

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВПО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АТЛАС РАСТЕНИЙ

ТОМ VII

Научное издание

Йошкар-Ола
2013

ББК Е 53
УДК 633.7/9
О 595

Редакционная коллегия:

Л. А. Жукова, Заслуженный деятель науки РФ, д-р биол. наук, профессор (ответственный и научный редактор);
О. П. Ведерникова, канд. биол. наук, доцент;
Е. С. Закамская, канд. биол. наук, доцент

Рецензенты: **Ю. К. Виноградова**, д-р биол. наук, гл. науч. сотр. ФГБУ Н «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина» РАН;
С. М. Дементьева, канд. биол. наук, профессор, декан биологического факультета, зав. кафедрой ботаники ФГБУ ВПО «Тверской государственный университет»

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом МарГУ

Онтогенетический атлас растений: научное издание.
О 595 Том VII / Мар. гос. ун-т; отв. и науч. ред. проф. Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола, 2013. — 364 с.

ISBN 978-5-94808-793-1

Онтогенетический атлас растений включает описания онтогенезов 42 видов цветковых растений. Во введении представлена история развития популяционно-онтогенетического направления в России. Для каждого объекта приводятся краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки онтогенетических состояний, сведения об использовании, для ряда видов — физиологические параметры, особенности структуры популяций и экологическая характеристика.

Атлас предназначен для изучения особенностей организации популяций растений и популяционного биоразнообразия ботаниками, экологами, ресурсоведами, сотрудниками ботанических садов, национальных парков, заповедников, специалистами по интродукции, преподавателями, аспирантами и студентами биологических специальностей вузов, учителями и обучающимися школ с углубленным изучением биологии.

ББК Е 53
УДК 633.7/9

© Коллектив авторов, 2013
© ФГБОУ ВПО «Марийский
государственный университет», 2013

ISBN 978-5-94808-793-1

ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

ДЕРЕВЬЯ

1. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – представитель отдела голосеменные (Pinophyta), класса хвойные (Pinopsida), семейства сосновые (Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi), рода *Pinus* L.

Как правило, выделяют до пяти разновидностей или подвидов, отличающихся формой шишек, верхушек хвоинки, некоторыми биометрическими показателями (Пчелин, 2007; Милютин и др., 2010; Орлова 2012), часть из которых иногда рассматривают в качестве самостоятельных видов (Орлова, 2012). Среди них: 1) *Pinus sosnowskyi* Nakai (*P. sylvestris* subsp. *hamata* (Stev.) Fom.), распространенная в лесах горного Крыма; 2) *Pinus fominii* Kondr. (*P. sylvestris* subsp. *cretacea* (Kalenicz.) Kom. ex Istratova et Karpun), встречающаяся на обнажениях мела, известняков и гранитов на Украине и Юге Центральной России; 3) *Pinus friesiana* Wich. (*P. sylvestris* subsp. *lapponica* (Fries ex Hartm.) Hartm. ex Holmb.), приуроченная преимущественно к скальным обнажениям и морским побережьям Фенноскандии (Орлова, 2012).

P. sylvestris – средневропейско-сибирский бореальный вид (Юрцев, 1968; Юрцев, Камелин, 1991). Ареал охватывает Скандинавию, Среднюю и Восточную Европу, Средиземноморье, северную часть Средней Азии, Западную и Восточную Сибирь (Орлова, 2012). Изолированные боры отмечены также на Кавказе. В России вид распространен почти по всей территории, поднимается в горах до уровня около 2000 м (Пчелин, 2007).

В настоящее время популяционные экологи и фитоценологи все чаще используют экологические шкалы (Раменский и др., 1956; Цыганов, 1983 и др.) для характеристики фрагментов экологических ниш сообществ и обитающих в них конкретных ценопопуляций. Созданные компьютерные программы (Грохлина, Ханина, 2006) и методические пособия (Компьютерная обработка..., 2008) позволяют быстро обрабатывать геоботанические описания изучаемых сообществ и определять реализованные диапазоны различных экологических факторов для модельных видов. По совокупности климатических факторов *P. sylvestris* принадлежит к гемиевтрибионтным видам (Экологические шкалы..., 2010). Она максимально реализует свои потенции по шкале континентальности климата (16,2 %). По всем климатическим шкалам экологиче-

ские условия изученных местообитаний *P. sylvestris* занимают центральное положение в потенциальных диапазонах факторов за исключением шкалы континентальности климата (рис. 1).

Сосна обыкновенная может быть эвривалентна по шкале богатства почв азотом и шкале кислотности почвы. Она гемистеновалентна по шкалам переменности увлажнения и трофности почвы. Граница диапазона по шкале богатства почвы азотом в изученных местообитаниях сдвинута вправо по сравнению с трофностью и кислотностью почвы, т. е. в сторону большего богатства почв азотом (см. рис. 1). Потенциальный диапазон по шкале переменности увлажнения Д. Н. Цыганова (1983) для сосны обыкновенной не определен.

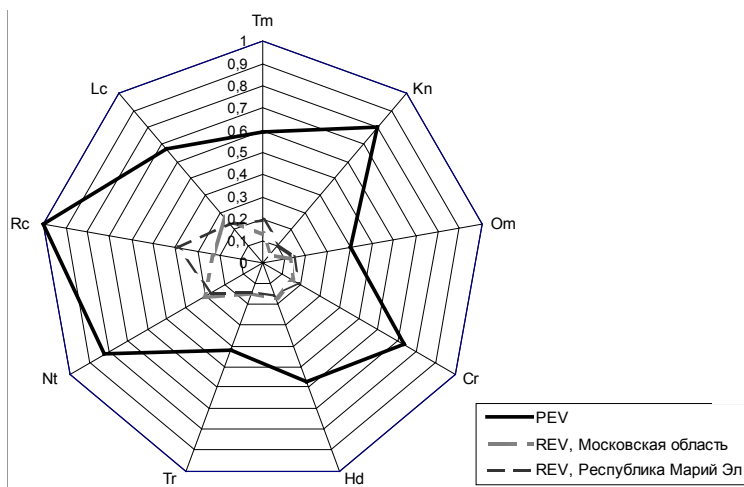


Рис. 1. Потенциальная (PEV) и реализованные (REV) экологические валентности по шкалам Д. Н. Цыганова (1983) изученных ЦП *Pinus sylvestris* на территории Московской области и Республики Марий Эл (Экологические шкалы..., 2010)

В соответствии с классификацией жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962) *P. sylvestris* можно отнести к группе вечнозеленых одноствольных прямостоячих кронообразующих деревьев с подземной стержнекорневой системой. *P. sylvestris* – дерево первой величины. В особо благоприятных условиях достигает в высоту до 48 м, ствол бывает более 1 м в диаметре при продолжительности жизни 300–350 лет, предельный возраст – до 650 лет (Пчелин, 2007).

Для *P. sylvestris* характерна корневая система с развитым главным корнем и далеко расходящимися от него боковыми корнями. Она мощная, имеет разное морфологическое строение в зависимости от этапа онтогенеза и условий произрастания. Пластичность корневой системы позволяет *P. sylvestris* успешно существовать в широком диапазоне различных гидрологических режимов. Поверхностная корневая система образуется на сфагновых болотах и на рыхлых песчаных почвах при глубоком уровне грунтовых вод, что позволяет ей улавливать значительную часть атмосферных осадков, поступающих в верхний почвенный слой (Панов, 2007).

Ствол *P. sylvestris* обычно прямой, как правило, цилиндрический. Побеги расположены мутовками, по числу которых на начальных этапах онтогенеза можно определить абсолютный возраст. По мере формирования кроны нижние ветви отмирают и постепенно сбрасываются. При значительной сомкнутости древостоя крона оказывается высоко поднятой. Форма кроны зависит от онтогенетического состояния и условий жизни растения.

Наращение главной оси и побегов более высоких порядков моноподиальное, ветвление акротонное. Однако на более поздних этапах онтогенеза в разных участках кроны может происходить перевершинивание, приводящее к замещению некоторых осей побегами более высоких порядков (Шиманюк, 1964; Пчелин, 2007). Особенности формирования побегов сосны изучены И. Л. Крыловой (1960).

Вегетативные побеги *P. sylvestris* четко дифференцированы по длительности жизни и структуре. Они представлены ауксибластами и брахибластами (рис. 2).

Ауксибласты (см. рис. 2, а) выполняют скелетную функцию и формируют ствол и крону дерева. На них развиваются чешуевидные листья, которые быстро опадают. После этого на поверхности оси ауксибласта остаются рубцы. На верхушке ауксибласта расположены верхушечная и группа боковых почек. Весной следующего года верхушечная почка раскрывается. Ось ауксибласта нарастает моноподиально, а за счет боковых почек обеспечиваются ветвление и формирование ауксибластов следующих порядков. При наличии трех и более почек из них развиваются мутовки боковых побегов. Перидерма ауксибластов серого цвета, позднее образуется серая или красно-бурая корка. С возрастом ее толщина увеличивается (до нескольких сантиметров), появляются продольные борозды, и она приобретает чешуйчатое строение. В скелетных побегах сосны формируются смоляные ходы, заполненные смолой.

