

Л.П. Рысин



ЛИПОВЫЕ ЛЕСА
РУССКОЙ РАВНИНЫ



Рысин Л.П. Липовые леса Русской равнины. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 195 с.

Липовые леса являются ценным биологическим ресурсом нашей страны. Липа мелколистная имеет разнообразное применение в народном хозяйстве, является важной кормовой базой в пчеловодстве, используется в медицине. Появление липы в лесу способствует повышению почвенного плодородия и продуктивности древостоев. Огромно эстетическое значение липы – трудно найти парк без участия этой породы. В предлагаемой монографии дана развернутая характеристика эколого-биологических и лесоводственных свойств липы мелколистной, рассмотрено её положение в лесах Русской равнины, предложена классификация лесных биогеоценозов, в которых липа является ведущей породой.

Для специалистов в области лесоведения, экологии, геоботаники, охраны природы, а также для аспирантов и студентов.

Ответственный редактор: член-корреспондент РАН Б.Р. Стриганова

Рецензенты:

Доктор биологических наук Р.А. Карписонова
(Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН)

Доктор биологических наук М.Г. Романовский
(Институт лесоведения РАН)

*Издано при поддержке Программы фундаментальных исследований
Отделения биологических наук РАН*

*«Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных
климатических и антропогенных воздействий»
и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки
ведущих научных школ (НШ-2807.2012.4)*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Липа мелколистная – биоэкологическая и лесоводственная характеристика	6
Глава 2. Растительность липовых лесов	37
Глава 3. Животный мир липовых лесов	84
Глава 4. Микробиота липовых лесов	94
Глава 5. Почвы липовых лесов	104
Глава 6. Обменные процессы в липовых лесах	119
Глава 7. Динамика липовых лесов	129
Глава 8. Классификация липовых лесов Русской равнины	151
Заключение	189
Список видов сосудистых растений, упомянутых в тексте	190

Глава 1

ЛИПА МЕЛКОЛИСТНАЯ – БИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ЛЕСОВОДСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Липа мелколистная, или сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), принадлежит к семейству липовых (*Tiliaceae*). Евро-сибирский вид с основной частью ареала на территории Европы; липы нет на юге Пиринейского полуострова, на Аппенинском и Балканском полуостровах (исключая северные районы), в северной Шотландии и на севере Скандинавии. На территории России граница ареала проходит через северную оконечность Онежского озера, пересекает р. Онегу в её среднем течении, р. Северную Двину – у устья р. Ваги; за северным изгибом р. Камы поворачивает к югу и уходит за Урал к р. Иртышу, а затем к р. Таре. Препятствием для её распространения на восток являются неблагоприятные почвенно-климатические условия. Южная граница ареала липы проходит через Кишинев, направляясь в почти широтном направлении к Волгограду, затем поднимается к Саратову, идет на Самару, а оттуда поворачивает к Оренбургу. В Сибири за пределами сплошного ареала липа растет небольшими изолированными «островками». В верхнем лесном поясе встречается в Крыму и на Кавказе, поднимаясь до высоты 1800 м над ур.м.

Липа, произрастающая в западных предгорьях Кузнецкого Алатау и в горных районах южной части Средней Сибири, некоторыми авторами рассматривается как отдельный вид – липа сибирская (*Tilia sibirica* Fisch. ex Bayer). В полосе контакта оба вида могут произрастать совместно, небольшие массивы липы сибирской встречаются в пределах восточной части ареала липы мелколистной (Хлонов, 1965). Ряд авторов (Сукачев, 1938; Гроздов, 1960; и др.) не разделяют эти виды. Г.В. Крылов (1957), следуя К.И. Максимовичу, считал липу сибирскую подвидом липы мелколистной. Ю.П. Хлонов (1965) соглашается с выделением липы сибирской в самостоятельный вид и называет его отличительные признаки, которые представляются ему более надежными; в основном, они касаются формы листьев и рылец цветков. На Российском Дальнем Востоке растут другие виды липы: амурская (*T. amurensis* Rupr.), манчжурская (*T. mandshurica* Rupr.), Максимовича (*T. maximowicziana* Shirasawa) и Такэ (*T. taquetii* Fisch. ex Bauer).

Очертания ареала липы менялись по мере изменения климатических условий. М.И. Нейштадт (1957) полагал, что в днепровско-валдайское межледниковье липа на территории Русской равнины была распространена примерно на той же площади, что и в настоящее время, но ей участие в составе лесов было более значительным. В конце межледниковья, в связи с похолоданием, ареал липы стал сокращаться, и во время валдайского оледенения она могла сохраняться только в отдельных убежищах (рефугиумах). В раннем голоцене (7700–9800 лет назад) ареал липы вновь стал расширяться. В среднем голоцене (2500–7700 лет назад) липа могла не только достичь современных пределов распространения, но и подняться несколько к северу. Тогда же липа проникла за Урал. В позднем голоцене северная граница широколиственных лесов отступила к югу на 300–700 км, и место хвойно-широколиственных лесов заняли таёжные леса; южная граница широколиственных лесов на 200–400 км сместилась к северу, лесные формации сменились степными (Нейштадт, 1957; Серебрянный, 1971, 1973). Причинами были, с одной стороны, изменения климата, а с другой – деятельность человека позднего неолита и начала бронзового века.

