**РЕФЕРАТ**

**НА ТЕМУ:**

**ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ, ИХ ОБЩИЙ И ЕЖЕГОДНЫЙ (ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ) ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ.**

**Оглавление**

1.1 Жизненные формы растений.

1.2 Жизненный цикл древесных растений.

1.3 Фенологическое развитие древесных растений

**1.1. Жизненные формы**

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

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

Дерево — эволюционно наиболее древний тип жизненной формы семенных растений, возникший около 400 млн лет назад. Деревья всегда обладают достаточно развитым одревесневшим стволом, разветвленным или неветвящимся, сохраняющимся в те­чение всей жизни растения — от десятков до тысячи лет. Высота деревьев может составлять от 2—5 до 100 м и более. Деревья включают в себя разные группы жизненных форм. Образователями древесной растительности России являются деревья лесного, кус-товидного, лесостепного, сезонно-суккулентного типов и деревья-стланцы.

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

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

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

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

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

У кустарников главный ствол выражен только в первые годы жизни растения. Затем он теряется среди равных ему или даже более мощных надземных стеблей (скелетных осей), последовательно возникающих из спящих почек; позже ствол отмирает. Большинство видов кустарников несет полностью одревесневающие удлиненные побеги. Но есть и суккулентно-стеблевые (виды кактусов), а также розеточные виды (кустарниковидные пальмы). Среди кустарников с полностью одревесневающими удлиненными побегами различают прямостоячие (виды лещины, барбариса, розы, сирени, жимолости), полупростратные и стелющиеся, у которых главная ось и боковые ветви лежачие, укореняющиеся, но приподнимающиеся у верхушки. Такие кустарники (сосна горная стланиковая, ольховник кустарниковый, горные заросли ивняков и кустарниковых видов можжевельника) широко распространены в субальпийских и субарктических областях, образуют криволесье. В отличие от деревьев длительность жизни надземных скелетных ветвей кустарников в большинстве случаев невелика: 10—20 лет (от 2—3 до 40 лет и более). Высота кустарников от 0.8—1 до 5— 6 м, диаметр надземных скелетных осей от 1—2 до 5—8 см.

Кустарники широко распространены от экваториальных областей до холодных зон.

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

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

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

Древесные растения-подушки — жизненная форма, возникающая в крайне жестких условиях существования (пустыня, тундра, высокогорье). Для растений-подушек (виды руты, астрагала, волчеягодника, молочая) характерны ничтожно малый прирост, сильная редукция листьев, выровненная поверхность подушки высотой от 0.1 до 1 м.

Все многообразие жизненных форм растений на Земле отражает как различные уровни приспособленности их к условиям внешней среды, так и разные этапы эволюции (обзор современных представлений об этом сложнейшем процессе содержится в книге В. А. Недолужко (1997)).

Кроме жизненных форм у древесных растений принято выделять определенные группы роста. Какой-либо общепринятой шкалы на этот счет нет. С.Я.Соколов (1965), например, подразделил все виды деревьев и кустарников флоры СССР (ныне России и сопредельных государств) на четыре группы: деревья 1-й величи­ны (Д,) — свыше 25 м высотой; 2-й (Д2) — от 15 до 25, 3-й (Д3) — от 10 до 15, 4-й (Д,) — ниже 10 м, кустарники 1-й величины (К,) — выше 3 м, 2-й (К2) — от 2 до 3, 3-й (К3) — от 1 до 2, 4-й (К4) — ниже 1 м.

**1.2. Жизненный цикл древесных растений**

Под жизненным, или общим, циклом развития растений понимают их онтогенез — индивидуальное развитие растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки до естественной смерти. Как процесс, онтогенез состоит из ряда последовательно наступающих возрастных периодов, или эта­пов: эмбрионального, ювенильного, виргинильного, генеративного и старости.

Эмбриональный этап начинается еще на материнском растении с образования зиготы — оплодотворенной яйцеклетки. В результате процессов деления, роста и дифференциации клеток из зиготы образуется зародыш семени. Для него характерен гетеротрофный способ питания.

Ювенильный этап начинается с прорастания семени, что означает не только закрепление нового растительного организма в определенном месте фитогеосферы (растительного покрова Земли), но и переход его к автотрофному способу питания.