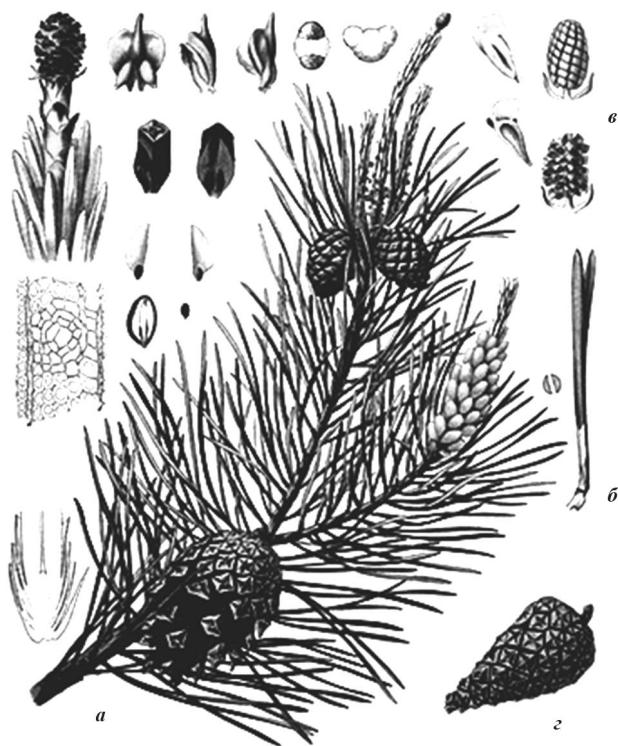


Рис. 2. Строение вегетативных и генеративных органов *P. sylvestris*:
 а – ауксибласты; б – брахибласты; в – микростробил; г – мегастробил

Брахибласты – крайне укороченные побеги своеобразного строения (см. рис. 2, б). Они образуются в пазухах чешуй ауксибластов, живут ограниченный период времени (как правило, 2–3, реже 4–5 лет). На них развиваются листья срединной формации – хвоинки. У *P. sylvestris* на каждом таком побеге в основании формируются 5–7 редуцированных пленчатых чешуй. Их можно наблюдать весной в период разворачивания брахибластов из почек. Выше образуется обычно две хвоинки, между хвоинками располагается апекс побега. Ассимилирующие листья-хвоинки плоско-выпуклые, жесткие, узколинейные, с заостренной верхушкой, по краю мелкопильчатые, сизовато-зеленые. Поверхность такого игольчатого листа минимальна, т. к. ширина листовой пластинки всего 1–2 мм. Хвоинки имеют массивную кутикулу, гиподерму, погруженные устьица, смоляные каналы, складчатый мезофилл. Все эти

особенности способствуют минимальному испарению, что позволяет большинству представителей класса Хвойные функционировать в зимний период (Наглядный словарь..., 2001).

Генеративные побеги *P. sylvestris* специализированные, представлены пазушными микростробилами (мужские шишки) и мегастробилами (женские шишки) (см. рис. 2, в, з). Весной от 1 до 5 мегастробилов формируются в пазухах чешуй в верхней части годовых приростов. Период развития мегастробила занимает более двух лет. В год возникновения их размеры 2–4 мм. Они окрашены в красно-бурый цвет. Их основу составляет ось мегастробила с кроющими чешуями, в пазухах которых образуются крупные семенные чешуи (см. рис. 2). На каждой из них формируется по два семязачатка. После завершения процесса опыления, который происходит весной в год образования мегастробила, его семенные чешуи смыкаются, приобретают зеленую окраску и в таком состоянии зимуют. Оплодотворение происходит весной следующего года. Семена созревают к концу осени, раскрытие шишек и распространение семян наблюдается в конце зимы на третий год развития.

Группы пазушных микростробил представляют колосовидное образование в нижней части формирующихся весной ауксибластов (см. рис. 2). Каждый микростробил состоит из короткой оси с расположенными на ней плоскими микроспорофиллами, на нижней поверхности которых развивается по два микроспорангия. В микроспорангиях созревают микроспоры – пылинки, которые переносятся ветром на поверхность семязачатков. Продолжительность процесса опыления 4–7 дней. Пыльца имеет круглую или эллиптическую форму и снабжена двумя большими воздушными мешками. Диаметр пылинки 40–50 мк, а вместе с воздушными мешками до 70–80 мк. Масса одного пыльцевого зерна – 0,000018 г. В одном микростробиле формируется 160 000 пылинок. Скорость падения пылинки – 3,7 см/с. Это в два раза медленнее, чем у ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) (Пчелин, 2007). Пылинки переносятся на большие расстояния (десятки км), однако большинство из них падает вблизи материнского растения. После завершения процесса опыления микростробилы засыхают и опадают. Область их прежнего расположения на ауксибласте выявляется по отсутствию боковых брахибластов.

Сбор материалов, использованных при написании очерка, проведен в Московской, Тверской областях и в Республике Марий Эл. Данные о продолжительности жизни брахибластов у особей разных онтогенетических состояний и материал для описания онтогенеза получены в г. Пушкино Московской области Л. А. Жуковой и студентами филиала МГУ. Динамика ЦП сосны обыкновенной в 30-летних посадках изучена

в Республике Марий Эл И. В. Забродиным (2011) в 2005–2009 гг. Сведения о лишайниках и мохообразных, являющихся консортами *P. sylvestris*, собраны А. А. Нотовым в ходе комплексных флористических исследований в Тверской области (Нотов, 2005, 2012; Нотов и др., 2011). Проанализированы все полученные при этом гербарные материалы и наблюдения с учетом приуроченности видов к особям сосны определенного онтогенетического состояния. Данные о членистоногих животных консорции *P. sylvestris* собраны И. С. Тетериным и проанализированы им совместно с Н. В. Турмухаметовой. Исследования проведены в 2011–2012 гг. в Республике Марий Эл, на территории Моркинского района. Изучены особи *P. sylvestris* в виргинильном и молодом генеративном состояниях (Евстигнеев, Татаренкова, 1995) в четырех местообитаниях. Участок № 1 представлял залежь, зарастающую подростом *P. sylvestris*. На участке № 2 были лесопосадки *P. sylvestris* 1995 г. Участок № 3 был приурочен к суходольному лугу в окрестностях дер. Дигино, зарастающему подростом сосны обыкновенной. Участок № 4 располагался в окрестностях пос. Зеленогорск и включал лесопосадки *P. sylvestris* 1993 г. Материал был собран со 160 деревьев. Насекомых собирали вручную, методами встряхивания и использования стволовых и почвенных ловушек в пристволовой (комлевой) части дерева (Руководство..., 1983; Егорова и др., 1987; Хмелев и др., 2000; Цуриков, 2004). Объекты определяли до вида, реже – до рода, сложные группы – до семейства. Паукообразных определил И. О. Камаев.

Существует несколько схем периодизации индивидуального развития сосны обыкновенной (Серебряков, 1962; Санников, 1963, 1976; Кравченко, 1971, 1972; Рысин, 1975; Евстигнеев, 1995). При описании онтогенеза *P. sylvestris* О. И. Евстигнеев (1989) использовал периодизацию, предложенную А. А. Урановым (1967) и принятую теперь большинством популяционных ботаников. Однако О. И. Евстигнеев разделил имматурные и виргинильные онтогенетические группы на две подгруппы – im_1 и im_2 , v_1 и v_2 . Они различаются по темпам прироста и нарастания главной оси и боковых ауксибластов. Мы используем схему периодизации Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1967, 1975), дополненную нами (Онтогенетический атлас..., 2007) представлениями Е. Л. Нухимовского (1997) о прегенеративном периоде (см. прил. 1).

Процесс созревания семян сосны обыкновенной длится полтора года. Рассеивание семян происходит позднее: в мае-июне следующего года, т. е. через два года после опыления.

СЕМЕНА (se) *P. sylvestris* состоят из семенной кожуры со светло-желтой пленкой, эндосперма и зародыша. В областях, где климатические условия неблагоприятны для полного вызревания семян, отмечена

полиэмбриония (многозародышевость). Там выявлены нередкие случаи, когда внутри семени развивается до четырех зародышей. Однако такие семена обычно не всхожи. На поверхности семени расположен эпидермальный слой, придающий ему темную окраску. Очень тонкая кожура образуется из среднего слоя интегумента (покрова семязачатка). От общего веса семени она составляет около 30 % (Кобранов, 1924). Из внутреннего слоя интегумента и нуцеллуса возникает очень тонкая пленка, которая состоит из нескольких слоев мертвых, сильно сплюснутых клеток (Заборовский, 1962). Пленка легко отделяется от эндосперма, снимаясь вместе с кожурой. Внутри эндосперма свободно лежит зародыш с 4–12 семядолями. К нижней части зародышевого корешка прикреплен тонкий придаток, который является остатком подвески. На нем развивался зародыш, находясь внутри семязачатка. Количество семян без эндосперма и зародыша в обычных условиях не превышает 3–5 %, но у северной границы ареала сосны достигает 65 %).

Созревшие семена *P. sylvestris* белые, бурые или темно-серые, отчасти глянцевитые, яйцевидной формы, длиной 3–5 мм, шириной 2–3 мм. Существует зависимость величины семян от возраста дерева. Размеры семян уменьшаются к концу генеративного периода. Каждое семя снабжено крылышком длиной 12–18 мм. Оно серо-коричневое, нередко с темными полосками. Вес 1 000 семян – 3,6–10,3 г. Он увеличивается в направлении с севера на юг, зависит от характера условий произрастания, возраста дерева, размера шишек и ряда экологических факторов и не остается постоянной величиной даже у одного дерева (Пчелин, 2007).

ПРОРОСТКИ – небольшие однобогевые растения. Гипокотиль длиной 2–4 мм выносит 4–12 зеленых, линейных, слабо трехгранных семядолей (рис. 3, фото 1). Эпикотиль длиной 0,3–0,5 см с единичными линейными хвоинками. К осени проростки достигают высоты 1–2 см. Семядольные листья могут сохраняться и на 2-й год жизни, при этом они желтеют и начинают засыхать (Евстигнеев, 1995).

ЮВЕНИЛЬНЫЕ растения высотой от 2,5 до 12 см. Их абсолютный возраст 2–4 года. Иногда на главной оси некоторое время сохраняются засыхающие семядольные листья. На приросте 2-го года формируются листья срединной формации – хвоинки. С 3-го года жизни на главной оси (ауксибласт I порядка) образуются только чешуевидные листья. В их пазухах развиваются брахибласты. В основании брахибластов формируются пленчатые чешуи. Выше образуются 2 (реже 3–4) типичные хвоинки. У ювенильных растений *P. sylvestris* можно наблюдать от 8 до 40 брахибластов. Длина хвоинок от 2 до 5 см, возраст – 2–4 года. Образование ауксибластов II порядка в ювенильном состоянии не происходит (рис. 3, фото 2). Корневая система стержневая. Длина главного корня на

рыхлых песчаных почвах достигает 60–80 см, на заболоченных торфянистых – не более 10–15 см (Серебряков, 1962).