В доагрикультурный период, по мнению С.Ф. Курнаева (1968, 1980), липовые леса, будучи зональной формацией, тянулись вплоть до р. Волги, распадаясь на отдельные массивы, приуроченные к повышенным частям водоразделов, получавшим большее количество осадков. На западном склоне Урала, где влажность возрастала, липовые леса росли сплошной полосой; за Уралом, в связи с резко возросшей континентальностью климата, распространение липняков приобретало узко локальный, «островной» характер. В период активного расселения человека по территории Русской равнины, когда площади лесов не только сократились, но и существенно изменился их породный состав, липа оказалась наиболее «пострадавшей».

Неодинаковы точки зрения относительно внутривидовой систематики липы мелколистной. По мнению В.Н. Сукачева (1934), липа в природе мало варьирует, но известны её многочисленные культурные aberrации. Вагнер (цит. по Васильеву, 1958) различал 32 разновидности липы. Е.С. Мурахтанов (1981) считает, что липе, произрастающей в разных природных зонах, присуща полиморфность. И.Н. Васильев (1958) выделил следующие формы: 1) *f. ovalifolia* (Spach.) Ig. Vassil. – с листьями более или менее продолговатыми, у основания косо усеченными, 2) *f. pendula* Beissn., Schnelle et Zbl. – с плакучими побегами, 3) *f. aureavarigata* (C.K. Schneid.) V. Engl. – с золотистыми листьями разнообразной формы и 4) *f. vulgaris* (Hayne) Ig. Vassil.

Многими авторами отмечено существование рано- и поздноцветущих деревьев липы; разница в сроках цветения составляет 5 дней. У раноцветущих лип длина соцветия – $3,0 \pm 0,4$ см, в них $2,4 \pm 0,1$ цветков, у поздноцветущих длина соцветия – $6,8 \pm 0,2$ см и $11,3 \pm 0,7$ цветков.

Морфология липы мелколистной

Липа мелколистная – дерево первой величины, достигающее в высоту 30–32 м при диаметре до 1 м. А.В. Абатуров (Абатуров, Меланхолин, 2004) на основании личных наблюдений называет еще более значительные цифры – высота до 34 м и диаметр более 1 м. 300–400-летние липы, растущие в парках поодаль друг от друга, могут иметь в поперечнике до 2 м. М.С. Двораковский и М.Д. Алтухов (1963) полагают, что возрастной предел липы – 700 лет. О.И. Евстигнеев (2004) приводит для липы следующие цифры: максимальная высота – 40 м, максимальный диаметр – 2 м, максимальный возраст – 815 лет, максимальная площадь проекции крон – 115 м^2 , максимальный объем пространства, занимаемого надземной частью – 4600 м^3 . Белорусские геоботаники (Юркевич и др., 1988) возраст самых старых липняков на территории республики определили в 220–250 лет; средняя высота таких древостоев – 33,3 м, средний диаметр – 52 см. Отдельные деревья достигают 37 м при диаметре 86 см. По последним данным (Мельник, 2014), в национальном парке «Лосиный остров» самые крупные липы имеют высоту 33,6 м (диаметр 120 см) и 31,7 м (диаметры 104 см и 102 см), они растут в липняках снытевых.

А.А. Чистякова (1979) полагает, что одноствольное прямостоящее дерево – это не только не единственный, но, возможно, и не основной вариант жизненной формы липы. У основания ствола могут просыпаться спящие почки, дающие начало дополнительным стволам, равновеликим или несколько уступающим по высоте и по другим размерам главному стволу; формируется мало- или многоствольное дерево-«куст». При более позднем пробуждении спящих почек дополнительные стволы заметно отстают от главного ствола не только по высоте, но и уровню развития. В таком случае формируется «порослеобразующее» дерево. При укоренении лежащих побегов и нижних ветвей может образоваться многоствольное дерево со стволами, стоящими поодаль друг от друга – это «куртинообразующая» форма липы. Еще одной модификацией является кустовидная форма, представляющая собой реакцию на недостаточно благоприятные условия среды.

Е.С. Мурахтанов (1981) считает, что липа способна доживать до 1100–1200 лет. Впрочем, это скорее предположение, так как возраст долго живущей липы нередко сложно определить из-за стволовой гнили. Выросшие в лесу стволы липы отличаются прямизной, хорошо очищены от сучьев. Кора в молодом возрасте – гладкая, красновато-бурая; позже – темно-серая, продольно-бороздчатая. Постепенно увеличивается её толщина: в 10 лет – 0,2–0,5 см (на высоте груди), в 50 лет – 1,0–1,6 см, в 100 лет – 1,6–2,6 см (Юркевич и др., 1988).

