $W_d$ , м/год) или скорости миграции ( $W_m$ , м/год) любого вида семенных растений необходимо рассчитать отношение дальности ( $S$ , м) эффективной диссеминации, или, точнее, максимально возможной дальности появления самосева (входы, подрост, более молодые особи также должны учитываться при расчете) от плодоносящих авангардных особей, к наиболее вероятному возрасту ( $A$ , лет) начала плодоношения у нового (авангардного) поколения этого же вида, т.е.  $W = \frac{S}{A}$ . Следует заметить, что исходные данные, используемые нами в последующих расчетах, взяты из многих источников, прежде всего лесоведческих, а также из наших работ. Для расчетов выбирались наиболее достоверные сведения у многих исследователей, сопоставимые с нашими данными.

## 2. Обоснование скорости расселения и миграции основных видов и групп лесных древесных растений

По степени миграционных возможностей и роли лесных пород в образовании сообществ мы делим их на следующие группы:

- А. Лиственные эуанемохоры (пионерные лесообразователи).
- Б. Светлохвойные эуанемохоры (пионерные эдификаторы).
- В. Темнохвойные эуанемохоры (таежные эдификаторы).
- Г. Темнохвойные барохорно-зоохорные породы (лесные эдификаторы).
- Д. Лиственные барохорно-зоохорные породы (неморальные эдификаторы).
- Е. Древесные гемиянемохоры (лесные конфекторы).
- Ж. Древесные зоохоры (лесные ягодные и плодовые ассектаторы).

## А. Миграционные возможности лиственных эуанемохоров

Лиственные древесные эуанемохоры по своим биоэкологическим особенностям являются породами пионерных сообществ. К пионерным лесообразователям относятся виды родов березы (*Betula*), осины и тополя (*Populus*), ивы (*Salix*) и ольхи (*Alnus*). По своим биоэкологическим свойствам они очень пластичны и лабильны, переносят континентальный климат, селятся на переувлажненных или бедных почвах, способны заселять несформированные почвы или субстраты. Породы-пионеры прежде всего отличаются широким экологическим диапазоном произрастания, но всегда очень выносливы к каким-либо крайним экологическим условиям (бедные, несформированные почвы, места с открытыми подстилающими породами, сухие или переувлажненные участки). Всходы осины и березы неприхотливы, не повреждаются заморозками и солнцепеком, светолюбивы, быстро-растущие и не заглушаются травой. Осина к тому же обладает исключительно высокой корнеотпрысковой способностью, что позволяет ей быстро закрепляться и образовывать сообщества даже в понижениях (подах) степной зоны. Благодаря этим свойствам они первыми занимают свободные от лесной растительности участки. Обилие легких семян с различными приспособлениями для их переноса на далекие расстояния (волоски, кожистые выросты, так называемые крылышки) содействует захвату этими породами новых или нарушенных земель. Опыление названных пород на относительно далеком расстоянии обеспечивается легкостью и массовостью пыльцы.

Наиболее приспособлены занимать первичные, открытые почвы и даже субстраты, причем фронтально, виды рода берез. Данные породы имеют широкий экологический диапазон местопроизрастаний. Однако и у них наблюдается избирательность к условиям местопроизрастания. Например, наиболее распространенная береза повислая (*Betula pendula* K o t h) на севере своего ареала замещается березой пушистой (*B. pubescens* E n g l.). Последний вид способен занимать заболоченные холодные почвы, непригодные для березы повислой. Береза пушистая избегает сухих местопроизрастаний, которые в состоянии занимать береза повислая. Береза шерстистая (*B. lanata* (K e g e l) V. V a s i l i.) и береза Шмидта, или железная (*B. schmidtii* R e g e l), способны занимать даже каменистые склоны. Но если первый образует верхний пояс горных лесов, то второй вид очень теплолюбив и произрастает только на юге советского Дальнего Востока. Здесь (уже при расселении) проявляются биоэкологические особенности вида, которые важно знать и

учитывать при определении скорости миграции. Каждая порода обладает специфичностью процессов диссеминации, прорастания семян и дальнейшего развития сеянцев. Например, семена березы, подобно многим травянистым сорнякам, осыплются крайне разновременно (в основном летом, но отчасти осенью, зимой и даже весной следующего года). Эти особенности вида, наряду с весьма коротким периодом покоя семян и быстрым наступлением возраста плодоношения, чрезвычайно важны для темпов расселения.

Исходя из биоэкологических свойств пород-пионеров, дальности разноса семян и раннего первоначального возраста плодоношения особей вида, определим миграционную скорость в соответствии с разработанной методикой расчета [481]. При этих вычислениях мы не принимаем во внимание природные преграды, замедляющие передвижение вида, считая, что вид может их обойти. Естественно, на это потребуется дополнительное время, что необходимо учитывать при освещении вопросов формирования ареалов конкретных видов. Возникнув, вид начинает расселяться радиально, во все стороны, где условия способствуют его закреплению. То же самое происходит при восстановлении или дальнейшем расширении ареала вида. Но в таких условиях виду приходится расселяться радиально-фронтальным образом. Процесс миграции вида — это прежде всего закрепление его особей в новых местах путем смены поколений. Первое поколение деревьев сможет дать последующее поколение только после достижения возраста плодоношения, сведения о котором уже рассмотрены. Учитывая для каждого вида растений минимально возможный возраст смены поколений (для березы, растущей на свободе,  $A = 10$  лет), эффективное для дальнейшего размножения расстояние диссеминации (имеются сведения о заносе семян березы на 1000 м), мы можем вычислить их скорость миграции. В данном случае она будет равна отношению расстояния эффективной диссеминации березовых семян к возрасту первой смены поколений у расселившихся авангардных особей, т.е.

$$W_m = \frac{S}{A} = \frac{1000}{10} = 100 \text{ м/год.}$$
 Это, видимо, оптимально возможная

для данной породы скорость миграции, пригодная для усредненных расчетов. При некоторых условиях (равнинный необлесенный рельеф со снежным настом) скорость миграции березы может достигать и больших значений. Но лесообразующее значение березы скорее будет реализовываться в этих пределах, как это видно из экспериментальных работ [272, 273]. Однако в большинстве дендрологических работ приводятся сведения о том, что в насаждении возраст начального плодоношения березы задерживается до 20–30, иногда до 40 лет. Исходная усредненная цифра этого возраста березы в насаждении,

вычисленная нами по многим данным, составляет 20 лет. Но в сомкнутых насаждениях семена березы редко разлетаются на расстояние до 1 км. Даже в условиях открытых, ничем не заросших промышленных отвалов геологической породы, по данным А.И. Лукьянца [273], семена березы обнаружены в семенномере на расстоянии 550 м от стены леса, а вне семеномера единично отмечались в пределах 1 км. Мы склонны верить экспериментальным данным, и при таких исходных величинах скорость расселения березы в лесной обстановке будет составлять  $W/d = \frac{500}{20} = 25$  м/год, а скорость миграции, вероятнее всего, может достигать более 100 м/год.

Богатые и достаточно влажные почвы занимает в первую очередь осина (*Populus tremula* L.), а на аллювиальных отложениях вдоль рек и ручьев — осокорь (*P. nigra* L.) и разные виды ивы и тополя. У них семена очень легкие, с пучком волосков и способны разноситься ветром дальше, чем семена берез. Лесоведы отмечают возможную дальность разлета семян осины до 2 км. Но без влаги их семена теряют всхожесть уже в течение 10–12 ч. Кроме того, эти породы двудомны, и для их опыления требуется относительно близкое соседство мужских и женских особей. Пыльца у осины наиболее мелкая из всех лиственных пород, а по сравнению с пыльцевыми зернами ели меньше в 10 раз. Тем не менее, по исследованиям Р.И. Муркайте [319], осина опыляется на близких расстояниях. Она считает, что удовлетворительный урожай у осины гарантируется в радиусе 60 м от опылителя, а вероятность опыления гарантируется на расстоянии двойной или тройной высоты дерева. Эти их особенности существенно влияют на миграцию и ограничивают миграционные возможности. И еще следует отметить, что семена осины набухают уже от росы. При набухании семян волоски отделяются от семени, и оно дальше не в состоянии распространяться. Учитывая, что специальных исследований по распространению отмеченных пород недостаточно, а имеющиеся сведения [273] близки данным о березе, условно можно считать их скорость миграции в пределах 100 м/год и более.

Ольха (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench.) также выступает пионерной породой на открытых эродированных землях, пойменных и сырых местах вдоль ручьев и рек, захватывая даже заболоченные участки. Ее семена легкие с бахромчатой каймой, но менее приспособлены к распространению, чем у березы. Однако они могут какое-то время переноситься течением воды, что увеличивает дальность их разноса. На свободе ольха способна плодоносить в возрасте 10–15 лет. В насаждении начало ее плодоношения затягивается до 40 лет. Считаю, что ольха также способна

расселяться в пределах от 50 до 100 м/год. Такие темпы наиболее вероятны при расселении и миграции пионерных видов деревьев лесов умеренного пояса, первыми занимающих необлесенные пространства.

Выше определены наиболее достоверные скорости расселения и миграции пионерных древесных пород. Различные условия будут обуславливать разные темпы их расселения. Но для уточнения этих скоростей расселения у многолетних семенных растений в различных условиях их обитания необходимы специальные всесторонние исследования конкретных видов. Это задача будущего. На первых порах исследования данного вопроса важно определить хотя бы наиболее вероятные скорости расселений и миграций основных видов и групп многолетних семенных растений, на основе которых можно было бы уточнить эти скорости с применением вероятностных расчетов.