ИММАТУРНЫЕ растения *P. sylvestris* высотой от 0,5 до 7 м с диаметрами кроны 0,3–0,7 м. Форма кроны веретеновидная (рис. 3, фото 3). Начинается акротонное ветвление главной скелетной оси, при котором боковые побеги формируются из почек, расположенных на верхушке материнского побега. Четко выражено доминирование оси I порядка. Ее ежегодный прирост достигает от 6 до 12 см. На ауксибластах II порядка формируются ауксибласты III–IV порядков, имеющие в типичном случае брахибласты с 2 хвоинками. Очень редко хвоинок может быть 3–4. Длина хвоинок – 4–11 см, функционируют они 3–4 года. У имматурных растений прирост у ауксибластов II порядка от 6–8 см до 20 см, а при высоком уровне жизненности – до 30 см. В стержнекорневой системе (Евстигнеев, 1989) главный корень на рыхлых почвах углубляется до 60–80 см, интенсивно ветвится, образуя до 15–20 боковых корней. Иногда имматурные растения дифференцируют на две фракции – im_1 и im_2 (Евстигнеев, 1989). При этом учитывают общие размеры, диаметр кроны, число порядков ветвления в формирующейся кроне.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ растения представляют собой одноствольные деревья с активно формирующейся кроной (рис. 3, фото 3). Высота их от 3 до 10 м (Пчелин, 2007). Крона дерева широко веретеновидная с острой верхушкой. Ее диаметр увеличивается от 50 см до 4 м. Нижняя часть ствола почти не очищена от нижних ветвей и покрыта перидермой. В кроне преобладают ауксибласты III–IV порядков. Их годовичные приросты 10–15 см. Появляются ауксибласты V порядка. Сохраняется моноподиальное нарастание ствола и скелетных осей всех порядков. При снижении уровня жизненности уменьшается длина приростов не только главной оси, но и ауксибластов всех следующих порядков. Хвоинки функционируют 2–3 (редко 4) года, их длина – 5–12 см. Стержневая корневая система увеличивает свой объем за счет образования боковых корней. Глубина ее проникновения зависит от типа почв, на осыпавшихся песчаных субстратах по берегам рек могут формироваться якорные корни. Иногда виргинильные растения дифференцируют на две фракции – v_1 и v_2 (Евстигнеев, 1989). При этом учитывают общие размеры, диаметр кроны, число порядков ветвления в кроне, степень выраженности процессов отмирания нижних боковых ветвей (фото 4, 5).

МОЛОДЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ особи (g_1) являются типичными одноствольными деревьями высотой от 6 до 15 (иногда до 24) м, с диаметром ствола от 8–10 до 28–36 см. Однако в некоторых случаях встречаются и 2–3-ствольные экземпляры. Кроны всегда островершинные, конусовидные, шириной от 4 до 8 м (рис. 3, фото 6). Растения характе-

ризуются максимальным приростом в длину главной оси (1,0–1,5 м). Формируются ауксибласты VI–VII порядков, их приросты достигают 4–7 см. Общее количество брахибластов существенно возрастает. Длина хвоинок 5–10 см, продолжительность их жизни 2–3 года. При высоком уровне жизненности ствол очищается от сучьев до высоты 7 м и покрывается коркой. Главное отличие от виргинильных растений – появление генеративных структур – мегастробил (женских шишек) и микростробил (мужских шишек). Шишки некрупные. Семеношение необильное и нерегулярное. Корневая система увеличивается в объеме и осваивает новые территории в горизонтальном направлении.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения достигают 30 м. Диаметр ствола (на уровне груди) до 130–150 см. Кроны куполообразные плосковершинные, высоко приподнятые (рис. 3, фото 7). Диаметр кроны – от 10 до 15 м. Проявляется ослабление роста главной оси. Она утрачивает лидирующую по отношению к боковым ветвям роль. На определенном этапе засыхает и отмирает верхушка главной оси. Годичные приросты не превышают 30 см. Формируются ауксибласты VII–IX-го порядков. В разных участках кроны наблюдается перевершинивание, что нарушает в некоторых местах строго моноподиальный порядок нарастания скелетных осей всех порядков. Продолжительность функционирования хвоинок 2–3 года, их длина 5–8 см. Появляются крупные отмершие ветви. Трещиноватая корка выражена на всем протяжении ствола. В состоянии g_2 выявлено максимальное число шишек во всех исследованных пунктах.

СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ



Фото 1. Проросток (р)



Фото 2. Ювенильное растение (j)



Фото 3. Имматурное растение (im)



Фото 4. Виргинильное растение (v_1)



Фото 5. Виргинильное растение (v_2)



Фото 6. Молодое генеративное растение (g_1)



Фото 7. Средневозрастное генеративное растение (g_2)



Фото 8. Старое генеративное растение (g_3)

СТАРЫЕ ГЕНЕРАТИВНЫЕ растения в связи с прекращением роста дерева в высоту имеют плосковершинную крону (рис. 3, фото 8). Приросты боковых ветвей незначительны. Деревья достигают максимальной высоты – более 30 м (при высоком виталитете) (Евстигнеев, 1989). Диаметр ствола – до 150 см. Деревья иногда могут стать двух-, трех-, редко многоствольными, отдельные стволы нередко отмирают, иногда разрушаются, образуя пни. Многие крупные лидирующие ветви также отмирают. У молодых ветвей в верхушке кроны приросты становятся минимальными (10–15 см). Хвоинки функционируют 2 года, их длина 5–6 см. Стволы на всем протяжении покрыты грубой трещиноватой коркой.

СУБСЕНИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ, как правило, имеют пни или их разрушающиеся остатки, иногда с сохранившимся отмершим небольшим стволом. На стволе могут оставаться отдельные участки с живыми угнетенными брахибластами, с хвоинками небольших размеров. Побегов пневой поросли у *P. sylvestris* не образуется.

СЕНИЛЬНОЕ и ОТМИРАЮЩЕЕ онтогенетические состояния практически не встречаются. За них иногда принимают отмирающие сильно угнетенные экземпляры ослабленного виталитета, которые выпадают, находясь в других онтогенетических состояниях. В отличие от них, сенильные и отмирающие особи имеют общие размерные характеристики, сопоставимые с средневозрастными и старыми генеративными растениями.

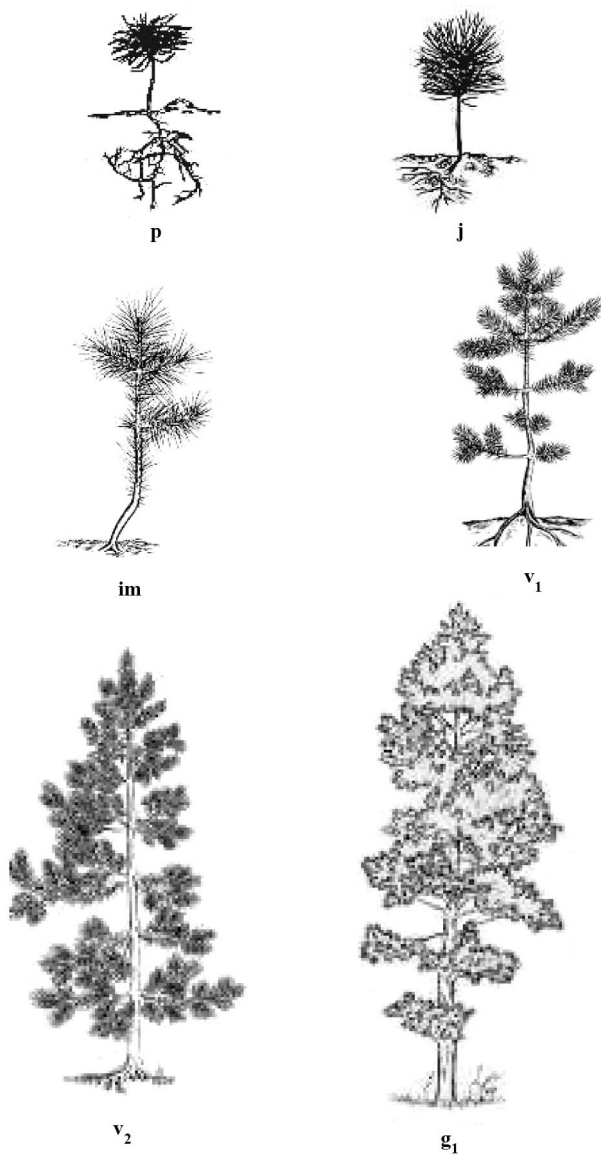


Рис. 3. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (начало):
 p – проросток; im – имматурное растение; v – виргинильные растения;
 g₁ – молодое генеративное растение

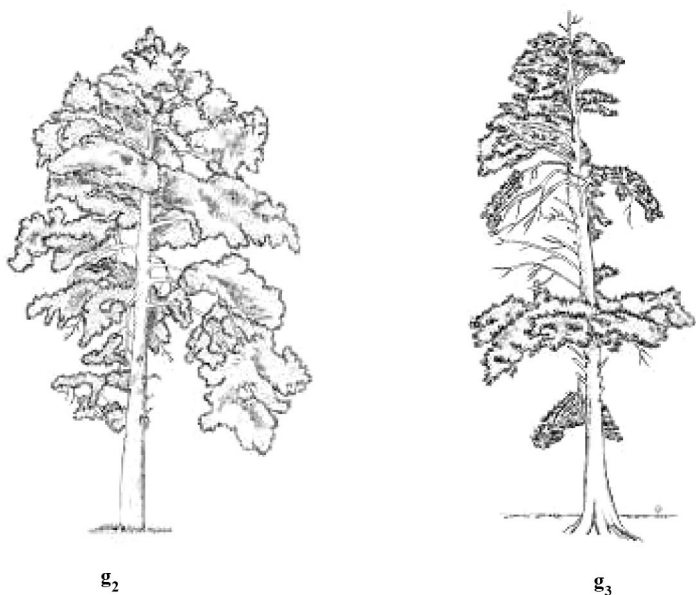


Рис. 3. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (окончание):
 g_2 – средневозрастное генеративное растение; g_3 – старое генеративное растение

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА *P. sylvestris* пока не была предметом специального исследования. С учетом современной классификации (Жукова, 1995, 2008; Поливариантность развития..., 2006), имеющиеся материалы позволяют найти примеры четырех типов поливариантности.