Крона создает сильное затенение. Верхние ветви обычно направлены вверх, средние имеют горизонтальную направленность, нижние свисают. Вертикальная дифференциация кронового пространства позволяет говорить о трех биогеоценотических горизонтах (Дылис, Носова, 1977). В верхнем горизонте наиболее интенсивно развиваются молодые побеги и листовая масса, причем преобладают листья светового типа – более плотные и кожистые; общая масса ветвей ненамного превышает массу молодых побегов и листьев. В этом же горизонте больше цветков и плодов. Для среднего горизонта характерно заметное уменьшение ассимилирующей поверхности, меньшая интенсивность цветения и плодоношения; скелетные части кроны по массе в значительной степени превосходят фотосинтезирующие органы. В нижнем горизонте ассимилирующие органы развиты слабее, причем преобладают листья с теневой структурой, менее кожистые, со слабее выраженной палисадной тканью; линейный прирост молодых побегов очень мал; скелетные части кроны значительно превосходят по суммарной поверхности её фотосинтезирующую часть.

Молодые побеги красновато-коричневые, блестящие, с мелкими чечевичками. На одной и той же ветви в одинаковом количестве есть побеги с правой и с левой спиралью (Васильев, Антонова, 1979); нарастание симподиальное. Верхушечная точка роста ежегодно теряется, начинают развиваться побеги из боковых почек. Вегетативные и цветonoсные побеги существенно не различаются (Серебряков, 1952). Листья простые, очередные, с сердцевидно-выемчатым основанием, по краям зубчатые, с вытянутой заостренной верхушкой, на черешках длиной 1–3 см. Длина и ширина листовых пластинок – 4–8 см. Листовые почки яйцевидной формы с тупым окончанием, голые, коричневые, 5–6 мм длины и 3–4 мм ширины. Формирование листовой пластинки описано И.Г. Серебряковым (1947). Сверху листья темно-зеленые, голые; снизу сизо-зеленые, с отчетливым жилкованием; в углах жилок – пучки рыжеватых волосков. Осенью листья становятся золотисто-жёлтыми.

Липа мелколистная размножается и распространяется как семенным, так и вегетативным путем. Однодомная, с обоеполюми цветками. Соцветия – щитковидные полузонтики из 3–11 цветков; прикреплены к общей цветоножке со светло-зеленым (желтоватым) прицветником. Венчик образуют 5 желтоватых голых лепестков, чашечка состоит из 5 светло-зеленых опушенных чашелистиков. У их оснований – пучки волосков и нектарники. Тычинок 20–30, отчасти они срастаются в пучки. Пестик с верхней 5-гнездной завязью, густо покрытой волосками, с голым столбиком и 5-зубчатым рыльцем. Цветки липы выделяют нектар. Нектаропродуктивность выше у цветков с большим содержанием крахмала в прицветниках, а также у цветков больших размеров. Цветки в верхней части кроны выделяют нектара меньше, чем в нижней. По наблюдениям Е.С. Мурахтанова (1981), в липняках Среднего Поволжья, наибольшее количество нектара производят древостои 70–90 лет. 100 г цветков липы выделяют до 54 мг нектара; чистый средневозрастный липовый древостой может дать 500–1000 кг нектара. На нектаровыделение большое влияние оказывают погодные условия; благоприятны высокие температуры воздуха (24–26 °C), температурные колебания, относительная влажность воздуха в пределах 60–95% солнечная погода. Большое значение имеют почвенные условия.

Плоды-орешки обратнойцевидные, имеют 1–2 семени. Масса тысячи плодов – 31–33 г. (Гроздов, 1933), 35–36 г (Юркевич и др., 1988). Прицветный лист продолговатый, длина его – 5–8 см, ширина – 1–2 см. Остается при соплодии и своей парусностью способствует разносу семян ветром. Успех оплодотворения зависит от нескольких факторов: интенсивности цветения, количества насекомых-опылителей, погодных условий. Неблагоприятна, с одной стороны, дождливая и прохладная погода, а с другой – очень жаркая и сухая. Имеют значение полнота и возраст древостоев. По данным Н.В. Напалкова (1952), в Среднем Поволжье в средневозрастных липняках средний урожай семян составляет 10 кг/га, в приспевающих – 15 кг/га, в спелых – 25 кг/га. При благоприятном стечении обстоятельств выход семян может достичь 100 кг/га, но такие годы редки. На количество появляющихся всходов существенное влияние могут оказать мышевидные грызуны; они поедают или повреждают значительную часть опавших плодиков-орешков.

Всходам липы может не хватать света, и поэтому сеянцы липы можно обнаружить, как правило, только в окнах. Большой урон наносят всходам липы грибные заболевания (Гусева, 1965). При таком количестве препятствий потенциал семенного размножения реализуется очень слабо, и поэтому основную роль в сохранении липы и

её расселении по территории играет вегетативное размножение. Оно происходит за счет развития почек как на надземных, так и на подземных побегах, но не на корнях; поэтому липу нельзя считать корнеотпрысковым растением (Чистякова, 1978; Литвяков, Чистякова, 1979).

Липа способна размножаться корневищами надземного происхождения – эпигеогенными и подземными – гипогеогенными. Эпигеогенные корневища формируются при полегании молодых растений и ветвей при условии, что почва достаточно влажная. Гипогеогенные корневища (ксилоризомы) возникают из спящих почек на подземных частях дерева. На них есть пазушные почки, большинство из которых являются спящими. На ксилозоме длиной 1 м количество их может достигать 150, а на участке, где корневищ много, их насчитывается 17–20 тыс. на м². Гипогеогенные корневища растут со скоростью 1,5–3,5 см в год, находятся на глубине 5–15 см. Интенсивность их образования и роста зависит от плотности субстрата.