#### Б. Миграционные возможности светлохвойных эуанемохоров

К пионерным эдификаторам мы относим светлохвойные древесные виды, обладающие способностью одними из первых занимать свободные площади и в то же время, в отличие от лиственных пород-пионеров, длительно, в течение сотен лет, удерживать занятые территории. К таким породам в умеренном поясе относятся виды родов сосны (*Pinus*) в основном из секции *Diploxylon* и лиственницы (*Larix*). Сосны из этой секции и лиственницы экологически пластичны, хорошо переносят неблагоприятные эдафические и гидрологические условия, переносят континентальность климата. Их семена менее остальных хвойных повреждаются заморозками и солнцепеком и могут развиваться на открытых местах, т.е. вне лесной обстановки. Кроме того, их семена прорастают даже на относительно холодных (+5 – +6 °C) и несформированных почвах, а всходы растут быстро и не угнетаются травостоем. Эти свойства и позволяют отмеченным видам сосен и лиственниц одними из первых занимать свободные от лесной растительности площади.

Семена видов упомянутых родов относительно легкие, с крыльшками, хотя тяжелее семян лиственных пород-пионеров, и сравнительно далеко могут быть занесены ветром. Но эффективное их рассеивание отмечается в пределах нескольких сотен метров (см. табл. 5). В лесоведении давно уже используют данные об эффективной дальности разлета семян сосны обыкновенной для определения ширины лесосек, на которой возможно успешное возобновление. С этой целью при сплошных рубках сосны ширина лесосеки составляет 100 м, а



при ширине 250 м рекомендуется оставлять одно семенное дерево в радиусе 100 м [324, 364, 445, 450].

Восстановление сосны на лесосеках шириной до 500 м характеризовал В.Г.Нестеров [334, с. 56], отмечая, что они неудовлетворительно возобновляются даже за 10–15-летний срок, несмотря на наличие на них семенников. Это вызывалось гибелью сеянцев сосны и слабой всхожестью семян на освещенных и периодически пересыхаемых почвах. Он также писал [335], что для прорастания семян требуются тепло, вода и воздух и обычно не нужен свет. Максимально далекое появление сеянцев сосны на открытой местности выявлено [273] в пределах 550 м от стены леса, причем по направлению ветра, а лиственницы – всего на расстоянии 250 м. Проанализировав все имеющиеся сведения по дальности рассеивания семян сосны, мы пришли к выводу о том, что их диссеминация эффективна в лесной обстановке в пределах 150 м, а на открытых местах до 600 м и в малой степени до 900 м. Для лиственниц дальность рассеивания семян в указанных выше условиях может быть близкой, но миграционные возможности лиственниц заметно ниже из-за особенностей строения пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна сосны имеют воздушные мешки и могут относительно далеко распространяться, а пыльцевые зерна лиственницы не имеют воздушных мешков, и их рассеивание происходит на близкие (в пределах 100 м) расстояния.

Быстрый рост сосны и лиственницы продолжается до 50–70 лет, а продолжительность жизни достигает 500 лет и более. Однако возраст начала смены поколения у них наступает несколько позже, чем у мелколиственных эуанемохоров. По мнению В.Ф.Овсянникова [348], при свободном стоянии сосна начинает цвести уже с 15 лет, а в сомкнутых насаждениях – не раньше 30–40 лет. Такие же сведения мы получили при усреднении всех данных, опубликованных в лесоведческих и дендрологических работах. Однако необходимо учитывать, что семена с молодых деревьев маложизнеспособны [294–296, 396, 525].

При исходных данных о начале плодоношения сосен и лиственниц на обочине с 15 лет и в древостоях с 30 лет и при эффективной диссеминации в соответствующих условиях (150 м в сомкнутом лесном сообществе и 600 м на свободе) скорость расселения сосны и лиственницы (да и других хвойных с подобными семенами) в лесной среде при 30-летнем возрасте начала смены поколений составляет 5 м/год. Маловероятна скорость до 30 м/год. Скорость миграции, исходя из максимальных исходных данных, соответственно будет варьировать от 30 (предельная для лиственниц) до 60 м/год.

Сосны секции *Diploxylon* и некоторые виды из секции *Harloxylon* с крупными семенами (0,8–2 см) с крыльшками, видимо, в состоя-

нии будут расселяться лишь со скоростью 5 м/год, скорость миграции у них может составлять не более 10 м/год.

Эти особенности расселения сосен и лиственниц еще раз подтверждают наше высказывание о необходимости более подробных исследований миграционных особенностей конкретных видов, даже близких по экологии, но отличающихся специфическими свойствами или морфологией семян и плодов. Кроме того, надо учитывать экологию мест заселения, которые чаще всего бывают уже заняты лиственными породами-пионерами. Поселяясь на уже занятых березой или осинной мочалах или на необлесенных бедных и сухих почвах, сосне в первом случае приходилось выдерживать конкуренцию мелколиственных пород, а во втором – медленно развиваться вследствие неблагоприятных условий экотопа. Все это замедляет ее развитие и уменьшает скорость расселения и скорость миграции.

Остановимся на особенностях миграции древесных лесных растений. Предположим, что семена сосны каким-то образом все же появляются на расстоянии до 10 км от опушки. Но способна ли одна особь опылиться и образовать в достаточном количестве доброкачественные семена? Если исходить из экспериментальных данных биогеоценологов [351], то такое предположение нереально. Несомненно, что для дальнейшего захвата территории необходимо произрастание на относительно близком расстоянии других особей, причем для хвойных требуются группы из десятков деревьев. Таким образом, реальная значимость далеких, но единичных расселений ничтожна, так как далеко выдвинувшейся авангардной особи надо будет просуществовать до того времени, пока к ней не приблизится группа авангардных особей популяции. И это несмотря на наличие воздушных мешков у пыльцевых зерен сосны. Тем более нереальны такие далекие миграционные "скачки" у лиственниц с относительно тяжелой пылью и без воздушных мешков (то же у всех лиственных пород, опыляющихся ветром).

Далекий занос семян с крыльшками по поверхности снежного настила на равнинной территории возможен. Но это еще не будет содействовать миграции данного вида, так как для осуществления эцезиса необходимы успешное плодоношение инвазионной особи, размножение и образование популяции расселившегося вида в новом месте. Только при наличии смены поколения речь может идти об эцезисе и миграции вида. Исходя из такого понимания характера миграции растений, необходимо проводить расчеты скорости миграции, которые и будут отражать реально происходящие явления. Насколько важны рассматриваемые нами вопросы, в частности полноценность перекрестного опыления и массовое образование доброкачественных семян, которые в свою очередь обеспечивают генетическое разнообразие и большую кон-

курентоспособность вида, свидетельствуют примеры вытеснения одним видом другого, близкого вида. Например, А.И. Колесников [196] отмечает, что лиственница сибирская (*Larix sibirica* L e d e b .) с лучшим качеством семян вытесняет из насаждений лиственницу Сукачева (*L. sukaczewii* D y l .).

#### В. Миграционные возможности темнохвойных эуанемохоров

К темнохвойным таежным эдификаторам, имеющим легкие с крылышками семена, рассеиваемые ветром, относятся виды родов ели (*Picea*), пихты (*Abies*), тсуги (*Tsuga*), псевдотсуги (*Pseudotsuga*) и кедров (*Cedrus*). Виды этих родов наиболее теневыносливы, благодаря чему являются очень сильными эдификаторами. Это породы горных склонов и склонов речных террас с достаточно влажным воздухом и хорошо увлажненными почвами, частыми туманами. Виды ели и пихты избегают мест с высокими летними температурами, совершенно не переносят сухих и засоленных почв, избегают переувлажненных мест с застаивающейся водой. Многие виды ели способны переносить очень низкие температуры и континентальность климата, занимают верхний лесной пояс в горах. Но их всходы и подрост повреждаются весенними заморозками и не выживают на открытых местах вне лесного полога. Ель более требовательна к минеральному составу почвы, чем сосна, но менее, чем пихта. К тому же пихта более теплолюбива, чувствительна к зимним морозам; она избегает резкоконтинентального климата, предпочитает мягкую зиму и прохладное лето.

Темнохвойные древесные породы не могут поселяться вне лесной обстановки из-за трудности прорастания мелких семян и прежде всего невозможности их выживания. Всходы их погибают как от заморозков, так и от солнцепека. Кроме того, одиночные деревья с характерной для этих пород поверхностной корневой системой на равнине или открытых местах подвергаются ветровалу. Поэтому таежные эдификаторы расселяются постепенно, популяциями на все благоприятные для их произрастания места, вытесняя все остальные лесообразователи, и в первую очередь лиственные породы-пионеры.

Ели и пихты — однодомные ветроопыляемые деревья. Пыльцевые зерна у них с двумя воздушными мешками в виде придатков. Но они крупнее пыльцы сосны обыкновенной. По данным В.Н. Сукачева [432], изолированные деревья начинают цвести с 25-30 лет, но дают только пустые семена. Итак, цветение — это еще не признак образования доброкачественных семян. Кроме того, в разных условиях один

и тот же вид начинает плодоносить в различные периоды. Тем более наблюдаются различия в сроках начала плодоношения у разных видов. Например, ель аянская (*Picea ajanensis* F i s h .), по данным Г.Ф. Старикова [427], начинает образовывать шишки лишь в 50-60 лет, а по сведениям Н.В. Усенко [486], — в 40-50 лет. Пихта сибирская (*Abies sibirica* L e d e b .) как порода наиболее теневыносливая выступает соедификатором еловых лесов и начинает плодоносить в 50-70 лет.