Активные процессы деления и роста клеток конуса нарастания зародышевой почечки приводят к появлению осевого облиственного побега, листья которого, как правило, в той или иной мере отличаются (морфологически и анатомически) от листьев взрослых особей. Например, у взрослых деревьев сосны обыкновенной хвоя расположена на укороченных побегах пучками по две хвоинки, а у кедра сибирского — по пять хвоинок в пучке. Ювенильная хвоя этих древесных пород имеет одиночное спиральное расположение. На взрослых деревьях ясеня листья непарноперисто-сложные, а ювенильные — простые, и т. д. До тех пор пока растение образует ювенильные листья, оно находится на ювенильном, или младенческом, этапе онтогенеза.

Виргинильный этап — переход растения к образованию фотосинтезирующих органов, типичных для взрослого растения. Так как на этом этапе растения обладают очень сильным вегетативным ростом (т. е. ростом вегетативных органов), но не способны к образованию генеративных органов, виргинильный этап нередко называют фазой роста и девственным периодом.

Генеративный этап характеризуется способностью растений к образованию помимо вегетативных органов также генеративных: микро- и макростробилов (т. е. мужских колосков и женских шишечек) у голосеменных, цветков — у покрытосеменных, с последующим образованием в результате опыления и оплодотворения шишек (голосеменные), плодов (покрытосеменные) и семян. Приобретение древесным растением способности к формированию генеративных органов означает вступление его в возраст половой зрелости, или возмужалости. У древесных растений разных биологических групп этот возраст различен. Так, кедр сибирский в лесных условиях вступает в генеративный этап онтогенеза толь­ко с 50—70 лет, а такие полукустарники, как солнцецвет и иссоп, способны цвести и плодоносить уже на первом году жизни. Среди древесных и полудревесных растений преобладают виды, которые, вступив в возраст половой зрелости, могут цвести и плодоносить многократно, до глубокой старости. Это поликарпические расте­ния. Но есть и монокарпические, способные цвести и плодоносить только один раз в жизни (разные виды бамбука).

На вступление растений в половозрелое состояние, на их репродуктивную способность большое влияние оказывают условия внешней среды: чем лучше эти условия, тем раньше растения вступают в возраст половой зрелости, тем они обильнее цветут, плодоносят и тем выше качество семян. По устойчивости плодоношения все древесные растения можно подразделить на 5 ориентировочных групп: 1 — с очень устойчивым плодоношением, 2 — с устойчивым, 3 — с относительно устойчивым, 4 — с неустойчивым, 5 — с крайне неустойчивым (Булыгин, 1991). Растения 1-й группы в данных климатических и почвенных условиях плодоносят ежегодно и обильно, неурожайных лет у них не бывает (виды жимолости, ивы, спиреи и др.). У растений 2-й группы урожайные годы преобладают над неурожайными (виды березы, ирги, кизильника, ясень пушистый, тополя). Представители 3-й группы характеризуются примерно равным соотношением урожайных и неурожайных лет (многие культурные сорта яблони и груши, лиственница, клен остролистный в достаточно благоприятных условиях). У видов 4-й группы неурожайные годы явно преобладают над урожайными (ель обыкновенная и сосна обыкновенная в таежных условиях, дуб черешчатый). Представители 5-й группы могут обильно плодоносить крайне редко (один раз в 10 лет и реже) или вообще урожайные годы у них отсутствуют (многие древесные породы на северной границе своего ареала, ясень обыкновенный и другие виды). Эта группировка, с одной стороны, является биологической, а с другой — эколого-географической. Способность к устойчивому плодоношению — наследственно закрепленное биологическое свойство, которое, однако, может реализовываться по-разному в зависимости от условий внешней среды, неодинаковых в разных природных зонах. Например, если в зоне смешанных лесов Русской равнины сосна обыкновенная характеризуется устойчивым плодоношением (фактически — шишконошением и семяношением, так как у голосеменных плодов нет), то в подзоне северной тайги ее плодоношение становится крайне неустойчивым.

Генеративный этап в онтогенезе семяносящего растения одновременно является эмбриональным этапом для растений его семенного потомства.

Этап старости, или старения, характеризуется ослаблением вегетативного роста, затуханием генеративных процессов, снижением репродуктивной способности растений, их устойчивости к поражающему воздействию насекомых-вредителей и болезней. Завершается этот этап гибелью растения. У поликарпических древесных пород этап старения нередко оказывается очень длительным, так как наряду со старением и отмиранием отдельных побегов в кроне происходит образование новых побегов за счет пробуждения спящих почек. Продлению жизни особи также способствует развитие пневой и стволовой поросли.