Поросль липы от пня растёт быстрее побегов, происходящих от ксилоризом. Но порослевые побеги быстрее старятся и уже в средневозрастном генеративном состоянии загнивают, в то время как побеги ксилоризомного происхождения способны становятся мощными долговечными деревьями (Чистякова, 1982). Высокая порослевая способность липы сохраняется даже у деревьев 110–110 лет. Все лесосеки в липовых лесах, как правило, возобновляются без смены пород – липа образует густую поросль. К возрасту спелости на пне остается от 1 до 15 порослевин (Мурахтанов, 1981). Именно с порослевым происхождением связано часто наблюдаемое групповое распределение деревьев в липняках.

Пожар в липняках – редкое явление, поскольку в них фактически полностью отсутствует материал для горения, а кроны высоко подняты над поверхностью почвы. Но на вырубках, где есть липовый подрост, в случае пожара молодой тонкокорой липе огнем наносится большой ущерб. Он частично компенсируется появлением многочисленной новой поросли, но, если пожары происходят часто, порослевая способность липы ослабевает (Мурахтанов, 1981). Порослевой подрост страдает от солнечных ожогов и заморозков, особенно, ранних.

Липа, растущая на относительно рыхлых и плодородных почвах, обладает мощной корневой системой, обеспечивающей дереву ветроустойчивость. Строение корневой системы липы изучалось в разных природных условиях: С.Н. Карандиной (1950) – в условиях лесостепи, К.М. Смирновой (1952) – в лесах Мордовского заповедни-

ка, Е.М. Самойловой (1965) – в Воронежском заповеднике, В.Е. Наумовой (1972) – в условиях Средней Сибири и т.д. Обращает внимание способность корневой системы липы реагировать на специфику почвенных условий и расположение корней сопутствующих пород – это позволяет липе наиболее эффективно использовать почвенный объем.

По наблюдениям В.В. Смирнова и В.Г. Семеновой (1970), в липняке волосистоосоковом на супесчано-суглинистых почвах (Серебряноборский стационар, Западное Подмосковье) корни липы уходят на глубину более 2 м. Крупные корни располагаются в верхних 40 см, корни толщиной более 2 см проникают до глубины 60 см, корни с диаметром 1–2 см – до 80 см, с диаметром 0,5–1 см – до 1 м. Максимум самых тонких и физиологически активных корней (диаметр менее 0,5 см) приходится на верхние 40 см. Глубже 1 м их не более 5% от общего количества. Аналогичную ситуацию я наблюдал в сосняке с липой кислично-разнотравном – 75–85% корней с диаметром менее 0,5 см находилось в верхних 50 см почвенного слоя. В слое 50–100 см таких корней было 10–15% от общего количества, в слое 100–150 см – 5–10%.

Н.П. Ремезов и др. (1959) исследовали распределение массы корней по почвенному профилю в липняке волосистоосоково-снытевом в Мордовском заповеднике; почва песчаная на моренном суглинке, залегающем примерно на метровой глубине. Объектами наблюдений были участки леса с древостоями 13, 40 и 74-летнего возраста. В двух первых случаях основная масса мелких корней липы была сосредоточена в верхнем 10-сантиметровом почвенном слое и уменьшалась с глубиной, и только на участке со спелым древостоем их было больше в следующем почвенном слое (11–33 см). В этом слое в насаждениях всех возрастов находилось наибольшее количество крупных корней. Таким образом, липа осваивает верхнюю (до полуметра) часть почвенной толщи, но часть корней (20–30%) доходит до суглинистой толщи и использует элементы питания, содержащиеся в грунтовых водах.

Такое строение корневой системы липы обеспечивает ей не только высокую устойчивость, но и способность в полной мере использовать лесорастительные ресурсы почвы – влагу и элементы питания.

У деревьев семенного происхождения корневая система в процессе онтогенеза становится кистекорневой. У деревьев вегетативного происхождения она только кистекорневого типа. А.А. Чистякова (1978) выделяет три формы корневой системы: поверхностную, поверхностно-якорную и поверхностно-стержнево-якорную.

Онтогенез липы мелколистной, особенности её роста и развития на разных возрастных стадиях обстоятельно исследованы А.А. Чистяковой (1978, 1979, 1982), предложившей различать в большом жизненном цикле этой породы семенной ряд и два варианта вегетативного ряда. А.Ю. Кулагин и др. (2007) в онтогенезе липы мелколистной также выделяют семенной и вегетативный ряды. Первый ряд состоит из следующих периодов: 1) латентный (эмбриональное и герменальное возрастные состояния), 2) предгенеративный (ювенильное и виргинильное возрастные состояния), 3) генеративный (генеративное возрастное состояние) и 4) постгенеративный (сенильное возрастное состояние). Впрочем, авторы замечают, что поскольку липа засыхает, будучи еще в состоянии плодоношения, собственно сенильных особей им не встречалось. В условиях Уфимского плато, где проводились наблюдения, липа зацветает несколько позднее, чем на Русской равнине; здесь средняя многолетняя дата её зацветания – 2 июля (± 4 дня). Распускание бутонов начинается с вершины кроны, с южной стороны. Цветение длится 12 дней, и уже в начале июля начинают формироваться плоды. Опадают они в осенне-зимний период.