Как видим, в разных условиях и различных зонах и регионах могут быть свои отклонения времени начала плодоношения. Все это подтверждает тот факт, что определение миграционных возможностей видов — непростая задача, но вероятно разрешима. Приходится обобщать исходные данные по начальному возрасту вступления вида в стадию плодоношения и по дальности диссеминации, но в основном из районов с нормальным циклом развития рассматриваемого вида. Такие обобщенные данные, по нашему мнению, дадут возможность определять достоверные показатели миграционных способностей вида в процессе формирования его ареала.

Вначале [481] нами было принято считать средний возраст начала смены поколений у темнохвойных пород 40 лет. Обобщенные сведения, собранные из всех доступных нам источников, близки к 50-летнему возрасту. Для удобства расчета мы округляем обычно эти сведения и принимаем для ели возраст начала смены поколений 50, для пихты — 60 лет. В связи со спецификой произрастания ели и пихты, в частности только в сомкнутых древостоях, их семена, имея возможность относительно далеко разноситься ветром, из-за различных препятствий и уменьшения силы ветра среди древостоев разлетаются на незначительное расстояние: 250-350 м на лесосеке и 150-200 м в насаждениях. Даже снежный наст в лесу не содействует далекому разносу семян. По исследованиям лесоведов [334], самосев ели на лесосеках распределяется от "стены" леса неравномерно, с удалением от нее заметно убывает и на расстоянии около 120 м совсем исчезает. Даже на открытых местах А.И. Лукьянец [273] обнаружил сеянцы ели на расстоянии 350 м от опушки леса, а пихты — всего на 150 м.

Учтем фактор вероятного совпадения направления ветра с миграцией вида и увеличим расстояние диссеминации семян ели по снежному насту до 500 м в лесной обстановке и до 1000 м на открытой местности до участка, уже занятого березой или осинкой. В таком случае скорость расселения темнохвойных пород будет составлять 5-10 м/год, а скорость миграции вероятна в пределах 20 м/год. У пихты ввиду специфики разлета семян осенью в связи с распадом

шишек, очевидно, скорость миграции и скорость расселения совпадут, т.е. составят не более 10 м/год. Добавим, что вне еловых лесов пихта редко расселяется.

Тсуга (*Tsuga canadensis* (L.) S. & G. и др.) и псевдотсуга (*Pseudotsuga menziesii* (M. B.) F. R. & M. и др.) по биоэкологии близки ели и пихте. Но они более теплолюбивы, тяготеют к приморскому климату и особенно реагируют на атмосферную и почвенную влагу. Страдают от поздних весенних заморозков. Любят верхушечное освещение, особенно псевдотсуга. Мелкие с крылышками их семена осыпаются в основном осенью. Но в отличие от елей и пихт их пыльцевые зерна без воздушных мешков и не в состоянии далеко рассеиваться. Считаем, что скорость миграции у них также не превышает 10 м/год, хотя в горных условиях может быть и выше.

Вследствие подобия биоэкологических свойств (за исключением теплолюбия) и морфологии пыльцы и семян, очевидно, такие же миграционные способности у видов семейства таксодиевых (*Taxodiaceae*), особенно роды секвойя (*Sequoia*) и секвойядендрон (*Sequoiadendron*), а также у видов настоящих кедров (*Cedrus* sp.)

#### Г. Миграционные возможности темнохвойных барохорно-зоохорных пород

К темнохвойным эдификаторам смешанных лесов с барохорным и зоохорным способами распространения семян (орешков) относятся в основном кедровые сосны из секции *Harpoxylon*. Кедровые сосны (*Pinus cembra* L., *P. sibirica* DuRoi, *P. koraiensis* Siebold et Zucc., *P. ramila* (Pall.) Regel), а из секции *Diploxylon* - *Pinus pinea* L. приурочены в основном к горным странам, достаточно приспособлены к горным и континентальным типам климата, а некоторые (кедровый стланик) окаймляют границу лесов в горах и в лесотундре. Кедровые сосны достаточно теневыносливы, особенно их подрост, благодаря чему поселяются под пологом лиственных пород. Со временем они как мощные долгоживущие эдификаторы перерастают лиственные породы по высоте и формируют древостой со своим преобладанием. Кедровые сосны предпочитают достаточно богатые и влажные почвы, хотя могут поселяться и на заболоченных местах с проточной водой и даже на песчаных почвах. Но рост их в таких условиях ослаблен и они недолговечны.

Кедр - однодомное раздельнополое и ветроопыляемое растение древесного типа. Его пыльцевые зерна с двумя воздушными мешками

могут переноситься на относительно далекое расстояние. Это свойство в сочетании с обособленным размещением в кроне мужских колосков и женских шишечек и одновременность пыления и восприятия пыльцы на одном и том же дереве способствуют перекрестному опылению. С наступлением осенних заморозков шишки у кедровых сосен в ветреную погоду постепенно опадают. В горных условиях, падая на скалы или на комли и корневые лапы расположенных ниже деревьев, часть орешков выскакивает из шишек и со временем прорастает. Остальная часть орешков вместе с шишкой скатывается от кроны материнского дерева по склону (чем круче склон, тем дальше), оставаясь у препятствия (комли и корни деревьев и подрост, камни, бугры и разные понижения). Со временем шишка разрыхляется, орешки высвобождаются из-под чешуи и, достигая почвы, прорастают.

Таким образом, основной способ диссеминации у кедровых сосен - барохорный. Орешки при этом на равных местах рассеиваются на относительно близкие расстояния в границах проекции кроны, а на склонах - до 50 м от плодоносящих деревьев. Птицы (кедровка, сойка) и животные (белка, соболь, медведь), срывая шишки или добывая орешки из них, также часть урожая роняют под кронами. Но роль птиц, особенно кедровки, при миграции кедровых сосен за пределы ареала несомненна. Они делают запасы, которые прячут на расстоянии десятков и сотен метров от плодоносящих деревьев. Зоологи приводят данные о якобы весьма далеком (до нескольких километров) переносе орешков кедровками. Наши наблюдения не подтверждают этих сведений. Реально мы наблюдали занос птицами орешков кедровых сосен, бука, а также желудей в пределах 300-500 м. Вероятно, бывают случаи заноса орешков кедровкой до 1000 м (см. табл. 5).

Возраст начала смены поколений у кедровых сосен наступает значительно позже, чем у всех древесных пород. На опушке и на более освещенных местах, что в условиях тайги бывает очень редко, они начинают плодоносить в 30 лет, а в насаждении - в 50 лет и позже. Исходя из этого, считаем, что скорость расселения кедровых сосен 10 м/год, а скорость миграции - в пределах 10-20 м/год. У кедров европейского из-за более позднего наступления начального возраста плодоношения (70-80 лет) скорость миграции снижается до 12-15 м/год. Кедровый стланик плодоносит на освещенных местах с 25 лет, а под пологом древостоев в 40 лет. Соответственно скорость его расселения и миграции будет варьировать в пределах 20-40 м/год.

#### Д. Миграционные возможности лиственных барохорно-зоохорных пород

К листовым барохорно-зоохорным эдификаторам неморальных лесов относятся широколиственные медленно растущие (особенно в молодом возрасте), но долгоживущие древесные породы. В группу таких пород входят виды родов семейства буковых (Fagaceae): дуб (*Quercus*), бук (*Fagus*) и каштан (*Castanea*). В эту же группу следует включать конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum* L.) и виды рода ореха (*Juglans* sp.).

Рассмотрим миграционные способности этих видов по родам. Наиболее многочисленный в видовом отношении род дуба. Он насчитывает до 500 видов. Все виды дуба однодомны и анемофильны с пыльцевыми зёрнами среднего размера (20–35 мкм), но без специальных приспособлений для их далекого рассеивания. В древостое они оседают в пределах 100 м от кроны дерева. Виды дубов относительно светолюбивы и нуждаются в богатой и достаточно влажной почве. Однако некоторые виды могут выносить обедненные или периодически сухие почвы, обладая мощной корневой системой. Заболоченных и длительно переувлажненных почв избегают, предпочитая хорошо аэрируемые и дренированные места.

Дуб черешчатый – наиболее распространенный вид умеренного пояса Европы, относительно теплолюбивый и светолюбивый, нуждается в верхушечном освещении, страдает от поздних весенних и ранних осенних заморозков, а также от сильных морозов. Он переносит морозы хуже кленов, липы и ильма, но лучше ясеня, граба и лещины. При засушливом лете и суровой зиме его древостой сильно повреждаются и нередко усыхают на больших площадях. По данным К.Б. Лосицкого [271], на открытых местах подрост дуба вымерзает уже при минус 13–14 °С, а в более континентальных условиях – даже при минус 7–8 °С. Дуб черешчатый избегает кислых, сильноподзолистых, грубогумусных разностей почв, а также солонцов и солончаков. Он относительно солеустойчив и засухоустойчив. Для своего развития дуб нуждается в симбиозе с грибами, т.е. он микотрофного типа питания.