Процессы старения и естественного отмирания — нормальное завершение тех качественных сдвигов в обмене веществ, через которые проходит растительный организм в онтогенезе.

У древесных растений различных жизненных форм, разных видов и даже отдельных особей в пределах вида конкретные проявления процессов роста и развития на каждом этапе онтогенеза имеют свою специфику. Ее изучению посвящены работы Н.П. Кренке (1940), П.Г. Шитта (1958), И.Г. Серебрякова (1962), П.И. Гупало (1969), А.П. Хохрякова (1975, 1981) и др.

**1.3. Фенологическое развитие древесных растений**

Под фенологическим развитием растений понимают закономерное чередование и ежегодное повторение одних и тех же фенологических циклов (вегетации и покоя, роста побегов и его прекращения, цветения, созревания плодов и семян и др.), а в пределах циклов — последовательный ход наступления и прохождения фенологических фаз роста и развития. Фенологическая фаза (фенофаза) — это такой этап в годичном цикле развития растения в целом или его отдельных органов, который характеризуется четко выраженными внешними морфологическими изменениями (появлением всходов, распусканием семядолей, набуханием и распусканием почек, развертыванием листьев, началом и окончанием роста побегов, цветением и созреванием плодов, осенним расцвечиванием и опаданием листьев и др.). Календарное время наступления той или иной фенофазы называют фенодатой, а временной интервал между определенными фенодатами составляет межфазный период, или фенологический цикл (лаг).

В основе фенологического развития растений лежит наследственно закрепленная ритмичность и периодичность физиологических процессов, получившая название биологических, или физиологических, часов. Однако динамика наступления фенофаз, сроки начала, окончания и продолжительность фенологических циклов у растений находятся под постоянным и мощным воздействием сезонных изменений географической среды (природы) и прежде всего сезонности климатических условий (закономерного чередования на Земле сезонов с различной продолжительностью дня и ночи, теплых и холодных, дождливых и сухих), приспосабливаясь к которым растения существенно изменяют ритмику процессов роста и развития, свое фенологическое состояние. В теплые или дождливые сезоны растения вегетируют, в холодные или сухие впадают в покой. Под влиянием сезонных изменений погодных условий у растений резко изменяется динамика их ростовых процессов. Поэтому фенологическое развитие растений понимают как их сезонное развитие.

Наука, синтезирующая в себе всю систему знаний о сезонном развитии природы, получила название фенологии. Ее раздел, изучающий сезонное развитие растений и образуемых ими сообществ, определяют как фитофенологию, а раздел о сезонном развитии древесных растений и их сообществ — как дендрофенологию. Фенология базируется на фенологических наблюдениях, в процессе которых устанавливают календарное время наступления изучаемых сезонных явлений, а у растений — фенофаз. Диапазон научных и прикладных задач, решаемых современной фенологией и дендрофенологией, чрезвычайно широк. В лесном хозяйстве, например, по материалам многолетних фенологических наблюдений устанавливают закономерные связи между временем наступления тех или иных фенологических явлений-индикаторов и оптимальными сроками проведения работ по посеву и посадке леса, рубкам, по уходу и защите лесов от пожаров, вредных насекомых и болезней, по заготовке плодов, семян, ягод, грибов, лекарственного и дубильного сырья, по проведению содействия естественному возобновлению леса и т. п. Фенологическое состояние лесов учитывают и при их таксации (учете) с применением аэро- или космической фотосъемки, так как оптические свойства лесов тесно связаны с их сезонным развитием.

Велико значение фенологических наблюдений и в практике озеленения городов и населенных мест. Изучение динамики сезонного развития растений необходимо при подборе их для озеленения, для оценки эстетических и санитарно-гигиенических свойств растений, при разработке и проведении мероприятий, обеспечивающих повышение биологической устойчивости городских зеленых насаждений, их защиту от вредителей и болезней. Материалы фенологических наблюдений используют при составлении календарей цветения растений, созревания и сбора плодов и семян, при установлении оптимальных сроков посева и посадки.