Для созревания семена липы нуждаются в глубоком физиологическом покое; готовность к прорастанию зависит от состояния зародыша (Любченко 1959, 1960, 1963). В лесу всходы появляются с мая по июль, непроросшие семена быстро теряют всхожесть. Рост гипокотили и разворачивание семядолей продолжается 4–5 дней. Семядоли пальчато-семираздельные. Они сохраняются до осени, позже формируется первый лист – удлинненно-яйцевидный, трехлопастной, с городчатыми краями. У всходов, появившихся достаточно рано, к осени насчитывается до 5–7 листьев, причем закладывается и верхушечная почка; у поздних всходов есть только семядольные листья. Высота всходов-однолеток – 4–7 см. У многих всходов замечен стержневой корень, у остальных корневая система стержне-кистекорневого типа. Главный корень сначала растет ортотропно, но на глубине 4–6 см резко меняет направление.

Ювенильные растения – одноосные сеянцы. Эта стадия длится 5–7 лет, в неблагоприятных условиях – несколько дольше (до 15 лет). Листочки удлинненно-яйцевидной формы, теневой структуры. Преобладает корневая система стержне-кистекорневого типа, у остальных она кистекорневая. Гипокотиль, который у всходов располагается над поверхностью почвы, постепенно втягивается в почву. Высота особей этой стадии – 3–30 см, диаметр стволика – 1–5 мм.

У имматурных растений появляются боковые оси, вследствие чего начинает формироваться крона. Если условия благоприятны,

то она приобретает удлиненно-пирамидальную форму; в противном случае – зонтиковидную, поскольку главная ось не выделяется, а боковые оси завершают свой рост примерно на одной и той же высоте. С увеличением высоты и изменением освещенности листья в верхней части кроны постепенно меняют теневую структуру на световую.

Преобладает корневая система кистекорневого типа, и только у 10–20% молодых лип сохраняется корневая система стержне-кистекорневого типа. Обособляются якорные корни, обеспечивающие липе дополнительную устойчивость. Эта стадия длится примерно до 40-летнего возраста. Молодые деревца достигают в высоту 0,7–2,5 м при диаметре стволика – 1–3 см.

Виргинильные растения по сравнению с имматурными растут быстрее. Структура листьев четко дифференцирована по горизонтам: в верхней части кроны они имеют световую структуру, внутри кроны и в её нижней части – теневую. Высота – 4–6 м, диаметр стволика – до 6 см, диаметр кроны – 1,5–2,5 м. Корневая система стержне-кистекорневого типа почти не встречается; главный корень, если он и сохранился, начинает выполнять функции якорного. Есть 5–10 придаточных скелетных корней, из которых 1–2 корня направлены вертикально вниз, а остальные – горизонтально,

Молодые генеративные особи цветут в средней части кроны. Приросты еще велики, но постепенно начинают снижаться. К 60–80 годам (время завершения стадии) средняя высота молодых деревьев – 6–17 м, средний диаметр – 5–25 см. Средний диаметр кроны – 2–4,5 м. На нижней части ствола образуется корка с глубокими трещинами. Корневая система исключительно кистекорневого типа. Большая корней размещается в верхнем метровом слое, и только отдельные корни уходят на глубину 1–1,5 м.

Средневозрастные генеративные особи (возраст до 80–100 лет) обильно цветут и плодоносят в верхней и средней частях крон, диаметр которых варьирует в пределах 3–9 м. Увеличивается радиус корневой системы, но её тип и глубина проникновения корней остаются прежними. Кора ствола с отчетливо выраженными трещинами. Меняется форма листьев – она становится широко-яйцевидной вместо округло-яйцевидной.

У старых генеративных особей (старше 100 лет) главная ось практически прекращает рост в высоту – верхние боковые ветви находятся с ней на одном уровне, который может достигать 30 м. Диаметр кроны нередко превышает 10 м. Многие деревья поражены сердцевинной гнилью, но тем не менее продолжают цвести и плодоно-

силь; однако увеличивается количество пустозернистых плодов. Корневая система сохраняет свою морфоструктуру, корни могут углубиться до 2,5 м.

Длительность основных этапов онтогенеза широколиственных пород, в том числе и липы, зависит от состояния особи, её жизненности. А.А. Чистякова (1994) выделяет четыре уровня жизненности: нормальный, пониженный, низкий и сублетальный. У особей нормального уровня на всем протяжении онтогенеза хорошо выделена главная ось; в каждом возрастном состоянии растение имеет наибольшие размеры, лишено следов отмираний, перевершиниваний, потерь частей кроны. Особи пониженной жизненности медленнее растут и развиваются, они меньше по размерам «нормальных» особей соответствующего возрастного этапа. Деревья низкой жизненности растут еще медленнее. Неодинакова продолжительность прохождения различных этапов онтогенеза. Длительность ювенильного состояния у нормальных и угнетенных особей составляет соответственно 2–5 и 10–15 лет, имматурного – 8–10 и 20–30 лет, виргинильного – 19–20 и 20–30 лет, молодого генеративного – 20–35 и 10–20 лет, средневозрастного генеративного – 40–60 лет и 20–30, старого генеративного – 70–150 и 30–40 лет, сенильного – 10–20 и 5–15 лет. Различна и общая продолжительность жизни – 160–300 и 125–180 лет. Особи сублетального уровня имеют вид кустовидного подростка, для них обычно неоднократное перевершинивание, развитие новых побегов из спящих почек, уменьшение годичного прироста.