Дуб черешчатый вне древесного полога с освещенной кроной начинает цвести с 20 лет. Г.Ф. Морозов [316] указывал, что дуб семенного происхождения в насаждении начинает плодоносить в 70–80 лет. М.Е. Ткаченко [450] считал, что он может плодоносить в насаждении в 50 лет, а на опушке – в 30 лет. Близкие данные приводятся в сводной таблице F. Firbas [542] (см. табл. 6). Следует заметить, что наступление зрелости у деревьев находится в тесной зависимости от климатических и почвенных условий. Эти данные по

одной из наиболее изученных в лесоведении древесной породе подтверждают целесообразность исследования при расчетах скорости расселения предельно возможных и эффективных исходных величин, которые характерны для оптимальных условий произрастания рассматриваемого вида. Для расчета мы принимаем минимально вероятный возраст начала плодоношения у дуба черешчатого с 25 лет на опушках и открытых местах и в насаждении с 50 лет. Наиболее эффективно дуб расселяется в пределах 100 м от кроны материнского дерева [481]. Но менее эффективно с достаточной вероятностью его желуди могут быть занесены на расстояние до 500 м. По нашим наблюдениям, наиболее часто разносит желуди в лесной обстановке сойка, которая прячет их на расстоянии до 100 м от плодоносящих деревьев. На вырубках и в несомкнувшихся лесных культурах, т.е. молодняках, это расстояние достигало 250–300 м. Причем необходимо подчеркнуть, что сойка не роняет желуди, а прячет их в лесной подстилке. Нелесных участков сойка избегает, что отмечено Н.Г. Холодным [503]. О том, что инстинкт птиц специально не приспособлен для расселения растений, свидетельствуют наши наблюдения. Мы обнаруживали спрятанные сойкой желуди в самых невероятных местах (на крыше котельной, железобетонной панели и досках), где их прорастание и рост самосева не возможен.

Важно отметить, что переноса желудей течением вод, видимо, не происходит. А.К. Денисов [122] считает это невозможным, так как доброкачественные желуди тонут в воде, а вошьывают только порченные. Птицы – единственный агент, способствующий (в отмеченных нами пределах) заносу тяжелых семян.

Исходя из представленных нами данных, скорость расселения дуба при барохорном способе будет составлять 1–4 м/год, при зоохорном способе – 4–6 м/год. Скорость миграции дуба может достигать не более 10 м/год.

Отметим особенности расселения дуба монгольского, который мы исследовали более тщательно [468–473]. Дуб монгольский по биологии близок к дубу черешчатому и скальному. Дуб монгольский также относительно теплолюбив и нуждается в прямом солнечном освещении верхней части кроны. Поэтому у северного предела своего ареала он приурочен к наиболее прогреваемым, солнечным склонам южной экспозиции. Он чувствителен к весенним и осенним заморозкам, от которых его всходы и подрост часто повреждаются и погибают. Поэтому дуб монгольский избегает морозобойных понижений, особенно открытых мест. Но в целом этот вид выдерживает довольно низкие температуры (до минус 50–52 °С) и является наиболее морозоустойчивым, что подтверждается его широким распространением на севере (почти

до 54 ° с.ш.) и в горах (более 1000 м на юге Приморья и до 800 м в Приамурье). Этот вид также вынослив к сухости воздуха и почв и выдерживает резкие колебания относительной влажности воздуха (на протяжении суток в пределах 30–80 %). Монгольский дуб в континентальных условиях произрастания отнесен нами к северному климатическому экотипу. Там он выдерживает экстремальные условия типичного бореального климата, которому присуща среднегодовая температура вегетационного периода 6 °С и менее [475, 479]. Нередко он растет в соседстве с вечной или длительной сезонной мерзлотой при обычной среднегодовой температуре до минус 5 °С и менее. Однако в этих условиях дуб плодоносит слабо, исключительно редко и существует в основном за счет сильной порослевой способности. Доброкачественных желудей здесь мало. Часто внешне вполне сформированные желуди (иногда до 1,6 см длиной и 1,3 см в диаметре) внутри оказываются пустыми, что случается в результате партенокарпии. В некоторые годы недостаток тепла не позволяет вызревать сформированным желудям в северных рощах, а осенние заморозки повреждают их еще зелеными на дереве. При этом плод чернеет и становится морщинистым, а семядоли приобретают сиреневую окраску. Этим мы подчеркиваем важность знаний экологии и биологического развития вида на пределе его ареала для миграционных возможностей. Дуб монгольский также способен на открытых местах начинать плодоносить с 25 лет. Но в смешанных таежных лесах, особенно на горных склонах, его рост значительно медленнее, чем у дуба черешчатого, и соответственно возраст начала плодоношения наступает позднее. Специальные исследования [468] показали, что в таких условиях дуб монгольский начинает плодоносить с 80–100 лет, редко с 60, достигая высоты 15 м и диаметра ствола 12–20 см. Поэтому миграционные возможности дуба монгольского ниже, чем дуба черешчатого, и он расселяется со скоростью 5–8 м/год. Более высокие миграционные темпы вряд ли возможны из-за сложности опыления.

Если дуб распространен в основном на равнинных территориях, то бук лесной (*Fagus sylvatica* L.) довольно широко распространен в горах, тяготея к влажному приморскому климату. Он теплолюбив и требователен к богатству и влажности почв. Бук очень чувствителен к континентальности климата, вымерзает от воздействия сильных морозов, а его всходы и сеянцы побиваются заморозками и требуют притенения. Поэтому он поселяется только под пологом других, в первую очередь лиственных деревьев. Это одна из наиболее теневыносливых лиственных пород, что усиливает ее конкурентоспособность. Но развиваясь в тени, бук растет очень медленно и начинает плодоносить позже всех лиственных пород – редко в 40 лет, обыч-

но в 60 лет и позже. Бук – однодомное анемофильное растение. Его пыльцевые зерна очень крупные (40–87 мкм), без приспособлений для далекого переноса ветром, перекрестно он опыляется в радиусе 50 м, менее вероятно – 100 м. Имеются сведения о том, что птицы разносят буковые орешки на 500–600 м (см. табл. 5). При таких исходных данных расселение бука при барохорном способе происходит со скоростью 20–50 см/год. Скорость миграции при зоохорном способе распространения семян, исходя из максимально возможных исходных расчетных данных, может составлять не более 10 м/год.

Темпы расселения каштана съедобного (*Castanea sativa* Mill.) и его миграционные возможности, очевидно, аналогичны буку. Он также в насаждениях начинает поздно плодоносить (в 40–60 лет). На открытых местах его самосев не способен выживать, так как требует притенения и повреждается заморозками. Это порода очень теплолюбивая, предпочитает достаточно влажный приморский климат. По теневыносливости каштан несколько уступает буку. Селится на довольно мощных, плодородных и влажных почвах горных склонов нижнего пояса. Но в отличие от бука он опыляется и насекомыми. Эта особенность усиливает возможности его опыления и повышает вероятность миграции на более далекое расстояние (в пределах 5–10 м/год).

Конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum* L.) также опыляется насекомыми. Его требования к экологической среде аналогичны требованиям каштана съедобного. Но он морозоустойчивее и способен выносить климат южной тайги. У него очень крупные семена, которые распространяются барохорным способом. Ввиду этого скорость миграции, одна из самых низких для древесных пород, совпадает со скоростью его расселения. В литературе мы не встречали сведений о разносе каштанов какими-либо животными. Учитывая, что в естественных условиях это порода горных склонов, считаем, что диссеминация его семян по склону возможна на расстояния до 25–50 м. Конский каштан в насаждениях начинает плодоносить с 50, а на более открытых и освещенных местах с 25 лет. Исходя из этих данных, скорость миграции составит не более 0,5–2 м/год.

Орехи (*Juglans* L.) – однодомные ксеногамные анемофильные растения. Они требуют богатых и хорошо увлажненных почв, теплолюбивы, а их ареалы приурочены к южной части умеренного биоклиматического пояса. Это растения гор. Наибольшее значение имеют орех грецкий (*J. regia* L.) и орех маньчжурский (*J. mandshurica* Maxim.), а также произрастающие в Северной Америке орех серый (*J. cinerea* L.) и орех черный (*J. nigra* L.). Все виды орехов быстрорастущие и долговечные (живут 300–400 лет). Орехи очень чувстви-

тельно к поздним весенним заморозкам. От сильных морозов вымерзают их интродуцированные особи в более северных районах. Для орехов характерна диогогамия — одновременное созревание на одном и том же дереве мужских и женских цветков, чем обеспечивается обязательное для этого рода перекрестное опыление. Пыльцевые зерна у орехов относительно крупные (30–50 мкм) без особых приспособлений для их транспортировки на далекое расстояние. Поэтому для успешного опыления и хорошего плодоношения необходимо групповое произрастание ореховых деревьев. Орехи довольно светолюбивы и начинают рано плодоносить: на свободе с 15–20, в насаждениях с 30 лет. Их крупные плоды опадают главным образом под кроной деревьев или вблизи от нее — до 10 м на равнине и не более 50 м в горах.