Многолетние данные о сроках наступления фенофаз (сокодвижения, распускания листьев, зацветания, созревания плодов, осеннего расцвечивания листьев и их опадания) у многих древесных пород (клена, березы, дуба, рябины, липы, ольхи и др.) широко используют при разработке систем естественной (фенологической) периодизации года (см. Приложение 7) и составлении местных фенологических календарей. При изучении древесных растений фенологические наблюдения над ними дают обширную и ценную информацию о биологических особенностях растений и их экологических свойствах. С современным уровнем развития отечественной и зарубежной фенологии и дендрофенологии, их научным и практическим значением подробнее можно познакомиться по работам Г. Э. Шульца (1981) и Н.Е.Булыгина (1982, 1996, 1997).

Сроки наступления различных фенофаз устанавливают в зависимости от целей фенологических наблюдений над древесными растениями. В одних случаях учитывают только отдельные фазы — индикаторы сезонного развития природы или наиболее хозяйственно важные, такие как зацветание, созревание плодов и семян, их распространение. Если же нужно получить достаточно полное представление о фенологических особенностях растений того или иного вида (формы), наблюдениями охватывают все основные фенофазы. Программа фенофаз и их условные обозначения приведены ниже.

**Программа фенологических наблюдений над древесными растениями (сокращенный вариант)**

**I. Растения на ювенильном этапе онтогенеза**

Развитие подсемядольной части растения: появление всходов (С); распускание семядолей (С2).

Развитие надсемядольной части растения: распускание (раскрывание) зародышевой почки (Пп1), распускание ювенильных листьев (Лп1); начало и окончание роста осевого побега в длину (Пп2 и Пп3); опробковение побега по всей длине (Пп4), расцвечивание отмирающих ювенильных листьев (Лп2), опадение ювенильных листьев (Лп3).

**II. Растения на виргинилъном и последующих этапах онтогенеза**

Наблюдения за вегетативными побегами. Растение в состоянии покоя, почки не имеют признаков роста (Пб°). Рост вегетативных материнских почек:\* набухание почек (Пб1), распускание почек (Пб2).

Рост и формирование побегов продолжения: начало (Пб3) и окончание (Пб4) роста побегов в длину, опробковение побегов у основания (Пб5) и по всей длине (Пб6).

Формирование и отмирание листьев: распускание листьев (Л1), расцвечивание отмирающих листьев (Л3), опадание листьев (Л4).

Формирование почек возобновления: обособление на побегах почек в виде мелких зеленых бугорков (Пч2), опробковение с поверхности наружных чешуи почек (Пч3).

Наблюдения за генеративными и генеративно-ростовыми побегами.\*\* Генеративные (генеративно-ростовые) почки находятся в состоянии покоя (почки не имеют признаков роста) — (Ц°).

Рост генеративных (генеративно-ростовых) почек: набухание почек (Ц1), распускание почек (Ц2).

Бутонизация и цветение:\*\*\* бутонизация (Ц3), начало цветения (Ц4), окончание цветения (Ц5).

Формирование и созревание плодов (шишек) и семян: заложение плодов или шишек (Пл1), созревание плодов (шишек) и семян (Пл3).

Распространение зрелых семян: опадание зрелых плодов (шишек) с семенами или высыпание семян из плодов и шишек (Пл4).

Последовательность прохождения фенофаз вегетативными и генеративными (генеративно-ростовыми) побегами в целом соответствует последовательности, указанной выше. Исключение составляют следующие случаи.

1.У большинства видов древесных растений распускание и рост листьев происходят параллельно с ростом побегов; у представителей рода Сосна распускание молодой хвои начинается перед окончанием их роста.

2. Обособление и последующее формирование материнских почек происходят в период роста побегов, процессы формирова-

\* Материнскими называются почки, формирующиеся на растущих или закончивших рост побегах. Почки возобновления, которые закладываются (образуются) в материнских почках, называют дочерними. После распускания материнской почки и вырастания из нее побега продолжения заложенные на этом побеге дочерние почки сами становятся материнскими.

\*\* Генеративные побеги связаны только с образованием генеративных органов; закладываются они в функционально генеративных (цветковых) почках и после окончания цветения или созревания семян отмирают. Генеративно-ростовые побеги служат для образования как генеративных, так и вегетативных органов, они закладываются в генеративно-ростовых (смешанных) почках. После окончания цветения или созревания семян на побегах этого типа отмирает их генеративная часть, а вегетативная сфера сохраняется для выполнения функций вегетативных побегов.