1. *Морфологическая поливариантность.* Для *P. sylvestris* характерна значительная изменчивость не только вегетативных, но и генеративных органов (Свинцова, 2002; Тихонова, 2007). Существенно отличаются по совокупности признаков болотные формы сосны (Панов, 2007). Особенно пластична корневая система *P. sylvestris*.

Корневая система состоит из главного и горизонтально расположенных боковых, а также отходящих от них книзу якорных корней. В зависимости от почвенных условий степень развития этих структурных элементов и их соотносительный объем сильно различаются (Шиманюк, 1950; Оловянникова, 1962; Якушевко, 1963; Рахтеенко, 1967; Оськина, 1975 и др.). Одним из важнейших факторов, определяющих габитус корневой системы, является механический состав почвы. На легких

и рыхлых грунтах растущие корни не встречают серьезных препятствий, поэтому боковые корни *P. sylvestris* располагаются в верхних горизонтах, а главный и якорные корни уходят вниз на глубину до 5–6 и более метров. Главный и якорные корни играют очень важную роль в обеспечении нормальной жизнедеятельности сосны обыкновенной, особенно в периоды продолжительных засух. Однако и при относительно благоприятных условиях увлажнения они способствуют быстрому росту и развитию особей. Деревья *P. sylvestris* с глубокими корнями заметно выше. Основная масса корней сосредоточена в верхних горизонтах почвы (30–50 см) (Орлов, Кошельков, 1971 и др.). Благодаря этому сосна обыкновенная интенсивно использует дождевые осадки и влагу, конденсирующуюся на поверхности почвы.

Как правило, на одном дереве у *P. sylvestris* формируются и мужские, и женские шишки. Однако встречаются особи только с мужскими или только с женскими побегами (Пчелин, 2007). Возможно, в определенной степени такой характер распределения связан с возрастом деревьев. Некоторые изменения половой структуры популяций *P. sylvestris* могут быть обусловлены аномалиями температурного режима (Тихонова, 2007).

Шишки сосны обыкновенной яйцевидной формы с косым основанием, коричневато-серые, слегка блестящие. Длина их колеблется в пределах 2,5–7,6 см, ширина – в интервале 2–3,5 см. Размеры и форма шишек сильно варьируют, меняясь не только в разных географических районах, но и в зависимости от погодных условий, возраста дерева, обилия урожая (Правдин, 1964). Даже в кроне одного и того же дерева характеристики генеративных органов не являются константными. Как правило, наиболее крупные шишки располагаются несколько выше середины кроны, т. е. в оптимальных условиях освещения (Каппер, 1954; Правдин, 1964). Очень разнообразны форма чешуй, структура их поверхности, форма шишек.

Одним из проявлений надтипа структурной поливариантности является 2 тип – *анатомическая поливариантность*. Древесина *P. sylvestris* с узкой заболонью желтовато-белого цвета, ядровая часть имеет более темную окраску. Качество древесины зависит от условий произрастания. В связи с этим издавна выделяли сосну рудовую (кондовую) и мяндовую. Первая приурочена к дренированным песчаным почвам, имеет мелкослойную, плотную, смолистую древесину, с очень тонким слоем заболони желтовато-красного цвета, очень прочную и долговечную, с сильно развитым ядром. Вторая растет на богатых почвах. Ее древесина крупнослойная, рыхлая, менее смолистая, более светлая, менее прочная и долговечная (Ткаченко, 1952).

3 тип 1 надтипа поливариантности – *размерная поливариантность*. Длина хвоинок *P. sylvestris* 4–8 см, иногда до 12 см, ширина 1–2 мм. Их размеры существенно варьируют в зависимости от географического положения местообитания. Л. Ф. Правдин (1964), сравнивая длину хвоинок на крайних (северной и южной) точках ареала сосны, показал, что в направлении с юга на север на каждый градус широты она уменьшается в среднем на 1,4 мм. Изменяется и их анатомическая структура. Толщина покровной ткани (эпидерма и гиподерма) на севере увеличивается, а степень развития проводящей системы уменьшается (Каппер, 1954). Признаки хвоинок изменяются также в зависимости от условий произрастания, возраста дерева, положения побега в кроне и под влиянием различных экологических факторов.

Размеры особей сосны обыкновенной во всех онтогенетических состояниях, как и отдельных их органов, меняются в зависимости от их виталитета, что определяется экзогенными и эндогенными факторами. В лесоводстве жизненное состояние деревьев оценивается по шкале Крафта (Морозов, 1930). Однако были предприняты попытки разработать шкалы оценок виталитета для каждого онтогенетического состояния (Забродин, 2011). Коэффициент корреляции со шкалой Крафта оказался очень высоким. Однако изучение жизнеспособности особей *P. sylvestris* и жизнеспособности ее ЦП требует дальнейших исследований.

2 надтип поливариантности – *динамическая поливариантность*. 4 тип – *временная поливариантность*. Несмотря на то, что *P. sylvestris* – вечнозеленое растение, каждая хвоинка живет ограниченное число лет. Продолжительность жизни хвоинок зависит от онтогенетического состояния дерева и от эколого-географических особенностей. В окрестностях Селигера, например, средняя продолжительность функционирования хвоинок у молодых и средневозрастных сосен 3 года, в единичных случаях 4–5 лет. Такие же данные получены в окрестностях Твери. В Национальном парке «Марий Чодра» (Республика Марий Эл) средняя продолжительность жизни хвоинок сосны обыкновенной в g_2 состоянии составляет 4–5 лет. В посадках г. Пущино выявлено, что у большинства иматурных и виргинильных растений хвоинки на главном и боковых побегах II–III порядков живут 3 года. 4-летние хвоинки встречаются редко.

Одним из ярких примеров временной поливариантности *P. sylvestris* является различная продолжительность одних и тех же онтогенетических состояний в разных климатических условиях, сообществах и при разной напряженности антропогенных факторов. Эти факторы определяют общую продолжительность онтогенеза и многообразие путей индивидуального развития сосны обыкновенной, поливариантность ее онтогенеза (9-й тип).

По-видимому, у сосны обыкновенной можно найти примеры и других типов поливариантности, прежде всего 5-й надтип 10-й тип – экологической поливариантности. Однако для этого необходимы длительный мониторинг и специальные исследования в разных частях ареала.

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ. В лесных сообществах Кольского полуострова достаточно подробно изучены ЦП сосны обыкновенной. Они охарактеризованы с учетом их жизнеспособности и интегральной оценки жизненного состояния особей под воздействием загрязнения (Ярмишко и др., 2003). Проведен мониторинг возобновления ЦП *P. sylvestris* при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров (Горшков, Ставрова, 2002). Установлено, что закономерности динамики ее ЦП в послепожарном временном сукцессионном ряду одинаковы в сосняках лишайниковых и зеленомошных. Устойчивость лесных сообществ Севера обеспечивается высокой конкурентоспособностью *P. sylvestris* и интенсивными процессами ее семенного возобновления в микронарушениях. В работе И. В. Забродина (2011) охарактеризованы ЦП *P. sylvestris* в 30-летних посадках в Республике Марий Эл. Установлено, что в чистых и смешанных посадках встречаются молодые нормальные ЦП, неполночленные из-за отсутствия онтогенетических групп постгенеративного состояния. Индекс восстановления не высок (0,45–0,49), что позволяет рассматривать эти ЦП как неустойчивые (Полянская, 2013).

Широкий фитоценотический ареал *P. sylvestris* повышает значимость изучения ДИНАМИКИ ФОРМИРОВАНИЯ КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ. Мы попытались сделать предварительный обзор данных, полученных по разным группам живых организмов.

При анализе консорции мохообразных и лишайников следует учитывать общие закономерности пространственного распределения этих групп. Региональные различия видового богатства данных групп в значительной степени зависят от режима влагообеспеченности территории (Ignatov, 2001; Выявление..., 2009; Урбанавичюс, 2011). Эпифитные лишайники *P. sylvestris* выявлены в некоторых регионах Северо-Западной России (Тарасова, 2000, 2001; Лебедева, 2004, 2005).

В пределах Тверского региона большое значение имеет степень пространственной и временной непрерывности лесных и болотных массивов. Она определяет возможность сохранения в ценозах ценопопуляций индикаторных видов, жестко приуроченных к коренным старовозрастным лесным сообществам (Выявление..., 2009). Видовое разнообразие лишайников и мохообразных зависит также от типа фитоценоза. В этой связи при изучении консорций мохообразных и лишайников необходимы специальные исследования в разных физико-географических районах и фитоценозах.

У *P. sylvestris* при отсутствии атмосферного загрязнения показатель pH коры изменяется в интервале от 3,35 до 3,65 (Нильсон, Мартин, 1982; Жидков, 2012). В связи с относительно невысоким разнообразием ацидофильных эпифитных мхов и печеночников таежной зоны (Малышева, 1992), общее число консортов из этих групп у *P. sylvestris* по сравнению с лишайниками ниже. В отличие от мохообразных, встречающиеся на сосне лишайники более полно осваивают разные высотные уровни дерева (Лебедева, 2004).