Скорость расселения орехов очень низкая — в пределах 1,5–2 м/год. Их миграция за пределы ареала способствуют птицы. По нашим наблюдениям, орехи могут заноситься крупными птицами (в первую очередь воронами) на расстояние до 100 м. На днестровских каньонобразных необлесенных склонах нам встречался самосев ореха грецкого среди скал на расстоянии до 300 м от плодоносящих экземпляров, широко разводимых в этих местах на приусадебных участках. Конечно, здесь нет полной уверенности в том, что они появились в результате заноса орехов птицами, а не человеком, но вероятность такого разноса орехов все же имеется.

При таких исходных данных скорость миграции у орехов достигает 1–5 м/год, маловероятна — до 15 м/год. При этом учтены обязательная ксеногамия у орехов и невозможность опыления перекрестным образом на далеком расстоянии.

#### Е. Миграционные возможности древесных гемманомахоров

К древесным гемманомахорам относятся деревья с семенами, имеющими кожистые пленочные выросты, так называемые крылышки. Их семена относительно тяжелые и при наличии крылышек под воздействием ветра в планирующем полете равномерно рассеиваются вокруг кроны [483]. Эти породы не образуют монодоминантных сообществ, но являются важнейшими компонентами широколиственных лесов — конфекторами. Такими древесными конфекторами являются виды родов клена (*Acer*), липы (*Tilia*), граба (*Carpinus*), ясеня (*Fraxinus*) и ильма (*Ulmus*). По способу опыления их можно разделить на энтомофильную (клен, липа) и анемофильную (граб, ильм, ясень) группы.

Клен остролистный (*Acer platanoides* L.) и викарные ему виды на Дальнем Востоке — клен мелколистный (*A. mono Maxim.*) и Майра (*A. mauryi* Schweg. ex Maur.) — обладают наиболее обширными ареалами и способны переносить континентальность климата. Предпочитают плодородные, достаточно влажные почвы; избегают засоленных, песчаных и сухих почв. Как породы второго древесного полога они выносят затенение, особенно в молодом возрасте. Клен полевой (*A. campestre* L.) менее теневынослив и морозоустойчив, более требователен к теплу. Сухость и засоленность почв переносит лучше, чем клен остролистный. Но еще более приспособлены к таким почвам клен татарский (*A. tataricum* L.) и викарные ему виды в Средней Азии — клен Семенова (*A. semenovii* Regel et Herd.) и на Дальнем Востоке — клен приречный (*A. ginnala Maxim.*). Соответственно этим свойствам располагаются предельные границы ареалов этих видов кленов с севера и северо-востока к югу. Клен ложноплатановый, или явор (*A. pseudoplatanus* L.), предпочитает более мягкий приморский климат; он более теплолюбив и вымерзает под воздействием сильных морозов. Виды кленов в основном одностомные, хотя имеются особи типично женские или мужские. Плод у кленов — дробная крылатая двусемянка, при созревании распадающаяся на две односемянные крылатки. Они, каждая в отдельности, разносятся ветром осенью, частично в первой половине зимы.

Как установлено нами [483], семена кленов в разреженном лесу без подлеска рассеиваются в пределах 100 м, а наиболее массово — до 15–25 м от кроны материнского дерева. Конечно, при определении дальности диссеминации у кленов, как и у других гемманомахорных пород, необходимо принимать во внимание высоту прикрепления семян в кроне деревьев или кустарников. В молодом возрасте, когда высота деревьев незначительна, а также у кленов кустарникового типа (клена татарского, приречного, Семенова и др.) дальность рассеивания семян будет значительно меньше, чем у высоких деревьев. Специальными исследованиями установлено [163, 523], что расстояние разлета семян гемманомахоров равняется двойной или тройной высоте прикрепления зачатков в кроне деревьев или кустарников. Кроме того, это сугубо лесные породы и, за исключением клена татарского и приречного, не способны приживаться на открытых, вне древесного полога, местах. В лесной обстановке диссеминация ограничивается в пределах, рассмотренных нами ранее.

Начальный возраст плодоношения у разных видов кленов неодинаковый и варьирует от 15 (клен татарский) до 30 лет на освещенных местах и до 50 лет и позже в лесном сообществе. Для расчета скорости расселения кленов и скорости миграции возьмем минималь-

но вероятные сроки плодоношения и максимально вероятную и в то же время эффективную для эцезиса вида дальность диссеминации (см. табл. 5, 6). Исходя из экспериментальных данных, скорость расселения кленов в естественной для них обстановке широколиственного леса будет составлять 1-4 м/год, но с низкой степенью вероятности не более 5 м/год. Скорость миграции крупных деревьев клена обычно равняется максимально возможной скорости расселения в лесной среде, т.е. достигает 4-5 м/год. Даже при максимальных, но маловероятных исходных данных по диссеминации в 240-250 м скорость миграции будет составлять не более 5-6 м/год. У кустарниковых видов кленов, способных закрепляться на открытых приречных склонах (клен татарский, приречный), скорость миграции может достигать 8-10 м/год.

К анемофильной группе древесных растений, конфекторов, также относятся виды рода липы (*Tilia* L.). Все их виды близки по биоэкологии, относительно теплолюбивы. Такие широкоареальные виды, как липа мелколистная (*T. cordata* Mill.) и ее географический викариант - липа амурская (*T. amurensis* Rupr.), способны переносить континентальный климат. Липы очень теневыносливые деревья с мощной корневой системой и сильной порослевой способностью, произрастающие на богатых, хорошо дренированных почвах. Они не растут на заболоченных и засоленных почвах, избегают бедных и сухих местообитаний. Липа мелколистная и липа амурская морозоустойчивы, что позволило им занять обширный ареал в умеренном поясе. На северном пределе ареала они растут в подлеске смешанных лесов южной тайги, обычно принимая кустарниковую форму. Очень теплолюбивы виды лип, имеющих самые южные границы ареала: липа крупнолистная (*T. platyphyllos* Scop.) и особенно липа войлочная (*T. tomentosa* Moench) и липа маньчжурская (*T. mandshurica* Rupr.). Липы начинают плодоносить при оптимальных условиях и на освещенных открытых местах с 25-30 лет, а в насаждении - с 40 лет и позднее. Плоды у липы развиваются из соцветия с прицветным листом (крыловидным придатком). Благодаря ему семена липы порывами ветра разлетаются равномерно от кроны на расстояние 10-30 м. Реже их можно встретить в древостое на расстоянии 50-60 м от плодоносящей особи, что уже связано с переносом их ветром по снежному насту. Орешки у липы опадают одновременно, в том числе зимой, что может содействовать более далекому их разнесу при стечении благоприятных условий и достаточно сильного ветра в нужном направлении. В литературе (см. табл. 5) есть указания о том, что соплодия липы могут разноситься ветром до 100-200 м, а в степных условиях - до 350 м. Но эти данные либо условны [364], либо добы-

ты не в естественных [30], а в степных условиях произрастания липы (в защитных лесополосах). У липы нередко наблюдается партенокарпия, на что также необходимо обращать внимание при исследовании процесса диссеминации. Считаем, что сугубо лесная порода не в состоянии расселяться на далекие расстояния из-за тяжести целого соплодия и множества препятствий для переноса ветром в лесной обстановке. Согласно H. Ridley [558], семена липы фиксировались в лесу в радиусе 16,5 м от кроны плодоносящего дерева.

Принимая во внимание наши наблюдения за диссеминацией липы в лесу, сравнивая с возможностью расселения клена в такой же обстановке, мы приходим к выводу о том, что дальность разлета и последующего перевевания соплодия липы реально не превышает расстояния, равного двойной высоте прикрепления соплодия в кроне дерева, т.е. в пределах 60-100 м. У лип, растущих на склонах речных террас, в некоторых случаях возрастает дальность переноса соплодий путем их транспортировки ветром по льду замерзшей реки. Но совпадение направления ветров в зимний период с направлением течения реки и миграцией вида представляет собой очень редкое явление - в виде исключения и на относительно близкое расстояние. Поэтому такие исключения нами не принимаются при расчете скорости миграции любого подобного вида. Это тем более справедливо, так как мы обычно завышаем исходные данные для перекрытия таких исключений. Исходя из рассмотренного выше, считаем, что все виды липы способны расселяться обычно в лесных ценозах со скоростью 1,5-2 м/год, а скорость миграции может достигать 5, менее вероятно 10 м/год.

К анемофильной группе древесных растений - конфекторов - относятся виды родов граба, ильма и ясеня. Причем у граба и ильма цветы однодомные и раздельнополые, а у ясеня обычно двудомные. Виды рода граба довольно крупные деревья - граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.) и его географические викарианты на Дальнем Востоке - граб сердцелистный (*C. cordata* Blume) на Кавказе - кавказский (*C. caucasica* A. G. R. o. v. h.), а также кустовидный граб восточный, или грабинник (*C. orientalis* Mill.). Все виды граба довольно теплолюбивы, приурочены к умеренному поясу. Они избегают районов с резкими температурными колебаниями, а также морозобойных мест. Виды граба очень теневыносливы, а грабинник - светолюбивый ксерофит. Теневыносливость граба больше, чем липы, но меньше, чем тиса, ели, пихты и бука. Предпочитает средние по богатству и влажности почвы, избегает сильно переувлажненных и сухих мест. По данным П.С. Погребняка [364, с. 78], граб не выдерживает затопления даже в течение короткого времени, поэтому в поймах рек отсутствует. Это важное свойство свидетельствует о невозмож-

ности граба расселяться при помощи течения реки и паводковой воды. У граба плод-орешек с крылатым прицветником, с помощью которого его семена разлетаются в планирующем полете в равнинных лесах на расстояния до 20-30 м, а на более разреженных участках леса и на склонах - до 90 м [558]. По нашим данным, граб расселяется в радиусе 10-20 м от кроны плодоносящего дерева, заметно также его возобновление в пределах 45-50 м; но, вероятно, в некоторых условиях он может расселяться на расстояния до 100-150 м. У анемофильного граба пыльцевые зерна относительно крупные (35 мкм) и далеко не распространяются в лесу. А между тем для граба обязательно перекрестное опыление. Как считает А.И. Колесников [196], граб нуждается в перекрестном опылении, причем в неоднократном попадании пыльца на рыльце, что обуславливает его групповое размещение. По нашим данным, его далеко расположенные (200 м и более) единичные особи не образуют полноценных семян, как правило, им свойственна партенокарпия. Учитывая все отмеченное, считаем, что граб расселяется в лесу со скоростью 1-2 м/год, а скорость миграции его может достигать 2-4 м/год (не более 6 м/год).