\*\*\* У голосеменных растений фазе бутонизации соответствует фаза обособления на побегах микро- и макростробилов, а фазе цветения — фаза пыления.

ния почек возобновления обычно завершаются после окончания роста побегов. У целого ряда древесных пород (кипариса, туи, платана, белой акации, актинидии) фенологические фазы формирования почек внешне не выражены.

3, Генеративные, а у таких родов древесных растений, как рябина, боярышник, калина, и генеративно-ростовые почки весной трогаются в рост раньше вегетативных.

4. Большим фенологическим разнообразием отличаются древесные растения по соотношению во времени прохождения циклов вегетативного и генеративного развития. Так, по периодам цветения различают древесные растения, цветущие до распускания листьев (осина, виды ольхи, лещины, вяза; до распускания молодой хвои пылит сосна), в начальный период облиствения (виды березы), вскоре после массового облиствения (дуб черешчатый, бук лесной, виды ореха), после окончания роста побегов — в середине лета (виды липы) или только в конце лета—осенью (аралия маньчжурская, целебник).

Особую биологическую группу составляют виды с ремонтантным цветением — очень продолжительным, циклически многократным. Такой тип цветения присущ растениям тропиков, но может наблюдаться и у ряда видов древесных растений умеренных широт (роза морщинистая, курильский чай). Иногда у древесных растений происходит вторичное цветение — преждевременное зацветание в конце лета или осенью цветков, заложенных в почках для будущего года (ива козья, конский каштан, слива, вишня, яблоня).

Значительно различаются между собой древесные растения разных родов и видов по времени созревания плодов и семян. Например, у осины и многих видов ивы семена созревают в конце весны: у вяза — в начале лета, у вишни, смородины, березы повислой — в середине, у рябины —- в конце лета. Плоды дуба черешчатого и бука, семена сосен обыкновенной и кедровой сибирской, пихты, ели созревают в начале осени, плоды кленов остролистного и ложноплатанового, клюквы — в середине осени, а липы и ольхи — в конце. Еще более различны у древесных растений разных фенологических групп периоды распространения зрелых плодов и семян.

Далеко не одинаковы у древесных растений и циклы формирования плодов и семян. У ивы, тополя и вяза их созревание происходит через 3—6 недель после зацветания, у дуба черешчатого и скального — через 3—4 месяца, у сосны, кипариса и дуба из секции красных дубов (дубы красный, шарлаховый и др.) — только через 1.5 года.

В связи с изменениями климатических и других условий внешней среды у одних и тех же видов и форм древесных растений одноименные фенофазы могут наступать в совершенно различные сроки как в одном географическом пункте, так и в разных. Поэтому регулярные многолетние фенологические наблюдения очень важны для установления фактических местных периодов наступления фенофаз у изучаемых растений. Эти же фенологические наблюдения позволяют выявлять истинную длительность разного рода фенологических циклов, прежде всего циклов вегетации и покоя.

Вегетация — это такое состояние растений, при котором происходят процессы видимого роста вегетативных и генеративных органов, и осуществляется непрерывная ассимиляционная деятельность листьев.

Покой — период (во временном отношении — цикл) в годичном цикле развития растений, когда видимый рост отсутствует, а листья не ассимилируют, в том числе и у вечнозеленых растений (а если ассимилируют, то только в отдельные дни и часы с достаточно высокой для осуществления фотосинтеза температурой воздуха).

У листопадных видов древесных растений фенологическим индикатором начала вегетации является распускание вегетативных почек, а окончания ее — полное осеннее расцвечивание листьев в кроне или их опадание, если листья опадают зелеными (сирень обыкновенная, жостер слабительный, ольха серая, часто ясень обыкновенный). У вечнозеленых видов фенологические признаки начала и окончания вегетации менее определенны и разными учеными понимаются неодинаково (Малышева, 1973; Елагин, 1976, и др.). Так, Н.Е. Булыгин начало вегетации вечнозеленых древесных растений устанавливает по дате массового набухания вегетативных почек (когда начинают расти корни и обнаруживаются анатомические признаки образования камбиального кольца), а окончание — по совокупности фенологических признаков у разных групп растений. Например, у видов сосны — по завершению опадания пучков отмершей хвои вместе с укороченными побегами (брахибластами), у видов туи — по прекращению веткопада, у вересковых — по окончанию осеннего расцвечивания листьев (брусника, клюква) или по свертыванию листьев вдоль центральной жилки (багульник, рододендрон). Если же четко выраженные признаки окончания вегетации отсутствуют (виды ели, пихты, лжетсуги, тсуги, можжевельника и др.), то ориентировочно считается, что вегетация заканчивается одновременно с завершением листопада у таких наиболее длительно вегетирующих зимнеголых деревьев местной флоры, как ольха черная (к югу от подзоны средней тайги) или ольха серая (средняя и северная тайга, лесотундра).