Иной жизненный цикл проходят особи вегетативного происхождения, хотя есть и черты сходства. Ювенильным особям, в которых трансформируются всходы, соответствуют ювенилоподобные образования порослевого происхождения. У них больше высота (до 1 м), годичный прирост, размеры листьев, хотя форма последних сохраняется. В следующих возрастных группах видимых различий между особями генеративного и вегетативного происхождения ещё меньше – у них близки размеры надземных органов, форма кроны, темпы роста. Имеет значение характер происхождения.

Липы вегетативного происхождения часто образуют куртины, которые со временем распадаются. В результате возникает клон, состоящий из нескольких партикул разного возрастного состояния. Часть партикул обнаруживает признаки омоложения. Постоянное омоложение ценопопуляций липы имеет особенно важное значение в северной части её ареала, где почти полностью отсутствует семенное возобновление этой породы; только таким образом липа может

обеспечить стабильное существование. Однако явления омоложения наблюдаются и в других частях ареала (Чистякова, 1979).

Особи вегетативного происхождения неизменно преобладают в составе ценопопуляций липы, составляя от 77% на южной границе ареала до 100% на его северо-восточной границе. У особой порослевого происхождения средневозрастная генеративная стадия приходилась на 30–50 лет. В этом возрасте высота деревьев была 8–17 м, диаметр – 8–16 см, средний годовой прирост – 6–7 см. У деревьев ксилоризомного происхождения эта стадия наступала позже (в возрасте 50–100 лет); средняя высота составляла 13–25 м, средний диаметр – 18–35 см, средняя длина годичного прироста – 18–22 см. У деревьев семенного происхождения на этой же стадии (возраст 80–100 лет) средняя высота была 13–25 м, средний диаметр – 15–35 см, средний прирост – 19–23 см. Таким образом, особи ксилоризомного и семенного происхождения на одной и той стадии онтогенеза по своим размерам близки друг другу.

В лесу почти ежегодно появляются многочисленные всходы липы, но процесс семенного размножения часто нарушается. Причинами могут быть неблагоприятные погодные условия, поедание семян мышевидными грызунами, массовая гибель всходов в результате грибных заболеваний, задернение, уплотнение и иссушение почвы, сильное затенение и т.д. Кроме того, у липы есть «критические периоды», когда она становится особенно уязвимой. Ю.З. Кулагин и Н.И. Мушинская (1982) одним из таких периодов считают фазу выхода на открытый воздух интенсивно растущего соцветия и формирующихся цветков. В Башкирии, где авторы проводили свои наблюдения, до конца июня происходит морфологическая дифференциация бутонов – интенсивно растут лепестки, созревают пыльцевые зерна, формируются семяпочки. Похолодание может отодвинуть зацветание липы до середины июля, жаркая погода способна, напротив, ускорить его. Бутоны повреждаются обдувом горячим (40 °C) воздухом и погибают от даже непродолжительного заморозка с температурой – 2–3 °C. Следующий критический период – фаза цветения. При суховеях пыльники за 20–30 минут могут погибнуть, в то время как пестик проявляет значительно большую устойчивость. Низкой остается заморозкоустойчивость цветков. Пыльца устойчива к заморозкам и сухости воздуха, но страдает от действия прямых солнечных лучей. Для нее также опасно сочетание дождя с последующим заморозком.

В фазе оплодотворения и формирования семян прохладная погода может привести к недоразвитию семян и массовому появлению партенокарпических семян – это еще один критический период. Даже

при благоприятных условиях количество цветков меньше количества бутонов, еще меньше количество зрелых плодов. При заморозках отмирают плодоножки, что вызывает преждевременное опадение плодов, повреждаются и теряют жизнеспособность семена: в фазе молочно-восковой спелости – в 6 раз, в фазе молочной спелости – в 2 раза. В начале сентября они полностью погибают при температуре $-8-10^{\circ}\text{C}$, но в конце октября успешно выдерживают $-14-16^{\circ}\text{C}$ (Кулагин, Мушинская, 1982).

Опасности подстерегают липу в фазу молодых плодов, легко повреждаемых заморозками и суховеем, в фазу запоздалой диссеминации, когда в результате иссушения может произойти обезвоживание и затверждение стенок плодов, что помешает семенам прорасти. Всходы липы появляются с середины мая до середины июня. В течение месяца сохраняются семядоли, их сменяют первые листочки. При позднем прорастании семян листья не успевают появиться, и такие проростки зимой полностью погибают. Проростки могут погибнуть из-за повышенной сухости верхнего слоя почвы, так как только к концу вегетационного периода их корни углубляются на 8–10 см, а также из-за заморозков. Большой урон могут нанести мышевидные грызуны. Однолетние сеянцы погибают из-за вымерзания (Кулагин, Мушинская, 1982). Таким образом, в конечном итоге лишь очень небольшое количество завязавшихся семян может превратиться в полноценные молодые растения.