Виды рода ильма (*Ulmus*) теплолюбивы и предпочитают селиться на богатых, достаточно влажных почвах с близким залеганием грунтовых вод. Некоторые виды ильма в состоянии переносить сухость воздуха и почв, их засоленность. К ним относятся берест (*U. carpinifolia* R u r r . ex S u s h .) и вяз мелколистный (*U. pumila* L.). Они светолюбивы, засухоустойчивы, способны переносить засоление почв и расселяться в степи. Промежуточным по экологии является вяз гладкий (*U. laevis* P a l l ), который селится на хорошо дренируемых почвах. Вяз шершавый (*U. glabra* H u d s .) - дерево преимущественно пойменных лесов. В отличие от остальных видов рода он наиболее теневынослив, способен длительное время произрастать под пологом, нередко в виде подлеска. Это сугубо лесной вид. Ильм лопастный (*U. laciniata* (T r a u t v.) M a u r) близок к вязу шершавому (*U. glabra*) и является его географическим вариантом. Подрост ильмов, произрастающих в лесной среде, довольно теневынослив. Ильмовые - в основном быстрорастущие коренные лесообразователи. Но разные виды отличаются по экологии. Берест проявляет черты пионерной породы в степи, а вяз - в поймах рек. Этому способствуют ежегодное и обильное плодоношение, относительная легкость и летучесть семян. У береста эта роль усиливается хорошей корнеотпрысковой способностью, а у вяза - способностью переносить большие колебания влажности почв и даже паводки. Плод у ильмовых - легкий орешек, сплюснутый, с пе-

репонтным крылом, почти охватывающим орешек по окружности. Размеры орешка достигают 15-30 мм в длину и 10-15 мм в ширину. Они относительно легкие (легче всех остальных плодов гемиянемохорных видов) и способны разноситься ветром на значительные расстояния. Созревая в летний период, семена ильмовых предгрозовыми порывами ветра разносятся недалеко, так как их сразу же прибивает дождем к земле. Кроме того, травостой не позволяет дальше переносить семена ильмовых по земле даже на открытых местах. В сухой период семена ильмовых быстро теряют всхожесть.

Особенностью ильмовых является непосредственное прорастание семян после созревания (май - июнь), с тем чтобы к концу вегетационного периода всходы смогли окрепнуть, одревеснеть и подготовиться к перезимовке. Течением рек в летний период семена ильмовых, очевидно, могут разноситься на относительно далекое расстояние. Но в условиях пойменного режима рек всходы этих видов трудно закрепляются. По данным Н.Г. Васильева [41], ильм долинный на стадии самосева даже при частичном затоплении сроком до 5-7 сут почти полностью погибает, а ильм лопастный может выдержать затопление до 7-10 сут. При более длительном наводнении происходит отмирание даже взрослых особей. Поэтому ильмы могут передвигаться вдоль речных отмелей или вдоль горных рек, изредка выступая в роли пионерной породы [41]. При начальном возрасте плодоношения ильмовых 30-40 лет (некоторых - 20-25 лет) и известной [30] дальности диссеминации (на открытых местах максимум до 300 м) скорость расселения ильмовых варьирует в пределах 2,5-5 в лесной обстановке и до 5-10 м/год на безлесых открытых местах. По характеру диссеминации к ильмовым близка птелея трехлистная [558]. Скорость миграции ильмовых составляет 5-10 м/год, причем последний показатель максимально возможен лишь на открытых необлесенных пространствах и для видов, растущих в степи.

Ясень - также анемофильная древесная порода, но его виды в основном двудомные. Это затрудняет их миграционную способность. Все виды ясеня довольно светолюбивы, предпочитают богатые и достаточно влажные почвы. Но их подрост может переносить умеренное затенение широколиственными породами. На открытых местах, как правило, не поселяется, так как повреждается заморозками. А для успешного роста и приживания ясень нуждается в некотором притенении [41, 527].

Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.) и ясень маньчжурский (*F. mandshurica* R u r r .) к влажности почвы относительно лабильны, поселяются как на надпойменных аллювиальных почвах с неглубоким залеганием грунтовых вод, так и на крутых, перимолче-



ски подверженных воздействию засух склонах террас. На заболоченных поймах, по мнению П.С.Погребняка [364], произрастает болотный экотип ясеня обыкновенного, а на склонах террас — суходольный. Учитывая, что эти виды ясеня предпочитают известковые почвы, мы считаем последний экотип кальцефильным. Светолюбие и поверхностная корневая система, а также требовательность к богатству почв не позволяют ясеню образовывать чистые древостой, так как они неустойчивы.

Взрослые деревья ясеня маньчжурского переносят затопление речными водами до 15–20 сут, а подрост выдерживает паводки до 5–7 сут [41]. Эта особенность позволяет ему, а также, очевидно, ясеню обыкновенному пойменного экотипа занимать нередко доминирующее положение в долинных лесах. Виды ясеня довольно теплолюбивы и на пределе ареала поселяются только в долинах рек [41, 86, 466, 469].

Наиболее морозоустойчивы рассматриваемые нами широко распространенные в умеренном поясе виды, а также произрастающий в Северной Америке ясень пенсильванский (*F. pensylvanica* Marsh.). Ясень носолистный (*F. rhynchophylla* Nance), ясень цветочный (*F. ornus* L.) и другие более южные виды очень теплолюбивы, засухоустойчивы и не переносят пойменного режима. Эти особенности не позволяют им далеко произрастать к северу от своих предельных границ.

Плоды у ясеня — орешки с продолговатым крылом, которые опадают на протяжении всей зимы и даже весной. Это важное свойство содействует переносу семян по льду рек или по снежному насту на более далекие расстояния, чем при обычном планирующем полете. Но этот фактор не следует преувеличивать. Как отмечали дальневосточные лесоведы [276, с. 17], главная масса облетевших семян падает на расстоянии, равном примерно двух-, трехкратной высоте дерева. Это обычно не более 100 м от плодоносящих особей. На вырубках семена изредка фиксируются на расстоянии до 200 м. Но на открытых местах по снежному насту семена от деревьев на опушке леса могут разноситься по направлению господствующих ветров до 400 м и более. Однако это не характерно для естественных условий их произрастания, и учитывая двудомность и слабую возможность для опыления на таких далеких расстояниях, считаем невозможным принимать такие данные для расчета темпов расселения этих видов. Наиболее реальные данные о диссеминации (максимально достоверные — до 120 м), подтвержденные нашими исследованиями, приводятся у H.N.Ridley [558] (см. табл. 5). При начальном возрасте плодоношения на свободе 25 лет и в лесу 30–40 лет скорость расселе-

ния видов ясеня при максимальных исходных данных может составлять 3–4 м/год, а их скорость миграции — 4–8 м/год.

#### Ж. Миграционные возможности древесных зоохоров

К древесным видам растений, расселяющимся на более далекие расстояния с помощью птиц и животных, относятся виды с сочными и ягодообразными плодами. Все они, как правило, опыляются насекомыми, что способствует их перекрестному опылению на дальних, как мы уже ранее отмечали, до 2,0 км, расстояниях. Те животные и птицы, которые питаются ягодами и сочными плодами, нередко заглатывают семена, не повреждая их при пищеварении, и вместе с экскрементами или погадками разносят по своим местобитаниям. Это происходит на определенных участках (эффективнее всего на расстоянии до нескольких десятков или сотен метров).

В качестве примера исследования миграционных способностей древесных зоохоров приведем широко распространенный род рябины (*Sorbus* L.). Рябина обыкновенная (*S. aucuparia* L.) и близкая к ней сибирская (*S. sibirica* Hedl.) — неприхотливые к условиям произрастания древесные породы-ассектаторы, приспособляющиеся к различным почвам. Однако они избегают сухих и заболоченных мест и весьма морозоустойчивы. На открытых местах, вне лесного полога, всходы рябины не способны закрепиться, так как повреждаются заморозками. Поэтому они, как и большинство видов нижнего лесного яруса, поселяются под пологом других деревьев. Рябина в более благоприятных эдафических условиях и при освещении кроны начинает плодоносить с 15–20, а в насаждении — с 25–30 лет. Различные виды рябины (морозоустойчивые или теплолюбивые) произрастают почти во всех лесах умеренного пояса.