Следует различать понятия «период (цикл) вегетации» и «вегетационный период». Период вегетации — явление биологическое и означает время вегетирования растения или растительного сообщества (фитоценоза). А вегетационный период — явление географическое и может быть как метеорологическим (сообщается в официальных климатических справочниках), так и фенологическим (указывается в фенологической литературе). В метеорологическом смысле он выражает период между датами перехода весной и осенью среднесуточной температуры воздуха через пороговые значения (+5 °С), в фенологическом — заключает период между датами наступления фенофаз-индикаторов вегетационного сезона. В таежной зоне — это начало пыления ольхи серой—полное пожелтение листьев березы (повислой, плосколистной или пушистой), южнее — между датами начала пыления орешника (лещины) и завершением листопада у березы (Шульц, 1980; Булыгин, 1997).

Растения со сходными сроками начала и окончания вегетации и близкой продолжительностью циклов вегетации и покоя объединяют в определенные фенологические группы, получившие название феноритмотипа. Автор этого термина И.В. Борисова (1965, 1972) разработала стройную систему феноритмотипов сосудистых растений. Однако все многообразие фенологических групп древесных растений она свела к двум феноритмотипам — вечнозеленым и листопадным. На самом деле их, конечно, значительно больше. Так, во влажно-тропических лесах один феноритмотип составляют вечнозеленые, непрерывно вегетирующие деревья и кустарники. У них не бывает периодов покоя, а наблюдается чередование циклов роста побегов и временной приостановки его. Иной феноритмотип составляют вечнозеленые древесные растения умеренного климатического пояса: они вегетируют летом, зимой находятся в покое, весенний сезон для них является периодом перехода от состояния покоя к вегетации, а осенний — от вегетации к покою.

Свои феноритмотипы имеют листопадные растения. Одни из них характеризуются ежегодным чередованием одного цикла вегетации и одного цикла покоя (например, древесные породы мелко-и широколиственных лесов Российской Федерации), другие же могут вегетировать и впадать в покой (вынужденный) несколько раз за год. Так, по свидетельству Г.Вальтера (1968), в субтропической пустыне Соноре (Северная Америка) есть виды кустарников, вегетирующих до 10 раз в году и столько же раз вступающих в покой. Такая многоцикличность вегетации и покоя обусловлена периодичностью выпадения дождей: как только почва достаточно увлажнится, растения начинают вегетировать, а с прекращением дождей и наступлением очередного засушливого периода они сразу сбрасывают листья и впадают в покой.

Обобщая фенологические особенности древесных растений различных биологических групп, Н.Е. Булыгин (1998) предложил следующую иерархическую систему дендрофенологических единиц (таксонов): класс — подкласс — порядок — фенологическая группа—дендроритмотип—субдендроритмотип — фенологическая вариация. Основным таксоном здесь является дендроритмотип — дендрологический аналог феноритмотипа. Это — совокупность видов и форм древесных (и полудревесных) растений со статистически сходными сроками (т.е. обоснованными сроками с применением методов математической статистики) начала и окончания вегетации. Высший таксон — класс. Их всего два: вечнозеленые и листопадные (сезонноголые или летне-зеленые) растения. Подклассов три: непрерывно вегетирующие растения (во влажных тропиках), чередующие циклы вегетации и вынужденного покоя (в сухих тропиках и субтропиках) и чередующие циклы вегетации с глубоким (органическим) покоем (в умеренном и холодном климатических поясах). Порядки выделяют по числу циклов вегетации за астрономический год. Для климатических условий России типичен один годовой цикл вегетации, в более низких широтах, с иными климатическими условиями годовых циклов вегетации у древесных растений их может быть два и более (см. примеры выше). Фенологические группы устанавливают по среднемноголетним датам начала и окончания вегетации, выделяя растения с ранними, средними, поздними и очень поздними сроками, так как в различных условиях местопроизрастания календарные даты начала и окончания вегетации могут существенно различаться; при выделении феногрупп применяют определенные фенологические индикаторы. Например, в лесной части европейской территории России к группе рановегетирующих растений (Р) относят те, которые начинают вегетировать до зацветания ивы козьей или осины, к группе средневегетирующих (С) — до распускания листьев калины красной, к поздневегетирующим (П) — до зацветания черемухи обыкновенной, а к начинающим вегетировать очень поздно (ОП) — позже зацветания черемухи.

