

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

МАТЕРИАЛЫ
УРАЛЬСКОГО СОВЕЩАНИЯ



*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР*

Ответственный редактор **Б. П. Колесников**
Редакционная коллегия: **Л. И. Сергеев, А. Т. Мокроносов,**
Ю. А. Тершин

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

Институт биологии Уральского филиала АН СССР

ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО ШИРОКОЛИСТВЕННО-ЛЕСНОГО КОМПЛЕКСА НА ВОСТОЧНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Европейские летнезеленые широколиственные леса представляют собой яркий пример сплоченного комплекса видов. Многие характерные для них деревья-лесообразователи имеют в общих чертах сходные ареалы и близки по экологии. В известной степени это относится и к характерным видам кустарников и травянистых растений, обитающих с ними совместно.

Такая сплоченность широколиственно-лесного (неморального) комплекса, пригнанность составляющих его видов растений друг к другу и к условиям среды является результатом длительного исторического развития. В Европе флора листопадных лесов умеренного типа существует по крайней мере с миоцена (Криштофович, 1946) и преемственно связана с более древними флорами. В плейстоцене широколиственно-лесной комплекс сильно обеднел за счет вымирания во многих частях ранее занятой им территории некоторых более теплолюбивых видов, а распространение его в целом сократилось. Однако основное ядро неморального комплекса сохранилось в не затронутых оледенением районах, пережив там ледниковые эпохи. В послеледниковое время, когда климатические условия для него стали благоприятными, этот комплекс вновь широко расселился.

Наибольшего расцвета широколиственные леса достигают в горных и предгорных районах центральной и отчасти восточной Европы (Альпы, Карпаты), где они представлены рядом растительных формаций. В горах здесь господство принадлежит буку европейскому (*Fagus sylvatica*), в то время как на более низких уровнях преобладают дубовые и смешанные широколиственные леса (с участием дуба обыкновенного и других древесных растений).

Дубовые и смешанные широколиственные леса занимают значительную площадь на разных высотных уровнях в Чехословакии, Венгрии, Югославии, Болгарии и Румынии. Они продолжаютя и в СССР в виде постепенно сужающегося языка на территории Украины (включая Крым), северной Молдавии, Курской, Тульской, Воронежской, Тамбовской, Пензенской, Саратовской, Куйбышевской, Ульяновской областей, Мордовской, Чувашской, Татарской и Башкирской АССР и Оренбургской области. Кроме того, изолированные очаги широколиственных лесов сосредоточены в горных районах Крыма и Кавказа.

По мере движения на восток по территории Восточно-Европейской равнины состав деревьев-лесообразователей и кустарников в дубовых и смешанных широколиственных лесах постепенно обедняется. В бассейне р. Днепра из состава таких лесов выпадает граб обыкновенный (*Carpinus*

betulus), в бассейне р. Дона — клен полевой (*Acer campestre*) и бересклет европейский (*Euonymus europaea*), в Приволжье — ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*).

Однако такие виды, как дуб обыкновенный (*Quercus robur*), клен остролиственный (*Acer platanoides*), ильм шершавый (*Ulmus scabra*), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*) доходят до Уральских гор и заходят на их западный склон, а липа мелколистная (*Tilia cordata*) и вяз, или ильм гладкий (*Ulmus laevis*) проникают в Зауралье, на территорию Западно-Сибирской равнины.

В примыкающей к Южному Уралу части Восточно-Европейской равнины и в увалисто-холмистой полосе западного склона этого отрезка Уральского хребта (между 52 и 56° с. ш.) широколиственные леса, хотя и сильно обедненные по составу, еще сохраняют основное ядро свойственных им видов и предстают в облике фитоценотически сплоченного комплекса (Горчаковский, 1962). Но далее на северо-восток, восток и юго-восток, к периферии ареалов основных лесообразователей, эта сплоченность все более и более нарушается, а затем полностью исчезает. На крайних пределах распространения значительно резче выступают экологические различия между отдельными видами широколиственных деревьев, и они, как правило, занимают различные местообитания, уже не ассоциируясь друг с другом.

На основании исследований автора в последние годы, в статье сообщаются основные данные об экологических особенностях деревьев и кустарников неморального комплекса на восточном крыле их ареала — на территории Урала и примыкающих к нему частей Русской и Западно-Сибирской равнин.