Особое значение в формировании топических связей с мохообразными и лишайниками имеют появление корки и дифференциация ствола и кроны дерева, которые происходят на определенных этапах онтогенеза *P. sylvestris*. Корка, в отличие от перидермы, характеризуется меньшей скоростью отделения сбрасываемых элементов, их большей влагоемкостью, неоднородностью поверхности. Наличие ниш в трещинах между чешуйками корки в прикорневой части ствола способствует их постепенному заполнению гумусовыми и торфянистыми субстратами (фото 9). Уровневая дифференциация ствола обеспечивается разным типом покровных тканей, различным режимом влагообеспеченности (фото 10). По характеристикам образующихся микрониш существенно отличается комлевая часть ствола, поэтому при анализе эпифитов выделяют комлевой и стволовой высотные уровни (Лебедева, 2004; 2005).



Фото 9. Синузия мхов и лишайников с участием эпигейных видов в прикорневой части ствола



Фото 10. Синузии лишайников и мхов на разных высотных уровнях ствола

В комлевой части в некоторых фитоценозах может формироваться приствольное возвышение. Оно в месте контакта с основанием ствола способствует появлению на его поверхности компонентов, растущих на лесной подстилке (фото 9). Дифференциация в области кроны обеспечивается процессами отмирания нижних ветвей, а впоследствии и появлением отмирающих ветвей в других частях кроны. Мертвая кора и отмирающая древесина, лишенная коры, представляют особые микронизи для консортов. На последних этапах онтогенеза объем отмирающей древесины сильно возрастает. В случае различных воздействий, способствующих нарушению целостности покровных тканей, она может появляться и в стволовой части дерева. Формирование состава и структуры консорций осуществляется в соответствии с происходящей в ходе онтогенеза дифференциацией структуры дерева

Полученные нами данные по Тверской области отражают общие тенденции изменения видового богатства лишайников, мхов и печеночников у *P. sylvestris* в разных онтогенетических состояниях, особенности пространственного распределения консортов. Определена выявленная к настоящему времени по материалам из Тверской области общая частота встречаемости видов на живых экземплярах сосны (табл. 1) В таблице указаны субстраты. При анализе лишайников учтены также близкие виды сапротрофных и лихенофильных грибов, которые традиционно рассматриваются вместе с ними (Santesson et al., 2004). Приведенные материалы носят предварительный характер.

На старых генеративных и субсенильных особях *P. sylvestris* выявлено максимальное видовое богатство для всех рассматриваемых групп (см. табл. 1). Специфические виды, которые встречаются только в пре-генеративном периоде и в молодом генеративном состоянии, не обнаружены. Более сложную пространственную организацию имеет лишайниковый компонент консорции.

У *Pinus sylvestris* в имматурном и виргинильном состояниях отмечены единичные виды консортов. Среди них типичные эпифитные лишайники *Hypogymnia physodes* и *Pseudevernia furfuracea*. Первый является самым распространенным и массовым в лесной зоне. Это единственный вид, отмеченный на отмирающих ветвях угнетенных засыхающих имматурных особей. Его обилие на виргинильных особях возрастает при снижении их виталитета (фото 20, 22).

Pseudevernia furfuracea может появиться на виргинильных растениях *P. sylvestris* (v₂) только на сфагновых болотах.

Характер распространения в Тверской области лишайников и мохообразных на особах *P. sylvestris* в зависимости от их онтогенетического состояния

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g _{3, ss}	Сг	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Absconditella celata</i> Döbbeler & Poelt					+	+				+		0
<i>Absconditella lignicola</i> Vězda & Pišut					+	+				+		0
<i>Alectoria sarmetosa</i> (Ach.) Ach.					+			+	+			0
<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.			+	+	+			+	+			2
<i>Bryoria furcellata</i> (Fr.) Brodo & D. Hawksw.				+	+	+		+	+			2
<i>Bryoria fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.				+	+	+		+	+			3
<i>Buellia schaererii</i> De Not.				+	+	+			+	+		1
<i>Calicium denigratum</i> (Vain.) Tibell					+	+				+		0
<i>Calicium glaucellum</i> Ach.					+	+				+		0
<i>Calicium trabinellum</i> (Ach.) Ach.					+	+				+		2
<i>Calicium viride</i> Pers.					+	+			+			0
<i>Chaenotheca chrysoccephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.				+	+	+			+			3
<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.				+	+	+		+	+	+		4-5
<i>Chaenotheca furfuracea</i> (L.) Tibell					+		+				п	0
<i>Chaenotheca trichialis</i> (Ach.) Th. Fr.					+	+			+	+		1
<i>Chaenothecopsis pusilla</i> (Ach.) Alb. Schmidt					+	+				+		1
<i>Chaenothecopsis pusiola</i> (Ach.) Vain.					+	+				+		0
<i>Chaenothecopsis savonica</i> (Räsänen) Tibell					+	+				+		0

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g _{3, ss}	Cт	Ком	B	К	Д	Др	ЧВ
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot. s. lat.					+		+		+			2
<i>Cladonia botrytes</i> (K. G. Hagen) Willd.					+		+		+	+		2
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.				+	+		+		+		п	3
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.				+	+	+	+	+	+	+		3
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.				+	+	+	+	+	+	+		3
<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm.				+	+		+		+			2
<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.			+	+	+		+		+			5
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.			+	+	+	+	+		+	+		3
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.					+		+		+			1
<i>Cladonia macilenta</i> Hoffm.				+	+		+		+	+		2
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) F. H. Wigg					+		+		+			2
<i>Clypeosoccum hypocenomyces</i> D. Hawksw.					+	+	+				л	2
<i>Elixia flexella</i> (Ach.) Lumbsch					+	+				+		0
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.				+	+	+			+			3
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.			+	+	+	+		+	+	+		4-5
<i>Hypocenomyce anthrocophila</i> (Nyl.) P. James & Gotth. Schneid.				+	+	+				+	од	0
<i>Hypocenomyce friesii</i> (Ach.) P. James & Gotth. Schneid.				+	+	+			+	+		1
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy			+	+	+	+	+		+	+		5

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g ₃ , ss	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		5
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S. L. F. Mey.				+	+	+			+	+		2
<i>Lecanora albellula</i> (Nyl.) Th. Fr.				+	+	+		+	+	+		2
<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.				+	+	+		+		+		1
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.				+	+	+		+	+	+		2
<i>Lecanora subintricata</i> (Nyl.) Th. Fr.					+			+	+	+		1
<i>Lecanora symmetrica</i> (Ach.) Ach.				+	+	+		+	+	+		4
<i>Lecidea nylanderi</i> (Anzi) Th. Fr.					+	+			+			1
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.			+	+	+	+	+		+			5
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.					+			+		+		1
<i>Micarea melaena</i> (Nyl.) Hedl.					+			+		+		0
<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Norman				+	+	+				+	од	0
<i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala				+	+	+		+		+		3
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor			+	+	+	+		+	+	+		4-5
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.			+	+	+	+	+		+	+		5
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold				+	+	+	+		+	+		3
<i>Physcia tribacia</i> (Ach.) Nyl.					+	+			+			1
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James				+	+	+		+		+		2
<i>Placynthiella uliginosa</i> (Schrad.) Coppins & P. James					+			+		+		1
<i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb.				+	+			+	+			2
<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf		+	+	+	+	+			+			4-5

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g _{3, ss}	Сг	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Pyrenopeziza sorophora</i> (Vain.) Hafellner				+	+	+		+		+		2
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.					+	+			+			1
<i>Sclotiosporium chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vězda					+	+		+		+		2
<i>Sclotiosporium sarothamni</i> (Vain.) Vězda					+			+		+		2
<i>Strangospora moriformis</i> (Ach.) Stein				+	+	+		+	+	+		2
<i>Trapelopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James					+			+		+		3
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale				+	+	+		+	+	+		3
<i>Usnea dasypoga</i> (Ach.) Röhl.				+	+			+	+			2
<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.				+	+	+		+	+	+		4
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J. Lai			+	+	+	+	+	+	+	+		4-5
МХИ												
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.				+	+		+		+			2
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.					+		+				п	1
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. et Mohr) Bruch et al.				+	+	+	+		+			2
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.				+	+		+		+			2
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.			+	+	+	+	+		+			3-4
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.				+	+		+				п	
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.				+	+		+				п	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.				+	+		+		+		п	4

Вид	im	v	g ₁	g ₂	g ₃ , ss	Ст	Ком	В	К	Д	Др	ЧВ
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.				+	+		+		+			5
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.					+		+		+		п	3
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.				+			+		+		п	3
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske				+	+	+	+		+			3
<i>Stereodon pallescens</i> (Hedw.) Mitt.				+	+	+	+		+			4
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.					+		+			+	п	
ПЕЧЕНОЧНИКИ												
<i>Calyptogeia integrispula</i> Steph					+		+		+		п	2
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.					+		+		+		п	1
<i>Chiloscyphus profundus</i> (Nees) Engel & Schust			+	+	+		+		+			3–4
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.					+		+		+		п	2
<i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn					+		+			+		0
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A. Evans					+		+		+			0
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.			+	+	+	+	+		+			4

Примечание. Элементы высотных уровней дерева: Ст – ствол; Ком – комлевая часть; В – ветви; субстраты: К – кора; Д – древесина; Др – другие: л – слоевища лишайников; п – разлагающаяся подстилка, торф, почвенный мелкозем; од – обугленная древесина; ЧВ – выявленная к настоящему времени частота встречаемости видов на живых экземплярах сосны в Тверской области: 0 – единичная находка; 1 – очень редко (не более трех находок); 2 – редко (4–10 находок); 3 – спорадически (11–25 находок); 4 – часто (26–50); 5 – очень часто (более 50 наблюдений); полужирным шрифтом выделены названия видов, являющихся диагностическими для описанных ассоциаций эпититных лишайниковых и моховых сообществ.