По периодам завершения вегетации к группе «ранних» относят те растения, у которых эта фаза наступает раньше или одновременно с ивами трехтычинковой и ушастой, с березой пушистой наиболее ранних биотипов; к группе «поздних» — оканчивающие вегетацию после прекращения листопада у березы повислой. По показателям этих двух феногрупп и определяют соответствующий дендроритмотип.

Среди вечнозеленых растений естественной дендрофлоры Российской Федерации имеется всего два дендроритмотипа: ранне-поздний (Р.П) и средне-поздний (СП — у позднораспускающихся форм елей европейской и сибирской, клюквы болотной и др.). У зимнеголых древесных видов состав дендроритмотипов значительно многообразнее. Здесь, например, имеются такие дендроритмотипы, как Р.Р (ранний-ранний) — голубика; П.С (поздне-средний) — береза повислая; С.С (средне-средний), П.С (поздне-средний) и ОП.П (очень поздний-поздний) — дуб черешчатый и другие виды. Из фенологических вариаций дендроритмотипов можно отметить две: выделяемые по соотношению периодов роста побегов и листораспускания (у ели, пихты, березы и подавляющего большинства других древесных пород эти процессы идут одновременно, а у видов сосны — вначале растут побеги, а распускание хвои происходит непосредственно перед окончанием их роста), а также по числу циклов роста побегов за период вегетации: для деревьев и кустарников нашей страны типичен один цикл роста, но у ряда видов рост многоцикличный, как у тропических древесных растений. Такой рост, например, наблюдается у дуба, образующего второй и третий приросты (так называемые «ивановы побеги»), у роз морщинистой и иглистой, у вереска и дрока.

Субдендроритмотипы отражают специфику генеративного цикла развития древесных растений. Их выделяют по соотношению периодов листораспускания и цветения (у голосеменных — пыления) и по продолжительности периода формирования урожая от зацветания до созревания плодов и семян. Древесные растения, цветущие до распускания листьев, составляют вариацию (группу) 1Ц (сосна, ольха, лещина), одновременно с началом распускания листьев — 2Ц (ель, пихта, береза), после массового их распускания — ЗЦ (дуб, орех), цветущие ремонтантно — ЗЦр (вследствие многоцикличного роста побегов у розы морщинистой, снежноягодника, вереска и др.), цветущие после листораспускания и окончания роста побегов — 4Ц (аралия, диморфант, липа). По длительности периода формирования урожая выделяют фенологические вариации с коротким (К) периодом (в 52 дня и менее: вяз, ива, тополь, малина), средним (С — от 53 до 80 дней: березы повислая и пушистая, брусника, черника), длительным (Д — от 81 до 105 дней: березы даурская и ребристая, клюква болотная, роза собачья), очень длительным (ОД — от 106 до 130 дней: ель, пихта, бук, дуб) и сверхдлительным (СД — свыше 130 дней: кипарисовик, граб, клен остролистный, лещина). Дополнительную группу составляют древесные растения, у которых плоды и семена вызревают во второй (2с: виды сосны, кипариса, можжевельника, дуба из секции красных дубов) или даже третий сезон вегетации (Зс: в крайне суровых климатических условиях — у некоторых видов сосны).

Пользуясь приведенными критериями и условными обозначениями дендроритмотипов и субдендроритмотипов, можно простой фенологической формулой отразить наиболее существенные особенности сезонного развития любого древесного вида или его формы. Так, фенологическая формула для ели аянской будет такой: Р.П/2Ц.ОД; для елей обыкновенной и сибирской, пихты сибирской — Р.П,С.П/2Ц.ОД, для сосен обыкновенной, кедровой сибирской и кедровой стланиковой — Р.П/Щ.2с, для осины — П.Р,П.П,ОП.С/1Ц.К, для ясеня обыкновенного — П.С,ОП.П/1Ц.ОД, для розы морщинистой — С.П/ЗЦр.С, для ви­нограда амурского — С.С,П.С/ЗЦ.Д и т. д.