Липа мелколистная. На восточном склоне Урала липа довольно далеко проникает на север, чему благоприятствует хороший дренаж, а также расчлененность рельефа, обеспечивающая большее разнообразие местообитаний. Здесь она растет в виде куста под пологом сосновых лесов на хорошо прогреваемых склонах. В Западно-Сибирской равнине северо-восточный предел липы проходит по дренированным местам (вершины грив и увалов, высокие речные террасы), близ русел сравнительно крупных рек. Для этих мест характерны относительно плодородные суглинистые среднеувлажненные слабоподзоленные почвы. Основным фактором, ограничивающим распространение липы на северо-востоке, является недостаток тепла (короткий вегетационный период, недостаточная прогреваемость почвы). Липа на северо-восточном пределе распространения страдает от заморозков, а плоды ее в отдельные годы не успевают созреть. Близ северной границы ареала липа не встречается на открытых местах (вырубки, гари и т. п.), более подверженных заморозкам, а растет под защитой древесного полога. В крайних северных условиях существования возрастает ее потребность в свете; она избегает сильно сомкнутых тенистых темнохвойных лесов, а растет в осиновых, березовых или смешанных березово-пихтово-еловых лесах, избирая более осветленные и лучше прогреваемые участки. На более бедных и сухих почвах, свойственных сосновым лесам, липа принимает вид кустарника, возобновляющегося обычно вегетативным путем, тогда как на более плодородных и лучше увлажненных почвах, присущих березовым и смешанным березово-пихтово-еловым лесам, нередко растет в виде дерева (до 14—18, а в исключительных случаях до 23 м высотой). Вдоль р. Иртыша липа относительно далеко продвигается на север. Этому благоприятствует влияние на климат окружающей местности крупной реки, несущей на север массы относительно теплой воды.

Крайние юго-восточные местонахождения липы на восточном склоне Урала связаны с берегами крупных озер (Кисегач, Увильды, Иткуль) или

с островами среди них, а также с хорошо увлажненными ложинами и долинами ручьев. В пределах Западно-Сибирской равнины липа на юго-восточной границе ареала встречается на песчаных почвах в сосновых лесах и на суглинистых почвах в смешанных березово-пихтово-еловых лесах, занимая дренированные местоположения в окружении болот и заболоченных лесов. Распространение липы на юго-востоке ограничивает, главным образом, сухость местообитаний (низкая относительная влажность воздуха, недостаточное увлажнение почвы). Поэтому липа здесь растет в местах с неглубоким залеганием грунтовых вод, с более увлажненными (но не заболоченными) и богатыми перегноем почвами вблизи озер и крупных болот, где под влиянием последних локальная влажность воздуха повышена, а континентальность климата несколько ослаблена. Избегает она и мест с солонцеватыми почвами.

Большой интерес представляет реликтовое местонахождение липы мелколистной в лесостепи Tobol-Ишимского междуречья, отделенное от южной границы более или менее сплошного распространения этого вида дизъюнкцией порядка 180 км (Горчаковский, 1964). Липа произрастает здесь на полуостровах соляного оз. Медвежьего в сосновых лесах, а местами образует производные от них липняки. Растительные сообщества с участием липы представляют собой в этом районе предельно обедненный остаток доледникового широколиственно-лесного флористического комплекса, подвергшегося разрушению в ледниковые эпохи плейстоцена и еще больше сократившего свое распространение в сухую стадию среднего голоцена.

Вяз гладкий. На Урале вяз произрастает главным образом в речных долинах и лишь единично — в нижней части примыкающих к ним горных склонов. В долинах он встречается как примесь в уремах с преобладанием других древесных растений (*Populus nigra*, *P. alba*, *Salix alba*, *Padus racemosa*, *Alnus incana* и др.), а местами господствует в древостое.

Вязовые уремы особенно широко распространены в бассейнах рек Белой и Урала¹. К востоку от границы основного ареала, проходящей по Уральским горам, ясно выражен изолированный фрагмент ареала вяза на территории Западно-Сибирской низменности в бассейне притоков Тобола — рек Тавды и Туры. Этот фрагмент, отделенный от основного ареала дизъюнкцией порядка 200—300 км, имеет реликтовый характер (Горчаковский, 1962б). По рекам Тавде, Туре и их многочисленным притокам вяз образует уремы на участках с хорошо развитой широкой поймой, особенно в тех местах, где речные русла сильно извилисты и образуют многочисленные меандры. В пределах поймы вязовники занимают относительно повышенные участки в менее активных ее частях. Наиболее благоприятны для вяза излучины между старицей и основным руслом, особенно та часть их, которая прилегает к старице. Одиночные экземпляры и группы вязов встречаются в различных частях поймы (преимущественно на прирусловых валах и в некоторых местах притеррасной части), на надпойменных террасах и на коренном берегу — на лугах, в зарослях кустарников, в черемуховых и ольховых уремах и среди полей. Вяз избегает пониженных, сильно затопляемых или заболоченных участков поймы: вне пойм он встречается редко, так как легко вытесняется там хвойными деревьями. Произрастает вяз, как правило, на аллювиальных суглинистых и глинистых почвах, в условиях близкого залегания грунтовых вод, отличающихся в этих районах Зауралья несколько повышенным содержанием растворенных минеральных солей.