Экологические особенности

Отношение к свету

Липа принадлежит к числу теневыносливых пород, но тем не менее недостаток света отрицательно сказывается даже на её возобновлении. Но есть и другая точка зрения – всходы липы настолько теневыносливы, что успешно растут даже под сплошным покровом из широколиственного леса (Хлонов, 1965). С возрастом потребность в свете усиливается. Например, в условиях Западной Сибири порослевой подрост липы растет успешно даже при значительном затенении, но потом снижает прирост и к 15–25 годам отмирает. По наблюдениям М.К. Литвинова (1957), в Брянских лесах подрост липы не живет на зарастающих вырубках более 20 лет. Чем выше сомкнутость и беднее почва, тем он быстрее погибает.

На разных этапах онтогенеза потребность в свете меняется. В шкале теневыносливости на ювенильном этапе липа занимает сре-

ди 11 лиственных пород шестое место, на имматурном этапе сначала – пятое, потом – четвертое, на виргинильном сначала – четвертое, потом – третье. Подобные подвижки происходят и в шкале светолюбия: на ювенильном этапе – пятое место, на имматурном этапе сначала – седьмое, а потом – восьмое место, на виргинильном этапе – девятое место. Среди деревьев генеративного состояния липа сначала занимает седьмое место, а потом – третье. Тем не менее, разработчик этих шкал О.И. Евстигнеев (1994) включает липу в группу пород с относительно постоянным светолюбием вместе с дубом и грабом.

Ю.Л. Цельникер (1969) установила, что и световые, и теневые листья липы относительно хорошо пропускают радиацию с длинами волн порядка 750 нм (ближние инфракрасные лучи) и почти не пропускают радиацию с длинами волн порядка 410 нм (синие лучи). Оптические свойства листьев липы в течение вегетационного периода заметно меняются. В конце мая лист пропускает 16% фотосинтетически активной радиации, в июле – 9, в начале сентября – 35%. По мнению Ю.Л. Цельникер, это обусловлено сезонной динамикой содержания пигментов в листьях.

Отношение к тепловому режиму

Липа проникает на север дальше других широколиственных пород – до 62° с.ш. в Карелии и до 60° с.ш. на Урале. Большинство авторов (Сукачев, 1938; Гроздов, 1952; Шиманюк, 1967; Мурахтанов, 1981 и др.) считают липу холодостойкой породой. Впрочем М.Е. Ткаченко (1952) замечает, что в молодом возрасте на открытых местах липа нередко страдает от заморозков. По мнению Ю.П. Хлонова (1965), липа – холодостойкая порода, но при этом достаточно требовательная к температурным условиям в период вегетации. Её морозовыносливость объясняется коротким периодом роста побегов, повышенной водоудерживающей способностью листьев, низкой интенсивностью дыхания и высоким содержанием (до 8%) масла в молодых ветвях. Присутствие в составе жиров линоленовой ненасыщенной кислоты, способной окисляться с выделением тепла, позволяет липе выносить морозы до –48 °С. Морозобойные трещины на стволах и ветвях встречаются редко, преимущественно у деревьев, растущих одиночно; возможно, что они образуются весной при резкой смене температур. В малоснежные зимы у молодых деревьев могут обмерзать однолетние побеги и корни.

Липа существенно меняет фитоклимат. Плотный полог её крон служит основной деятельной поверхностью при формировании теплового режима леса. По сравнению с биогеоценозами других формаций, разница с температурными режимами безлесных участков у липняков особенно заметна; в липняках значительно меньше амплитуды суточных колебаний температуры воздуха.

Отношение к водному режиму почв и влажности воздуха

Липа предпочитает свежие и влажные, хорошо аэрируемые почвы, не испытывающие периодического иссушения. Засухоустойчивость липы оценивается неравнозначно; есть самые разные точки зрения: незасухоустойчива, средне засухоустойчива, высоко засухоустойчива. Ю.П. Хлонов (1965) считает, что важную роль играют почвенные условия. На плодородных почвах липа более устойчива, чем на бедных. Непродолжительные засушливые периоды переносит вполне удовлетворительно благодаря хорошо развитой корневой системе.

Произрастая в руслах рек, может выдерживать 10–20-дневное затопление (Бяллович, 1957). При затоплении паводковыми водами иногда в нижней части ствола могут образоваться придаточные корни (Шиманюк, 1964). На заболоченных почвах липа не растёт.

В липняках снег накапливается в большем количестве, чем в хвойных лесах. Л.Б. Холопова (1982) приводят данные измерения запаса воды в снеге в сосняках лещиновых и липняке волосистоосоковом: в 1968/1969 гг. – 73–80 мм и 97 мм, в 1969/1970 гг. – 162 мм и 186 мм; но расходуется почвенная влага в липняке быстрее.