Характерные особенности сезонного развития различных видов и фенологических форм хвойных и лиственных древесных растений России наглядно показаны на помещенных в Приложениях 9.1 и 9.2 феноспектрах — графических изображениях последовательности наступления и прохождения растением фенологических фаз и циклов сезонного развития.

Фенологические наблюдения над древесными растениями (дендрофенонаблюдения) требуют четкого знания методики их проведения и особенно диагностических (морфолого-биологических) признаков наступления регистрируемых фенофаз. С этими признаками, условными обозначениями фенофаз, методикой проведения наблюдений и оформления их результатов рекомендуется знакомиться по специальным фенологическим руководствам (Фенологические наблюдения..., 1973; Плотникова, 1973; Булыгин, 1974, 1976а, 1979; Методика фенологических..., 1975; Елагин, Лобанов, 1979; Зайцев, 1981; Булыгин и др., 1982). Образец отчетного бланка учебных ден-дрофенологических наблюдений приведен в Приложении 12.

Современная дендрофенология изучает не только динамику внешне выраженных фенологических (макрофенологических) процессов, но и ритмику формирования зачаточных побегов в почках, образования годичного кольца древесины, заложения и формирования зачаточных органов семени. Весь этот круг исследований, выполняемых с использованием бинокулярных луп и микроскопов, относят к микрофенологии (Фенологические наблюдения..., 1973; Булыгин, 1982), непосредственно смыкающейся с задачами изучения морфогенеза растений (морфогенез — процесс формообразования, т.е. заложения, роста и развития клеток, тканей, органов).

Например, с помощью таких глубоких микрофенологических (анатомо-морфологических) исследований было выявлено, что цикл формирования побегов древесных растений от заложения их в почках до окончания роста у одних видов может охватывать 3 сезона вегетации (ель, пихта, сосна, дуб, ясень), у других — 2 (липа), а у лиственницы — 2 и 3. Было также установлено, что по соотношению вегетационных периодов, в которые у древесных растений закладываются в почках цветочные зачатки и в которые растения впоследствии цветут, можно выделить 4 основные биологические группы видов. Самую многочисленную из них составляют древесные растения, у которых зачаточные цветки образуются в почках в год, предшествующий цветению (все виды ели, пихты, лиственницы, сосны, ясеня, березы, яблони, груши и др.). Ко второй группе относятся растения, образующие зачаточные цветки в год цветения (аралия, диморфант, целебник, липы войлочная и крымская, вереск). Третья группа объединяет древесные растения, образующие зачаточные цветки как во второй половине лета и осенью в год, предшествующий цветению, так и весной в год цветения (липы крупнолистная и мелколистная, кизильник блестящий, клен татарский, белая акация). Четвертую группу составляют однодомные деревья с раздельнополыми цветками, тычиночные из которых образуются в почках в середине лета, предшествующего году цветения, а пестичные могут образовываться как осенью предыдущего года, так и весной в год цветения: виды дуба, а в определенных климатических условиях — и виды ореха (Булыгин, 1963, 1964).

Древесные растения 1-й группы цветут весной до распускания листьев или в начальный период их распускания, 2-й группы — во второй половине сезона вегетации, после завершения роста побегов. Представители 3-й и 4-й групп цветут в конце весны—в начале лета, после массового распускания листьев. Следует заметить, что видам третьей группы присуще ремонтантное цветение.

Существуют также специальные программы и методики, связанные с изучением динамики сезонного роста корней древесных растений. С этой специфической областью дендрофенологии можно ознакомиться по руководствам В. А. Колесникова (1972), Г. Д. Ярославцева (Фенологические наблюдения..., 1973) и П. К. Красильникова (1983).

**Заключение**

Исследования многих ученых показывают, что у древесных растений имеются определенная сопряженность и взаимосвязь между динамикой внешне выраженных фенологических фаз и ритмом глубинных микрофенологических процессов, включая рост и формирование корневых систем. Всестороннее изучение механизмов этих биоритмических связей на разных уровнях их проявления (от биохимического до морфологического, от клеточного до организменного) является одной из актуальнейших задач современной дендрологии.