¹ Во время полевых исследований в 1963 г. мы установили, что по р. Уралу между городами Оренбургом и Орском вяз встречается почти повсеместно, а также проникает на 25—30 км выше г. Орска. В связи с этим, в ранее опубликованную карту ареала вяза (Горчаковский, 1962а) необходимо внести соответствующие коррективы.

Дуб обыкновенный. На восток дуб не заходит так далеко, как липа и вяз; граница его ареала нигде не переваливает водораздельную линию Уральского хребта. Повсюду крайние северо-восточные, восточные и юго-восточные местонахождения дуба связаны с почвами, развивающимися на богатых известью горных породах (преимущественно на известняках). На северо-восточном и восточном пределе распространения, где основным лимитирующим фактором является недостаток тепла, дуб занимает наиболее сухие и хорошо прогреваемые местоположения на южных и близких к ним по экспозиции склонах холмов и увалов. Конкуренция со стороны ели в таких условиях практически исключена. Здесь дуб обычно ассоциируется с сосной, образуя смешанные дубово-еловые и сосновые леса. Значительная примесь сосны имеется, например, в красноуфимских дубравах Красноуфимский и Артинский районы Свердловской области), располагающихся по окраине Красноуфимской лесостепи. Обычные спутники дуба — клен остролистный, ильм, липа мелколистная — в составе таких лесов играют незначительную роль, а иногда и совсем отсутствуют. Это крайние форпосты дубрав на северо-восточной границе ареала дуба. В одном из наиболее крупных дубовых массивов района Красноуфимской лесостепи — нижне-иргинской дубраве — можно наблюдать интересные участки леса, сформировавшиеся в результате разных приемов лесного хозяйства на месте смешанных сосново-дубовых и дубово-сосновых лесов. Там, где в течение длительного времени велись выборочные рубки дуба, господство перешло к сосне, а где выборочно вырубалась сосна, возникли дубовые леса с небольшой примесью сосны. Вероятно, в большинстве случаев в этом районе дубравы, разбросанные небольшими участками среди полей и сосновых лесов, сформировались в результате вырубki сосны на месте смешанных сосново-дубовых и дубово-сосновых лесов.

В горной Башкирии, где проходит восточная граница ареала дуба, можно проследить при движении с востока на запад, как дуб сначала появляется в виде низкорослых одиночных экземпляров или групп деревьев на известняковых береговых утесах по р. Белой и ее притокам. Здесь он избирает наиболее прогреваемые и освещенные местоположения. Затем дуб начинает появляться в виде примеси в сосняках на высоких местах — вершинах и южных склонах холмов и увалов. Он связан здесь с разреженными участками соснового леса, где почва каменистая, а на поверхность местами выходят глыбы известняка. Здесь дуб нередко страдает от заморозков. Еще далее к западу, с переходом в увалисто-холмистую полосу западного склона Южного Урала, где количество атмосферных осадков более велико, а климат менее континентален, среди сосновых лесов появляются сначала небольшие участки дубового или смешанного сосново-дубового леса. Затем площадь таких участков возрастает, и, наконец, широколиственные леса, в которых значительную роль играет дуб, становятся основным компонентом растительного покрова. Здесь уже обычно нет примеси сосны, так как дуб и другие широколиственные породы успешно конкурируют с сосной, оттесняя ее в занятых ими местообитаниях. Древостой таких лесов разнообразен по составу деревьев-лесообразователей. Более теневыносливые виды — клен остролистный, ильм, липа мелколистная — в ряде местообитаний оттесняют дуб, но он обычно сохраняет свое господство на более сухих и лучше освещенных южных, юго-восточных и юго-западных склонах, где конкуренция со стороны теневыносливых древесных спутников несколько ослаблена.

На юго-восточном пределе ареала дуба, где основным фактором, ограничивающим его распространение, становится уже не недостаток тепла, а недостаток влаги, дуб переходит в более увлажненные местообитания — в овраги и поймы рек. В условиях сыртового рельефа южных отрогов

Уральских гор¹ дуб встречается в долинах и оврагах, местами на склонах южных экспозиций, в то время как на северных склонах преобладают смешанные леса с липой мелколистной, кленом остролистным и ильмом. На южном пределе ареала он встречается в пойме р. Урала выше р. Оренбурга и в пойме р. Сакмары в ее нижнем течении.