Рассмотрим особенности распространения березки (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz), ценного лекарственного вида, в связи с биоэкологией. Этот вид является явным третичным реликтом флоры Украины, так как его макроостатки обнаружены в плиоценовых отложениях. Проведенные нами детальные исследования описаны в работах [464, 465].

Березка — субсредиземноморский и среднеевропейский теплолюбивый вид, восточная и северная границы его ареала проходят по территории Украины. Всходы и подрост березки довольно теневыносливы и в состоянии выдерживать затенение широколиственных пород. На открытых местах, в питомниках всходы нуждаются в притенении. С возрастом требовательность к свету возрастает. Плодоносит только при

освещении кроны. Берека — ксеромезофит и способна переносить в определенной степени сухость воздуха и почв, о чем свидетельствуют условия ее естественного поселения на крутых известковых склонах речных террас южных экспозиций. В таких местах она размещается группами вокруг материнских наиболее старых деревьев-семенников, сохранившихся на вырубках. Больше всего всходов и подрост береки наблюдается в проекции кроны, где нами на участке  $4 \text{ м}^2$  насчитывалось в среднем до 20–30 шт. Более половины из них были всходы. К концу вегетационного периода отмирают 30–40 % из них. Вне проекции кроны материнских деревьев всходы и подрост береки уже встречаются изредка и рассеянно, чаще всего вблизи груш, яблонь, также оставляемых на вырубках. Это вызвано тем, что птицы, поедающие плоды и семена береки, садятся на эти деревья для отдыха и соответственно обсеменяют такие участки. В насаждении обсеменение птицами происходит вокруг плодоносящих деревьев в радиусе 25–35 м. Так, на площади в  $200 \text{ м}^2$  мы насчитали два маточных дерева с диаметром ствола 30–40, четыре дерева с диаметром 15–20, семь деревьев с диаметром 12–15 и семь деревьев с диаметром ствола до 6 см. Берека без перекрестного опыления не дает доброкачественных семян, проявляя партенокарпию. В дендропарке Львовского лесотехнического института единственный экземпляр береки плодоносит удовлетворительно. Однако всходов нам не удалось получить из его семян [464]. При испытании семян на доброкачественность оказалось, что все они либо недоразвитые, либо пустые. В насаждениях плоды на притененных ветках до 80–100 % оказывались недоброкачественными. В целом исследования показали, что у особей, растущих на свободе, образуется до 50 % плодов с полноценными четырьмя семенами, а в насаждении таких плодов почти нет и соответственно увеличивается количество бессемянных (до 15 %) и малосемянных (30–50 %) плодов.

Имеются сведения, что семена рябины и других ягодных и плодовых древесных растений-ассектаторов могут заноситься птицами на расстояния до 1000 м от плодоносящих особей (см. табл. 5). Обычно они концентрируются в пределах 150–300 м от семенников, и на этом расстоянии наиболее эффективно происходит расселение данных пород.

Начальный возраст плодоношения в лесной обстановке наступает у розоцветных в 25 лет и позже. Редко на более освещенных местах особи некоторых видов способны начинать образовывать плоды с 15–20 лет, но их обычно недостаточно для обсеменения, а семена чаще всего недоброкачественны. Необходимо учитывать, что много семян повреждается вредителями и различными животными, питающими-

ся плодами и семенами. Все это снижает эффективность обсеменения и возможности расселения.

Исходя из представленных нами данных, наиболее вероятна скорость расселения у древесных пород-ассектаторов 6–20 м/год. Такая и наиболее реальная для них скорость миграции, хотя при некоторых благоприятных условиях она может достигать и более значительных величин — до 40 м/год.

Как мы уже отметили, все плодовые и ягодные ассектаторы в основном расселяются с помощью птиц и животных, использующих в пищу мясистые части плода и при этом не перетравливающих семена. Вследствие такой диссеминации и этого юфильного способа опыления скорость миграции ассектаторов значительна и варьирует в пределах 10–40 м/год, т.е. приближается к пионерным породам. С такой же скоростью происходит заселение безлесых пространств. У ягодных кустарников (бузины, бересклета, калины, свидины, крушины, жимолости и др.), а также у лиан (плюща, винограда, лимонника и др.) благодаря более раннему сроку наступления плодоношения (в среднем 10 лет) могут быть такие же скорость миграции и скорость расселения (10–50 м/год). Но тесная ценотическая связь их с широколиственными сообществами препятствует реализации этих миграционных возможностей в пределах скорости миграции эдификаторных видов этих лесов, так как многие виды подлеска, особенно сеянцы, не выживают вне присущей им эдафической и фитоценотической обстановки. А все остальные широколиственные эдификаторы и конфекторы мигрируют со скоростью не более 10 м/год. Мы уже подчеркивали [481], что не всегда виды, потенциально способные мигрировать более быстрыми темпами, в состоянии осуществить это в естественной обстановке их обитания.

Вероятно, с несколько меньшей скоростью расселяются анемофильные ягодные ассектаторы, особенно медленно растущие и двудомные (тис, можжевельник и др.). Они начинают плодоносить с 30–50 или даже 80 лет. Опыление у них осуществляется на более близком расстоянии по сравнению с дальностью заноса их семян зоохорным способом. Точных сведений по этим породам нет, но учитывая характер распределения взрослых особей этих видов, предполагаем, что это расстояние, вероятнее всего, составляет 300–500 м. Скорости расселения и миграции таких древесных пород, видимо, совпадают и варьируют в пределах 10 м/год.

Рассмотрим более подробно особенности расселения детально исследованного нами [482] ягодного ассектатора широколиственных лесов субсредиземноморского типа, третичного реликтового вида — кизила (*Cornus mas* L.). Кизил мужской является субсредиземномор-

ским теплолюбивым видом, который на Украине находится на северном и северо-восточном пределах своего ареала. Он очень тепло- и светолюбивый и приурочен к наиболее прогреваемым, часто сухим склонам южной экспозиции и к почвам, сформированным на карбонатных породах. Такие особые условия уменьшают конкуренцию, но одновременно затрудняют его расселение. Кизил характеризуется резкостью границ распространения своих популяций. Светолюбие вида подтверждается характером распределения его всходов и подроста, которые отсутствуют даже под своей кроной, особенно с северной стороны, и приурочены к южной периферии кроны. Длительного и сильного затенения не выносят даже взрослые особи и через десять лет усыхают под пологом сомкнутого леса. Хорошо развитое свойство образовывать поросль дает возможность приспособиться к неблагоприятным условиям и в результате миграции закрепиться на длительное время. Кизил очень долговечен: даже в условиях Приднепровья нам встретился экземпляр возрастом 500–600 лет. Кроме того, кизил избегает открытых мест, особенно в молодом возрасте, так как повреждается заморозками.

Особенности размножения кизила, трудность прорастания его семян, характер диссеминации не позволяют этому виду быстро и эффективно мигрировать в течение короткого времени и на далекие расстояния. Изолированные его особи, как правило, не плодоносят, что вызвано морфологическим строением цветков кизила, приспособленных к перекрестному опылению [457], не образуют жизнеспособных семян и возобновляются порослевым способом. Цветет кизил ранней весной (в апреле) до появления листвы, опыляется насекомыми, в основном одиночными осами, реже шмелями. Обильно плодоносит кизил при групповом размещении в кустарниковом ярусе. Самосев вокруг плодоносящих особей обнаружен нами вблизи южной периферии кроны на расстоянии 1–5 м от нее. Единичный самосев отмечен на крутых склонах в пределах 10 м от плодоносящих кустов.

Наиболее эффективный способ расселения у кизила – автобарохорный. Из-за медленного роста этого вида в сообществе (исследования показали, что в возрасте 10 лет его экземпляры достигают 1,5 м высоты с диаметром стволика у корневой шейки 1,5–2 см) плодоношение у него наступает после 20 лет. Исходя из этого, скорость расселения у кизила составит при таком способе разброса семян всего 0,5 м/год. Это означает, что автобарохорным способом за 1000 лет кизил способен расширить площадь своего обитания в радиусе 500 м, что подтверждается исследованиями. Однако для формирования ареала вида этого способа диссеминации недостаточно, иначе невозможно объяснить, каким образом кизил преодолевает раз-

личные геоморфологические и экологические преграды. Только эндохорный способ диссеминации, при помощи крупных птиц и животных, способствовал в прошлом формированию ареала данного вида. Наиболее вероятным агентом одновременного заноса нескольких семян кизила на относительно далекое расстояние и в одно и то же место, позволяющим виду преодолевать различные природные преграды, мог быть медведь, обитавший в Приднепровье, а также лисица и, вероятно, крупные птицы. Но при учете рассмотренных биологических и экологических препятствий для закрепления вида в новых местах, а также вследствие малой вероятности заноса семян в благоприятные для развития вида условия, ограниченности этих условий и пределов суточной миграции животных этот способ диссеминации малоэффективен и мог приводить лишь к очень медленному расширению ареала вида, так как, согласно А.Л. Тахтаджяну [440, с. 1645], "вероятность совпадения значительного числа независимых (тем более случайных. – И.У.) событий очень мала". Расчеты показывают, что вероятность наступления положительного результата в этом процессе составляет 0,002 % за период смены поколений у данного вида, т.е. из 1000 случаев заноса семян кизила животными вероятность эцезиса данного вида в новом месте составит только 1–2 случая за 20 лет. Мы реально наблюдали появление сеянцев от кизила на расстоянии около 100 м. Видимо, это наиболее реальная дальность расселения данного вида, хотя возможно появление его всходов на расстоянии до 500 м. Отсюда следует, что скорость расселения кизила составляет не более 5 м/год, а вероятная скорость миграции – в пределах 25 м/год. Неограниченному расселению таких видов препятствует также их приуроченность к определенным растительным сообществам, компонентом которых они обычно выступают. Кизил, являющийся спутником неморальных лесов, вероятно, не мог расселяться быстрее эдификатора этих лесов – дуба и его основных конфекторов, которые мигрируют со скоростью не более 10 м/год.