Фото 11. *Cladonia digitata* (L.) Hoffm.



Фото 12. *Vulpicida pinastri* (Scop.)
J.-E. Mattsson & M. J. Lai



Фото 13. Синузия лишайников на корке
ствола



Фото 14. *Evernia prunastri* (L.) Ach.



Фото 15. Синузия лишайников
на ветвях



Фото 16. *Tuckermanopsis chlorophylla*
(Willd.) Hale



Фото 17. Синузии лишайников на коре отмирающих ветвей



Фото 18. Синузии лишайников на древесине отмерших ветвей



Фото 19. Синузии лишайников на древесине отмерших ветвей



Фото 20. Синузии лишайников на отмерших ветвях



Фото 21. *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl.



Фото 22. Формирование лишайниковой синузии на виргинильных особях

В генеративном периоде формируются все характерные для хвойных ассоциации лишайников (фото 11, 13, 21). Среди них ассоциации *Hypocenomycetum scalaris* Hilitzer 1925, *Leprarietum incanae* Hilitzer 1925, *Parmeliopsidetum ambiguae* Hilitzer 1925, *Pseudeverniaetum furfuraceae* Hilitzer 1925, *Bryorio fuscescenti* – *Usnertum filipendulae* Hilitzer 1925, *Cladonietum coniocraea* Duvigneaud ex Galinou 1955, *Cladonietum cenoteae* Frey ex Klement 1950, *Chaenothecetum ferrugineae* Barkman 1958, и фация *Cladonietum cladoniosum digitata* M. Lebedeva ined. (Лебедева, 2005). Первые четыре отмечены уже на молодых генеративных соснах. Прочие развиваются на средневозрастных генеративных особях. Ассоциации распределяются по всем высотным уровням дерева. Три из них приурочены к комлевой, три – к стволовой частям. Ассоциация *Bryorio fuscescenti* – *Usnertum filipendulae* образуется на нижних отмирающих ветвях кроны. Специфичны для *P. sylvestris* ассоциации *Hypocenomycetum scalaris* и *Parmeliopsidetum ambiguae*, прочие характерны также и для представителей рода *Picea*.

Динамика увеличения объема консорции в генеративном и постгенеративном периодах следующая: g_1 – 11 видов, g_2 – 40 видов, g_3 и ss – 67 видов. Существенное увеличение числа видов связано с дифференциацией покровных тканей и вертикальной структуры дерева. Появление корки способствует формированию специфических микроклиматов комлевой части ствола (фото 9). При комлевой части в некоторых фитоценозах у средневозрастных генеративных особей образуется приствольное возвышение. Оно обеспечивает появление в месте контакта с комлевым участком ствола некоторых эпигейных видов, растущих на лесной подстилке (фото 9). Процессы отмирания нижних ветвей побегов кроны обеспечивают все более интенсивное появление новых субстратов – отмирающей коры и мертвой древесины без коры. На первом типе субстрата растут характерные для хвойных видов ацидофильные представители рода *Bryoria*. На лишенной коры древесине поселяются эпиксилы и виды, в разной степени связанные с отмершей древесиной. На последних этапах онтогенеза объем лишенной коры отмирающей и отмершей древесины сильно возрастает, что способствует существенному укреплению позиций эпиксильной группы видов лишайников, в разной степени связанных с древесными субстратами (фото 15–18, 19). Появляются также новые эпифиты (фото 12, 14). Однако постепенное включение представителей других групп приводит к уменьшению долевого участия типичных эпифитов: на g_1 особях – 7 видов (63,6 %), на g_2 – 19 (47,5 %), на g_3 и ss – 25 (37,3 %). У средневозрастных генеративных особей на талломах лишайников могут появляться паразитирующие на них лихенофильные грибы. Например, на слоевищах *Hypocenomyce scalaris* иногда паразитирует *Clypeosocum hypocenomycis*. Темпы включения

в консорцию новых эпиксильных видов выше по сравнению с эпигейными.

На завершающих этапах формирования лишайниковой консорции отмечено следующее распределение по высотным уровням: на комлевой части – 19 видов, стволовой – 50, ветвях – 29. По числу и доле специфических (обнаруженных только в пределах данного уровня) видов получены следующие показатели: комлевая часть – 8 видов (42,1 % от общего числа видов, зарегистрированных в пределах данного высотного уровня), стволовая – 19 видов (38 %), ветви – 6 видов (20,7 %). Большинство специфических видов комлевой части (7 видов) являются преимущественно эпигейными. Более половины специфических видов стволовой части и ветвей – типичные эпифиты. Их уровневая дифференциация выражена достаточно четко. К засыхающим ветвям, например, приурочены *Alectoria sarmetosa*, *Bryoria capillaris*, *Usnea dasypoga*. Эпиксильные виды менее четко специализированы по уровням.

При проявлении особых условий возможна некоторая модификация пространственного распределения консортов. Например, по краю черноольховых топей в приграничных сообществах с участием сосны можно наблюдать «поднятие» компонентов комлевой части на стволовую. При особых обстоятельствах появляются редкие, нехарактерные для *P. sylvestris* виды. Например, на обугленной древесине частично поврежденных пожаром стволов встречаются *Hypocenomyce anthrocophila* и *Mycoblastus sanguinarius*. На торфянистом субстрате между корнями и на корнях упавшей сосны, сохранившей жизнеспособность, в пушицево-сфагновом сосняке найдены *Psilolechia lucida* (Ach.) M. Choisy и *Chaenotheca furfuracea*. Типичные эпигейные мхи иногда можно обнаружить на корнях и между корнями сосен с частично обнаженной корневой системой. Подобные наблюдения свидетельствуют о поливариантности процессов формирования консорции. Они требуют специального анализа.

Объем группы мохообразных в составе консорции по сравнению с лишайниками существенно ниже. Выявлено 14 видов мхов и 7 видов печеночников. Специфические виды, характерные только для *P. sylvestris*, отсутствуют. Почти все виды листостебельных мхов (13 из 14) и все печеночники приурочены к комлевой части дерева. На стволе более или менее регулярно развивается *Dicranum montanum*, прочие виды встречаются редко (см. табл. 1). Общие эколого-субстратные спектры для мхов и печеночников различаются. У мхов доминируют типичные эпигейные (7 из 14) и виды, встречающиеся на коре и на почве (2). Все выявленные печеночники с разной частотой могут встречаться на разлагающейся мертвой древесине, а 4 из 7 видов являются типичными эпиксилами.

Начало формирования консорции мхов и печеночников приурочено к генеративному периоду и сопряжено прежде всего с дифференциацией комлевой части ствола. В молодом генеративном состоянии выявлено два вида мхов (*Dicranum montanum*, *Plagiothecium laetum*) и два печеночника (*Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*). Они появляются только при режиме достаточно высокой влагообеспеченности. На средневозрастных генеративных особях, как правило, представлена уже большая часть видового состава мхов (11 из 14 видов) (табл. 1). В этом состоянии происходит формирование более или менее регулярно встречающейся для *P. sylvestris* ассоциации *Orthodicrano montanii-Plagiothecietum laeti* Baisheva et al. 1994 (Баишева, Соломеш, 1994; Баишева, 2010). Однако она не является строго специфичной для сосны обыкновенной. Единственная ассоциация с участием в качестве диагностического вида печеночника (*Ptilidio pulcherrimi-Hypnetum pallescentis* Barkman ex Wilmanns 1962) образуется на сосне очень редко. Эта ассоциация в большей степени характерна для других древесных пород. Более половины видового состава печеночников появляется только на старых генеративных растениях. Финальная стадия их консорции сопряжена с дифференциацией приствольного возвышения.

Таким образом, анатомо-морфологические преобразования, происходящие в онтогенезе *P. sylvestris*, усиливают дифференциацию вертикальной структуры дерева, увеличивается разнообразие микрониш. Их заселяют разные консорты в соответствии с особенностями своей биологии и экологии. По мере формирования характерной для *P. sylvestris* пространственной организации консорции постепенно увеличивается интенсивность взаимодействия каждой особи *P. sylvestris* с лишайниками и мохообразными. Посредством приствольного возвышения обеспечивается более тесная связь с напочвенным покровом. Характерный для сосны постоянный сброс достаточных объемов отмершей древесины способствует формированию в лесном фитоценозе эпиксильных синузий печеночников и лишайников, не встречающихся на живом дереве. Эта древесина становится также субстратом для разных групп ксилотрофных грибов.

Динамика формирования консортивных связей с грибами в онтогенезе *P. sylvestris* изучена недостаточно. Необходимы специальные комплексные микологические исследования. Можно сделать лишь некоторые комментарии о приуроченности процессов формирования консортивных связей представителей царства Fungi к определенным этапам онтогенеза сосны обыкновенной. Отмечено развитие микоризного симбиоза у проростков сосны (Серебряков, 1962). У проростков сосны обнаружена хорошо развитая микориза (Смит, Рид, 2012) (фото 24). Изучено влияние процесса микоризообразования на развитие однолетних сеянцев (Веселкин, 2006).



Фото 23. Микоризный симбиоз *P. sylvestris* со *Suillus bovinus*
(по: Смит, Рид, 2012):

гифальный фронт контактирует с развивающимися сеянцами сосны, находящимися слева и справа от более зрелой особи, и начинает формирование микоризы, включая новые растения в общую мицелиальную сеть

Появление некоторых паразитических микромицетов четко связано с начальными стадиями онтогенеза *P. sylvestris* (Ведерников, Яковлев, 1972; Федорович, 2002). Очень распространенным заболеванием сеянцев сосны является снежное шютте, или фацидиоз. Его вызывает *Phacidium infestans* Karst., который поражает особи *P. sylvestris* в возрасте 1–5 лет. Всходы, сеянцы в питомниках и молодняки естественного происхождения нередко страдают от ржавчины побегов сосны обыкновенной (сосновый вертун). Ее возбудитель – *Melampsora pinitorqua* Rostr. Обыкновенное шютте (ложное шютте) *P. sylvestris* вызывает гриб *Lophodermium pinastri* Chev. Он поражает хвоинки и представляет значительную опасность для соснового подростка в возрасте 10 и более лет.