Клен остролистный. Восточное крыло ареала клена по своей общей конфигурации в основном совпадает с границами ареала дуба. Однако в районе Ильменских гор (окрестности оз. Тургояк) клен проникает и на восточный склон Уральского хребта. Почти повсюду его крайние местонахождения связаны с известняками или другими содержащими известь горными породами. Но на северо-востоке, в условиях более обильных атмосферных осадков, клен проникает дальше, чем дуб, в глубь Уральского хребта. В отличие от дуба, на крайнем северо-восточном пределе он встречается не в сосновых, а в темнохвойных лесах — на их опушках и под пологом в виде невысоких, нередко угнетенных деревьев высотой до 14—16 м. Клен лучше, чем дуб, переносит затенение: под пологом темнохвойных лесов он находит защиту от резких колебаний температуры. Однако клен более, чем дуб, чувствителен к недостатку влаги. Поэтому на юго-востоке ареал клена не достигает пределов распространения дуба. В горной Башкирии клен местами господствует в древостое. Кленовники располагаются обычно на склонах северной или близкой к ней экспозиции и в глубоких тенистых ущельях. Здесь, в условиях недостаточного освещения и обильного увлажнения почвы, клен успешно конкурирует с дубом, вытесняя его из древостоев.

Ильм. На восточном крыле ареала границы распространения ильма очень близки к границам клена остролистного. Как и клен, ильм на северо-восточном пределе встречается преимущественно под пологом темнохвойных лесов. Здесь он имеет вид низкорослого деревца или даже вегетативно возобновляющегося кустарника. На восток ильм проникает несколько дальше, чем клен: в район г. Каслей и оз. Увильды. В районе оз. Увильды это дерево встречается на о-ве Вязовом, образуя местами (в смеси с липой) лес умерного типа, с развитым подлеском и густым травяным покровом. Специфический местный климат — высокая влажность воздуха и умеряющее влияние крупного озера на колебания температуры — благоприятствует произрастанию здесь ильма в условиях континентального климата восточного склона Южного Урала.

Бересклет бородавчатый. Ареал бересклета бородавчатого на его восточном крыле еще более ограничен, чем ареал клена остролистного; связь крайних местонахождений с карбонатными горными породами еще более тесная. При движении на запад в горной Башкирии бересклет бородавчатый впервые появляется на южных склонах прибрежных известняковых утесов по р. Белой и ее притокам, затем становится все более и более обычным под пологом широколиственных лесов. Особенно обилен он в подлеске каменистых дубрав на южных склонах гор, например, в бассейне р. Нугуш.

Лещина обыкновенная. Хотя лещина довольно обычна в лесах южной части лесной зоны и лесостепи равнинного Приуралья, в горы Урала этот кустарник заходит неглубоко, в виде серии довольно оторванных друг от друга местонахождений. Крайние восточные пункты произрастания лещины связаны с южными крутыми каменистыми склонами холмов, сложенных известняками, где среди дубовых или смешанных широколиственных лесов она образует местами даже заросли. На юго-восточном пределе распространения, где основным ограничивающим фактором становится недоста-

¹ Сыртами в Башкирии местное население называет холмы с плоскими вершинами, которые обычно безлесны, а по склонам местами растут леса и кустарники.

ток влаги, лещина переходит в долины рек (самый южный пункт — долина р. Урала несколько выше г. Уральска, по Иванову, 1951).

Приведенные в этой статье данные об особенностях поведения древесных растений широколиственно-лесного комплекса на восточном крыле их ареала дают возможность лучше понять их специфические экологические особенности. Эти данные помогают выяснить причины, ограничивающие естественное расселение упомянутых древесных растений, а следовательно, облегчают поиски путей расширения их ареала путем введения в культуру за пределами области естественного распространения.

ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П. Л. К познанию растительности горных дубовых и кленовых лесов на северо-восточном пределе их распространения. Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. о-ва. Вып. 2. Свердловское книжн. изд-во, 1962а.
- Горчаковский П. Л. Границы распространения вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) на Урале и реликтовый фрагмент его ареала в Западной Сибири. В кн. «Проблемы ботаники», т. 6 (Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962б.
- Горчаковский П. Л. Реликтовое местонахождение липы мелколистной в лесостепи Tobол-Ишимского междуречья и генезис западно-сибирского крыла ее ареала. Бот. ж., т. 49, № 1, 1964.
- Иванов В. В. Лещина в долине р. Урала. Бот. ж., т. 36, № 3, 1951.
- Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. В кн. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
-