Такая же миграционная способность у основной подлесочной породы широколиственных лесов – лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.), а также его географического варианта на Дальнем Востоке лещины разнолистной (*C. heterophylla* Fisch. ex Trautv.) и других близких видов. Лещина требовательна к богатству почв, что препятствует ее расселению на неформированных почвах одновременно с породами-пионерами. Это типичный мезофит, довольно теневыносливый и морозоустойчивый. Лещина способна переносить континентальность климата, но цветки часто повреждаются весенними заморозками. Хотя она и теневынослива, но способна плодоносить с 10–15 лет только на освещенных местах. Обладает очень

Т а б л и ц а 7. Скорость расселения и наиболее вероятные пределы скорости миграции основных видов древесных растений

Вид	Биотоп	Способ диссеминации	Дальность диссеминации	Начальный возраст плодоношения, лет	Скорость, м/год	
					расселения	миграции
Береза повислая и пушистая <i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i>	Вне леса В лесу	Анемохорно "	1000 (2000) 100-500	10 (15) 20	100 5-25	100 (133) 25
Осина (тополи) <i>Populus tremula</i>	Вне леса В лесу	" "	1500-2000 500-800	15 25	100 20-35	100 (133) 35
Ольха клейкая и серая <i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i>	Вне леса В лесу	" "	1000-1500 150-600	10-15 30	100 5-20	100 20
Сосна обыкновенная <i>Pinus sylvestris</i>	Вне леса В лесу	" "	600-900 450-600	15 30	40-60 15-20	60 20
Лиственница (все виды) <i>Larix</i> sp.	Вне леса В лесу	" "	300-600 150-300	20 30	15-30 4-10	30 10
Ель обыкновенная <i>Picea abies</i> (sp.)	" "	"	350-500 (1000)	50 (40)	7-10 (25)	10 (25)
Пихта белая и др. <i>Abies alba</i> (sp.)	" "	"	150-300 (600)	60	2,5-5	5 (10)
Кедр сибирский <i>Pinus sibirica</i>	" "	Зоохорно	500-1000	50	10-20	20
Кедровый стланик <i>Pinus pumila</i>	" "	Барохорно Зоохорно	50-100 800-1000	50 40	1-2 20-25	2 25
Дуб черешчатый <i>Quercus robur</i>	" "	"	300-500	(25) 50	6-10	(40) 10
Бук лесной <i>Fagus sylvatica</i>	" "	Барохорно Зоохорно	25-50 300-600	50 60	0,5-1 5-10	1 10
Кавказский каштан <i>Aesculus</i> sp.	Вне леса	"	15-30 25-50	60 25	0,2-0,5 1-2	0,5 2
Орех грецкий <i>Juglans regia</i>	Вне леса В лесу	Зоохорно "	100 (300) 30-150	20 30	5 (15) 1-5	5 (15) 5
Клен остролистный и др. <i>Acer platanoides</i> (sp.)	В лесу	Анемохорно	50-100 (250)	50 (30)	1-2 (6)	2-5 (8)
Клен татарский <i>Acer tataricum</i>	Вне леса В лесу	Анемохорно "	90-150 30-90	15 30	6-10 1-3	10 3
Липа мелколистная и др. <i>Tilia cordata</i> (sp.)	Вне леса В лесу	" "	150 (300) 60-120	30 40	5 (10) 1,5-3	5 (10) 3
Грَاب обыкновенный <i>Carpinus betulus</i>	" "	"	90-150	30	3-5	5
Ильм шершавый <i>Ulmus glabra</i>	" "	"	100-200	40	2,5	5
Вяз гладкий <i>Ulmus laevis</i>	Вне леса В лесу	" "	150-300 100-200	30 40	5-10 2,5-5	10 5
Ясень обыкновенный <i>Fraxinus excelsior</i>	" "	"	120-200 (400)	40	3-5	5 (10)
Рябина обыкновенная <i>Sorbus aucuparia</i>	" "	Зоохорно	500-1000	25	20-40	20-40
Тис ягодный <i>Taxus baccata</i>	" "	"	300-500 (1000)	50	6-10	10 (20)
Ягодные кустарники (бузина черная и др.) <i>Sambucus nigra</i>	" "	"	100-500	10	10-50	10-50
Кизил мужской <i>Cornus mas</i>	" "	"	100-500	20	5-25	10 (25)
Лещина обыкновенная <i>Corylus avellana</i>	" "	"	50-100 (200)	10	5-10	10 (20)
Плещ обыкновенный <i>Hedera helix</i>	" "	"	50-100	10	5-10	10

П р и м е ч а н и е. Данные в скобках менее вероятны.

сильной порослевой способностью, позволяющей переносить неблагоприятные условия. Отмеченные биэкологические особенности снижают ее миграционные способности, несмотря на вероятность далекого (до 500 м) заноса ее довольно крупных орешков птицами. Имеются сведения, что занос осуществляется сойкой, кедровкой, менее — дятлом и поползнем (до 100–300 м). Лещина опыляется ветром, под пологом леса слабо способствующим рассеиванию ее пыльцы. По нашим наблюдениям, изолированные кусты в лесу на расстоянии 150–200 м почти не образуют орехов. Исходя из рассмотренного, скорость расселения лещины, как и скорость миграции, видимо, не превышает таковых основных видов широколиственных лесов, за пределами которых она не селится, т.е. составляет 5–10 м/год.

Одним из важных индикаторных видов для определения палеогеографической обстановки является плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.) — единственная ползучая лиана из семейства *Araliaceae* со средиземноморско-атлантическим типом ареала, которая изредка встречается в западных районах Украины. Этот вид довольно теплолюбив и растет в тенистых лесах, по оврагам и балкам на богатых и достаточно влажных почвах. Плющ приурочен к буковым или замещающим их на востоке ареала дубово-грабовым лесам. Его цветущие экземпляры, поднимающиеся по стволам деревьев на высоту до 25 м, чаще встречаются в районах с мягким морским климатом. В пределах СССР плющ произрастает в основном в виде расползающихся по земле побегов, отдельные из которых взбираются по стволам деревьев до высоты 3–5 м. Эти побеги нередко обмерзают. На восточном пределе ареала плющ обычно не цветет или остается стерильным и размножается только вегетативно. Если данный вид в более благоприятные в климатическом отношении годы и на солнечных местах (чаще склонах южных экспозиций) цветет, то поздно (в сентябре — октябре), когда в континентальных районах уже наблюдаются заморозки, а формирование семян в таком случае у него и вовсе должно происходить при относительно низких температурах. Ввиду этого вероятность образования семян у данного вида весьма мала, что и приводит к сокращению его ареала при современных климатических условиях. Значит, климат прошлого, при котором плющ в состоянии был плодоносить и расселяться семенным путем, должен был быть значительно теплее и мягче в местах его произрастания, чем современный. Такие особенности этого третичного реликта очень важны для ботанико-географических исследований.

Рассмотрим миграционные возможности плюща при нормальных условиях для его плодоношения. Семена плюща распространяются автобарохорным способом, что позволяет ему расселяться лишь в преде-

лах первого десятка метров от плодоносящих особей. Скорость расселения плюща может возрастать за счет разноса семян некоторыми птицами, изредка поедающими его ягоды. В историческом аспекте расселения вида нас интересуют его возможности непрерывно занимать новые районы. Перерывы в заселении новых мест связаны с нерегулярностью плодоношения вида и с достижением возраста начала плодоношения на новых территориях, где еще не было его взрослых экземпляров. Такой период для кустарников и лиан в среднем составляет 10 лет. Учитывая эти особенности и допуская возможность продвижения вида при первом же плодоношении на расстояние 100 м и дальнейший срок его развития до возраста первой смены поколения в пределах 10 лет, мы устанавливаем, что скорость миграции плюща может составлять не более 10 м/год.

Таким образом, выясняется, что растительные компоненты определенных формаций действительно мигрируют со скоростью, близкой к скорости миграции основного эдификатора той или иной формации, т.е. структурные элементы формаций переселяются сопряженно. Для элементов формаций пионерных лесообразователей скорость миграции достигает 100 м/год и более. Для эдификаторов пионерных светлых хвойных лесов характерна скорость миграции 30–60 м/год. Для таежных эдификаторов с легкими семенами с крылышками — 10–25 м/год. Таежные эдификаторы с тяжелыми семенами мигрируют со скоростью 15–20 м/год. Неморальные эдификаторы со своей свитой мигрируют совместно с конфекторами и некоторыми ассектаторами со скоростью 5–10 м/год. Лишь скорость миграции ягодно-плодовых ассектаторов (которые опыляются насекомыми, и разнос их семян происходит зоохорно) приближается к скорости расселения и миграции пионерных пород (40–50 м/год). В заключение представляем обобщенные данные по скорости расселения и темпам миграции основных древесных растений, рассмотренных нами наиболее детально, в табл. 7.