Значительная по объему группа ксилотрофных грибов использует, как правило, мертвую древесину *P. sylvestris*. В этой связи большая часть сведений о грибах, отмеченных на сосне обыкновенной, содержит информацию о видах, не связанных с живыми особями. Например, по данным О. Н. Ежова (2012), в Архангельской области выявлено 162 вида афиллофоровых грибов, ассоциированных с *P. sylvestris*. Они представляют 68 родов из 33 семейств и 18 порядков базидиальных грибов. Из них 31 вид проявляет черты узкой специализации и встречается только на сосне. Однако лишь немногие виды ксилотрофных грибов развиваются на живом дереве. Наиболее распространенным паразитом *P. sylvestris* является сосновая губка (*Phellinus pini* (Brot.) Bondartsev et Singer). Она поражает *P. sylvestris*, как правило, в возрасте 40–60 лет (Ежов, 2012). Заражение происходит на стадии, когда появляется нефункционирующая древесина в ядровой части ствола. Проникновению внутрь способствуют отмершие и обломанные сучья, грубые механические повреждения коры. На живых стволах *P. sylvestris* встречается и корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) (Ежов, 2012).

Широкий спектр связей характерен для *P. sylvestris* и членистоногих беспозвоночных. Основные опасные вредители сосны обыкновенной достаточно хорошо изучены (Вредители леса, 1955; Аверкиев, 1973; Воронцов, 1975; Гусев, 1984; Рыбалко, 1986; Научно-техническая информация..., 2004). Однако анализ полной консорции членистоногих животных специально не проводили. Отдельные виды насекомых в сосновых насаждениях Республики Марий Эл изучались Ю. П. Демаковым (1994, 2012), В. А. Матвеевым (2006, 2008, 2009), паукообразных – И. О. Камаевым (2008).

Консорции изученных Н. В. Турмухаметовой и И. С. Тетериним насаждений *P. sylvestris* включают 56 видов членистоногих беспозвоночных, которые связаны с популяцией детерминанта различными отношениям (табл. 2). Консорции виргинильных и молодых генеративных деревьев *P. sylvestris* включает три центра. Первый представляют растительноядные насекомые, второй – хищные насекомые и пауки, третий – зоофаги второго порядка. В табл. 2 представлен список видов, образующих три центра консорций *P. sylvestris*.

В кронах изученных насаждений *P. sylvestris* выявлено 34 вида насекомых-фитофагов. Среди фитоконсортот доминируют жуки (48 %). Они представляют семейства *Curculionidae*, *Ipidae*, *Carabidae*, *Elateridae*, *Cerambycidae*, *Scarabaeidae*, *Lagriidae*. Среди клопов были найдены виды семейств *Coreidae*, *Lygaeidae*, *Aradidae*, *Pentatomidae*, среди чешуекрылых – *Geometridae*, *Noctuidae*, *Sphingidae*, *Piraliidae*, *Tortricidae*. В кронах *P. sylvestris* встречаются 9 видов всеядных насекомых (фито- и зоофаги), среди них *Pyrrhocoris apterus* L., *Palomena prasina* L., *Harpalus*

Состав членистоногих в насаждениях *P. sylvestris* в различных пунктах сбора

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания			
						Весьшурга		Дигино	Зеленогорск
						v	gl		
<i>Homoptera</i> (<i>Insecta</i>)	<i>Aphidoidae</i>	1	<i>Pineus strobi</i> Htg.	1	2,5		+		+
	<i>Aphrophoridae</i>	2	<i>Phlaenus spumarius</i> L.	1	2	+			
	<i>Coreidae</i>	3	<i>Coreus marginatus</i> L.	1	2				+
	<i>Nabidae</i>	4	<i>Nabis</i> sp.	2	9	+	+	+	+
	<i>Lygaeidae</i>	5		1	4	+			
<i>Hemiptera</i>	<i>Pyrrhocoridae</i>	6	<i>Pyrrhocoris apterus</i> L.	1,2	2,5,9	+			
	<i>Pentatomidae</i>	7	<i>Palomena prasina</i> L.	1,2	2,9	+			
		8	<i>Graphosoma lineatum</i> L.	1	2	+		+	
	<i>Aradidae</i>	9	<i>Aradus cinnamomeus</i> Panz.	1	5		+		+
	<i>Curculionidae</i>	10	<i>Hylobius abietis</i> L.	1	1,6,7	+			+
<i>Coleoptera</i>		11	<i>Otiorhynchus ovatus</i> L.	1	1,6,7	+		+	
		12	<i>Brachyderus incanus</i> L.	1	1,6,7				+
		13	<i>Magdalis frontalis</i> Gyll	1	1,6	+			
		14	<i>Otiorhynchus scaber</i> L.	1	1,6				+

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания			
						Весьшурга		Дигино	Зеленогорск
						v	g ₁	v	g ₁
<i>Coleoptera</i>	<i>Curculionidae</i>	15	<i>Strophosomus capitatum</i> Steph	1	6,7				+
		16	<i>Otiorhynchus tristis</i> Scopoli	1	1	+			
		17	<i>Tanumecus palliatus</i> F.	1	1				+
		18	<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst	1	6				+
		19	<i>Cleonus piger</i> Scop	1	1	+			
		20	<i>Pissodes notatus</i> L.	1	6				+
	<i>Silphidae</i>	21	<i>Nicrophorus vespilloides</i> Herbst	2	8	+		+	
	<i>Ipididae</i>	22	<i>Blastophagus piniperda</i> L.	1	6				+
	<i>Coccinellidae</i>	23	<i>Coccinella septempunctata</i> L.	2	9	+	+	+	+
	<i>Carabidae</i>	24	<i>Carabus glabratus</i> Payk	2	9				+
		25	<i>Harpalus latus</i> L	1,2	4	+	+	+	+
		26	<i>Pterostichus lepidus</i> Leske	2	9		+		+
		27	<i>Calatus melanocephalus</i> L.	2	9			+	
		28	<i>Harpalus rufipes</i> Deg.	1	4		+		
		29	<i>Calathus micropterus</i> Duft.	2	9	+			

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания			
						Весьшурга		Дигино	Зеленотгорск
						v	g ₁	v	g ₁
<i>Coleoptera</i>	<i>Carabidae</i>	30	<i>Poecilus cupreus</i> L.	2	9	+			
		31	<i>Amara</i> sp 1.	1,2	4,9	+			
		32	<i>Amara</i> sp 2.	1,2	4,9		+		
	<i>Elateridae</i>	33	<i>Lacon murinus</i> L.	1,2	7,9	+			
		34	<i>Agriotes lineatus</i> L.	1	4,7				+
	<i>Cerambycidae</i>	35	<i>Monochamus galloprovincialis</i> Oliv	1	6				+
	<i>Lagriidae</i>	36	<i>Lagria hirta</i> L.	1		+	+	+	+
<i>Lepidóptera</i>	<i>Scarabaeidae</i>	37	<i>Amphimallon solstitialis</i> L.	1	1,7	+	+	+	+
	<i>Geometridae</i>	38	<i>Bupalus piniaria</i> L.	1	1	+	+	+	+
		39	<i>Semiothisa liturata</i> L.	1	1			+	
	<i>Noctuidae</i>	40	<i>Panolis flammea</i> Schiff.	1	1			+	
	<i>Sphingidae</i>	41	<i>Sphinx pinastri</i> L.	1	1		+		
	<i>Piraliidae</i>	42	<i>Dioryctria abietella</i> Schiff	1	4,6		+		
	<i>Tortricidae</i>	43	<i>Evetria resinella</i> L.	1	6				+

Отряд	Семейство	№	Род / вид	Конц.	ЭТГ	Местообитания			
						Весьшурга		Дигино	Зеленогорск
						v	g ₁		
Hymenoptera	Ichneumonidae	44	<i>Ephialtes manifestator</i> L.	2	9			+	
	Diprionidae	45	<i>Diprion pini</i> L.	1	1				+
	Formicidae	46	<i>Formica rufa</i> L.	1,2	4,5,9		+		+
		47	<i>Formica aquilonia</i> Yarr.	1,2	4,5,9	+	+	+	+
Diptera	Syrphidae	48		1	8		+		
	Cecidomyiidae	49	<i>Thecodiplosis brachyntera</i> Schwaegr.	1	3		+		+
	Muscidae	50	<i>Musca</i> sp. 1	1,2	8,9	+			
Orthoptera	Tettigoniidae	51	<i>Decticus verrucivorus</i> L.	1	1	+		+	
		52		1	1	+		+	
Класс Aranei (Arachnida)	Gnaphosidae	53	<i>Drassyllus praeficus</i> Koch	2,3	9	+			
		54	<i>Haplodrassus signifer</i> Koch	2,3	9				+
	Lycosidae	55	<i>Alopecosa aculeata</i> Clerck	2,3	9		+		
	Dictynidae	56	<i>Dictyna arundinacea</i> L.	2,3	9			+	

Примечание. ЭТГ – эколого-трофические группы: 1 – хвоегрызы; 2 – сосущие хвою; 3 – галлообразователи; 4 – семенады; 5 – экрисотрофы; 6 – короеды и кеилофаги; 7 – ризофаги; 8 – сапрофаги; 9 – зоофаги; конц. – концентрация.

latus L., *Amara* sp., *Lacon murinus* L., *Formica rufa* L. Второй концентр образуют 9 представителей хищных насекомых, питающихся филлофагами. Это представители *Nabidae*, *Coccinellidae*, *Carabidae*, *Ichneumonidae*. Нами также выявлены консорты 2 и 3 концентров, способные поедать помимо других насекомых и «самих себя». Они относятся к трем семействам отряда Пауки (Aranei): *Gnaphosidae*, *Lycosidae*, *Dictynidae*. Взаимосвязи между детерминантом и консортами в большей степени трофические и топические (обеспечение детерминантом специфической среды для обитания консортов), проявляются и фензивные (защита консортов детерминантом и наоборот), иногда – фабрические (предоставление консортам опоры или материала для устройства убежищ, например, с пауками-тенетниками *Dictynidae*, строящими плотные ловчие сети).