Отношение к плодородию почвы

Хотя липа требовательна к плодородию почвы, она встречается как на богатых суглинках, так и на песках при условии присутствия в них супесчано-суглинистых прослоек. Со своей стороны, липа является древесной породой, повышающей плодородие почвы. Р.М. Алексахин (1961), исследуя изменение почв в результате смены осины липой, отметил повышение содержания азота, подвижных соединений фосфора, насыщенности основаниями при одновременном снижении кислотности. Л.С. Травникова (1959) установила, что вселение липы под полог сосняка с дубом также значительно улучшило свойства почв, что, в частности, индизировала смена суборевого комплекса видов в травяном покрове немо-

ральным комплексом. Улучшение лесорастительных условий осуществляется через опад. Н.П. Ремезов и П.С. Погребняк (1965) приводят следующие результаты анализа химического состава листьев липы (в % от абсолютно сухого веса): азот – 2,81, кальций – 1,48, магний – 0,29, калий – 1,72, фосфор – 0,22%. В.Г. Семенова и В.В. Смирнов (1973) в подмосковном липняке получили несколько иные цифры: содержание азота – 2,48, калия – 1,67, кальция – 1,31, магния – 0,24, фосфора – 0,22%. Несколько разнятся данные, полученные другими авторами. Эти различия связаны с почвенными условиями, с временем взятия образцов для анализа и т.д., но то, что липа переводит из глубоких слоев почвы значительное количество элементов питания в верхний почвенный слой, неоспоримо. Благодаря высокому содержанию кальция опад липы быстро разлагается без образования грубого гумуса, что способствует структуризации почвы.

Липа способна расти в широком интервале реакции почвы при pH от 4,5 до 7,0. На тяжелом суглинке лучше растет при кислой реакции, на супеси и среднем суглинке – при слабокислой (Иванов, 1970).

Грибные заболевания липы

По сравнению с другими древесными породами липа в меньшей степени повреждается грибными заболеваниями, но тем не менее, она от них также не свободна. В.Г. Стороженко (2013) приводит перечень основных дереворазрушающих грибов, встречающихся в лесах Русской равнины. Для лиственных пород указывается 78 видов грибов, из них около 20 видов участвует в разрушении древесины липы. Только на липе были собраны *Aporpium caryae*, *Cristinia helvetica*, *Hymenochaete cinnamomea*, *Hyphodontia quercina*; все они встречаются очень редко. Часто встречающимися разрушителями древесины лиственных пород, в том числе и липы, являются *Bjerkandera adusta*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola* (один из основных разрушителей отпада), *Ganoderma lipsiense*, *Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius*. Еще около 10 видов встречаются не часто, но регулярно.

Разумеется, это не полный список. По данным того же автора (Стороженко, 2008), в липняках Серебряноборского лесничества дереворазрушающими являются около 30 видов грибов. Активность грибов усиливается в зонах рекреационного и техногенного воздействия, где деревья заметно ослаблены. Тонкокорая липа под-

вержена механическим повреждениям, а они способствуют проникновению грибных инфекций. Молодые побеги поражают *Stigmina cjmpacta* (*Thyrostroma compactum*) и *Cytosporra chrysosperma*; сначала появляются некротические пятна, а затем открытые раковые раны. На листьях липы часто встречаются антракноз, вызываемый грибом *Gloeosporium tiliae*, и черно-бурая пятнистость, возбудителем которой является *Cercospora microsora*. Особенно интенсивно поражаются листья ослабленных деревьев независимо от их возраста. Обычным поражением является раневая гниль – следствие механических повреждений, которые становятся «воротами» для поселения различных сапрофитов. Основными видами фауны у деревьев в возрасте 30–70 лет являются гнилые сучья (11–12%), дупла (7–15%), морозобоины (на склонах – до 15%), рак и сухобокость (на склонах – до 10%). В древостоях 100–130 лет дуплистость увеличивается повсеместно до 18%. В другом опытном лесничестве Института лесоведения РАН – Теллермановском – основными видами грибов, разрушающих мертвую древесину липы, А.Т. Вакин назвал *Fomes fomentarius*, *F. pinicola*, *Ganoderma applanatum*. На валеже липы поселяются *Polyporus adustus*, *P. squamosus*, *Polystictus hirsutus*, *Daedalia unicolor*, *Armillaria mellea*, *Auricularia mesenterica*. В целом липа в этом районе характеризуется как порода, весьма устойчивая против грибных болезней ствола и придающая устойчивость всему древостой.

На Урале в липняках порослевого происхождения гниль была обнаружена у 29% лип, морозобоины – у 20%, рак – у 14%. Количество деревьев, пораженных гнилью, увеличивалось с возрастом: в 45 лет – 10%, в 115 лет – 48% (Верхунов, 1958). Эту же зависимость отметил и П.А. Соколов (1978). На большом фактическом материале он установил, что в одинаковых условиях произрастания в семенных липняках количество деловых стволов на 14% больше, чем в порослевых древостоях и что степень поражения внутренней гнилью в первом случае в 2,6–4 раза меньше. В семенных липняках внутренняя гниль появляется, в среднем, на 20 лет позже, чем в порослевых, а размер гнили примерно в 2 раза меньше.

В Западной Сибири на липе зарегистрировано свыше 30 видов грибов, из которых 20 видов повреждают древесину, 7 видов – плоды, 5 видов – всходы и 3 вида – листья. Впрочем значительная часть названных видов поселяется на сухостойных, отмирающих и ослабленных деревьях, а также на пнях (Хлонов, 1965),