На молодых генеративных особях сосны обыкновенной выявлено 33 вида консортов, на виргинильных – 31 вид (см. табл. 2). С помощью кластерного анализа установлено, что списки консортов с виргинильных деревьев из двух экотопов, а также списки консортов со взрослых деревьев в двух других экотопах оказались наиболее сходными. При оценке видового разнообразия по индексу Чекановского-Сьеренсена получили сходные с кластерным анализом результаты. Списки консортов на деревьях *P. sylvestris* одного биологического возраста более схожи (коэффициент 0,55–0,56).

При изучении сосны обыкновенной на исследуемых участках были визуально обнаружены повреждения хвои, шишек, корки и древесины *P. sylvestris* различными фитофагами. Выявленные виды консортов-фитофагов можно разделить на следующие эколого-трофические группы: филлофаги (хвоегрызы, сосущие хвою, галлообразователи), семяеды, эккрисотрофы, короеды и ксилофаги, ризофаги, сапрофаги. Соотношение трофических групп насекомых на деревьях разного биологического возраста и в разнообразных биотопах отличается ($P < 0,01$). В первом концентре консорции подростов *P. sylvestris* доминируют хвоегрызы, однако не обнаружены семяеды и галлообразователи (табл. 3). В консорции взрослых деревьев преобладают семяеды, эккрисотрофы (питающиеся прижизненными выделениями), короеды и ксилофаги.

Различное соотношение эколого-трофических групп на разновозрастных особях детерминанта консорции может быть обусловлено разными причинами. Среди них анатомо-морфологические особенности растения определенного онтогенетического состояния, специфика прохождения различных этапов онтогенеза филлофагом, цикличность развития популяции насекомого. Так, у генеративных деревьев *P. sylvestris* возрастает толщина кутикулы и оболочек клеток механической ткани.

**Распределение консортов разновозрастных деревьев *P. Sylvestris*
по эколого-трофическим группам**

Группы	Местообитание, онтогенетическое состояние				
	№ 1, v	№ 2, g ₁	№ 3, v	№ 4, g ₁	Сумма
Хвоегрызы	9	3	7	7	26
Сосущие хвою	4	1	1	2	8
Галлообразователи	0	1	0	1	2
Семяеды	0	6	0	4	10
Эккрисотрофы	2	4	1	4	11
Короеды и ксилофаги	3	1	1	8	13
Ризофаги	4	1	2	5	12
Сапрофаги	2	0	1	0	3
Зоофаги	11	8	6	7	32
Сумма	35	25	19	38	117

Эти различия могут способствовать привлечению на молодые деревья большего количества насекомых с грызущим ротовым аппаратом. Прохождение различных этапов онтогенеза некоторых хвоегрызов (Curculionidae, Scarabaeidae) сопряжено с подростом сосны обыкновенной. Их личинки живут в почве и питаются корнями молодых деревьев (Аверкиев, 1973; Воронцов, 1975; Научно-техническая информация..., 2004).



1



2

Фото 24. Жуки-фитофаги на *P. sylvestris*:

1 – *Amphimallon solstitialis* L., 2 – *Aradus cinnamomeus* Panz.

Нами на виргинильных деревьях *P. sylvestris* было зафиксировано значительное обилие хруща июньского (*Amphimallon solstitialis* L.) (фото 24) – 5 баллов по шкале Ю. А. Песенко (1982), на генеративных – среднее (3 балла). Личинки июньского хруща повреждают корни молодых особей *P. sylvestris*. От имаго вред незначителен, если они не начинают грызть листья и хвою массово (Васильев, 1987). В целом виргинильные деревья, испытывавшие воздействие хруща, можно оценить как «ослабленные», а молодые генеративные как «здоровые» (Научно-техническая информация..., 2004).

На взрослых деревьях нами выявлено большее разнообразие трофических групп, что обусловлено появлением фитофагов, привлеченных генеративными структурами. На участках у дер. Вельшурга и пос. Зеленогорск на молодых генеративных деревьях *P. sylvestris* зафиксирован действующий очаг соснового подкорного клопа (*Aradus cinnamomeus* Panz.) (фото 24). Заселенность *Aradus cinnamomeus* на сосне обыкновенной оказалась средней. На 1 дм² наиболее заселенного междоузлия ауксипласта приходится до 16–30 особей клопа. На начальной стадии повреждения *P. sylvestris* клопом появляются серебристо-белые пятна на поверхности древесины под корой. Они соответствуют участкам «высопанной» ткани, клетки которой заполнены воздухом. Со временем у *P. sylvestris* может замедляться рост в высоту и в толщину. Особи *A. cinnamomeus* выбирают для заселения 5–6-летние деревья, где на стволиках уже образовались чешуйки корки, которые служат им укрытием. Максимальной численности популяция *A. cinnamomeus* достигает к 12–18-летнему возрасту *P. sylvestris*. После этого в течение нескольких лет численность *A. cinnamomeus* держится примерно на одном уровне, а после 20–25-летнего возраста *P. sylvestris* начинает уменьшаться, и к 30 годам очаги поражения в культурах полностью затухают (Воронцов, 1975; Научно-техническая информация..., 2004). Следовательно, изменение в ходе онтогенеза детерминанта консорции типов покровной ткани и появление корки обуславливают привлечение насекомых-экрисотрофов, короедов и ксилофагов.

С экологических позиций вспышки массового размножения насекомых следует рассматривать как естественное явление. Ускоряя круговорот элементов, насекомые способствуют увеличению продуктивности растений (Восточноевропейские леса, 2004). Таким образом, выбор кормового ресурса фитофагами и распределение хищных членистоногих зависит от онтогенетических особенностей детерминанта консорции.

Сосна обыкновенная находит широкое практическое использование (Сосна..., 2010). Древесина *P. sylvestris* с давних пор используется как ценный строительный материал. Ядровая древесина сосны смолистая,

довольно плотная, малоупругая. Цвет ее может быть бурым, красноватым, желтоватым и почти белым с легкими разводами красноты. У молодых и средневозрастных деревьев она прямослойная. С возрастом она становится мелкослойной. В зависимости от условий произрастания дерева плотность древесины и удельный вес изменяются. Древесина сосны, растущей во влажных местах, более рыхлая. Лучший строительный материал получают в сосновых борах на возвышенностях, сухих холмах, песчаниках. Раньше их называли корабельными рощами. В таких сосняках всегда заготавливали бревна для строительства кораблей. Древесина таких сосен плотная, годовичные слои расположены близко друг к другу. Она хорошо обрабатывается красителями и лаками, используется для мозаичных и резных работ.

Среди хвойных растений *P. sylvestris* обладает наиболее активным смоляным аппаратом, поэтому она широко используется для прижизненного получения древесной смолы (сосновой живицы) путем подсочки в спелых и перестойных крупномерных сосняках (Сосна..., 2010). Одно дерево сосны может дать до 1 л и более живицы. Сосновая живица содержит эфирное масло (до 35 %) и смоляные кислоты. Ее применяют наружно при ишиасе, невралгиях, артрите, ревматизме, полиартрите, фурункулезе, для заживления ран. Из живицы получают скипидар и канифоль при сухой перегонке просмоленных пней сосен. Наиболее детально изучены фармакологические свойства скипидара очищенного, или терпентинного масла, которое оказывает выраженное местное и общее влияние на организм человека и животных. Скипидар используют как местное раздражающее средство при невралгиях, ревматизме, подагре и для ингаляций. Канифоль является одним из важнейших продуктов лесохимической промышленности. Она применяется при производстве синтетического каучука, в целлюлозно-бумажной, шинной, резиновой и лакокрасочной промышленности.

Лекарственным сырьем, получаемым из сосны обыкновенной, являются молодые верхушки побегов, почки, живица и хвоя (Сосна..., 2010). Сосновые почки заготавливают в феврале-марте, до начала их интенсивного роста. Они содержат эфирное масло (до 0,36 %), дубильные вещества, 12 % смолы. Отвар, настой и настойку из сосновых почек применяют в медицине как отхаркивающее, дезинфицирующее и мочегонное средство. Ее назначают для ингаляций при воспалительных заболеваниях дыхательных путей.

Хвоя сосны очень богата витаминами С, В₁, В₂, Р, К, каротином, дубильными веществами (до 5 %), фитонцидами; алкалоидами и флавоноидами. В ветках с хвоей, сохраняемых в снегу, содержание витамина С не снижается в течение 2–3 месяцев. Особой популярностью

пользуется скипидарные ванны на живичной основе, которые имеют универсальное применение при заболеваниях сердечно-сосудистой, костной систем, заболеваниях печени и желчного пузыря, органов дыхания, невралгии, сахарном диабете, ожирении, простуде. Сосновый деготь используют как дезинфицирующее, инсектицидное средство для лечения кожных заболеваний. Из сосны обыкновенной готовят витаминные напитки, сосновый мед. При пониженном гемоглобине очень полезно варенье из сосновых шишек (Сосна..., 2010).

Авторы статьи благодарят учителя биологии МБОУ СОШ № 3 поселка Редкино Конаковского района Тверской области В. А. Нотова за прекрасные фотографии онтогенетических состояний сосны обыкновенной и ее консортов (лишайники и мхи), а также студентку филиала МГУ в г. Пущино А. Прохорову за точные и выразительные рисунки онтогенетических состояний. Фотографии насекомых-консортотел сделаны И. С. Тетериным.