

УДК 630*181.71: 57.017.645

А.Ю. Кулагин, А.Н. Давыдычев

Кулагин Алексей Юрьевич родился в 1957 г., окончил в 1979 г. Саратовский государственный аграрный университет, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией лесоведения Института биологии Уфимского НЦ РАН. Имеет более 200 научных работ в области устойчивости древесно-кустарниковых пород к промышленным загрязнителям, лесовосстановления, защитного лесоразведения, экологической физиологии растений, индустриальной дендрэкологии.



Давыдычев Александр Николаевич родился в 1979 г., окончил в 2000 г. Башкирский государственный аграрный университет, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории лесоведения Института биологии Уфимского НЦ РАН. Имеет 10 печатных работ в области естественного возобновления, онтогенеза и адаптации древесных растений в естественных и техногенных ландшафтах.



ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПИХТЫ СИБИРСКОЙ НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ УФИМСКОГО ПЛАТО

Выявлены особенности роста пихты сибирской в различных лесорастительных условиях: неоднородность растений одного календарного года, наличие ксилоризомы, периоды интенсивности роста.

Ключевые слова: пихта сибирская, подрост, ксилоризома, адаптация.

Известен ряд работ, посвященных изучению роста пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза [4, 9, 10]. В них подвергается анализу надземная часть растения (до уровня почвы). Возраст растений определяется традиционными методами, подробно описанными А.А. Корчагиным [6], что, на наш взгляд [2], приводит к значительным ошибкам и недостоверному анализу фактического материала.

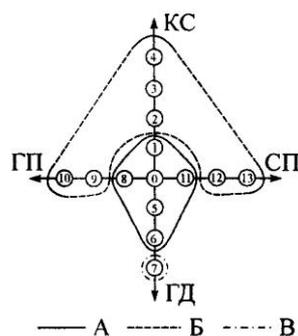
Цель данной работы – охарактеризовать рост пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза при ксилоризомном развитии в различных лесорастительных условиях с учетом календарного (точного) возраста растений.

Исследования проводили в условиях Предуралья на территории Уфимского плато в широколиственно-хвойных лесах водоохранной зоны Павловского водохранилища (р. Уфа). В изучаемом регионе, вследствие совмещения и стыковки трех флороценологических комплексов (неморальный, бореальный и степной), сложился специфический природный комплекс. Здесь на небольшой площади отмечается 14 типов лесорастительных условий (ЛРУ), различающихся по степени проявления влияния ведущих факторов среды [11]. Пихта сибирская в этих условиях, выступая в роли соэдифи-

катора ели сибирской, формирует коренные типы леса в сложной (снытевой) группе типов ЛРУ Уфимского плато [12].

Изучали рост подроста пихты под пологом пихто-ельника осочково-зеленомошного, пихтача хвощово-кислично-снытевого и пихто-ельника крупнопоротниково-снытевого (рис. 1). Осочково-зеленомошный тип ЛРУ приурочен к инсолируемым склонам южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций с устойчиво увлажняемыми дерново-карбонатными горно-лесными почвами, развитыми на мощных отложениях щебнисто-глинистого делювия известняка. Хвощово-кислично-снытевой тип выделен для подошв склонов всех экспозиций со свежими устойчиво увлажняемыми светло-серыми оподзоленными горно-лесными почвами на глинистом делювии. Крупнопоротниково-снытевой тип приурочен к широким (более 100 м) плато со свежими устойчиво увлажняемыми серыми горно-лесными почвами, развитыми на рыхлом, сильно выветрившемся элювии известняка.

Рис. 1. Экологические ареалы пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) [7]. Условные обозначения: КС – ряд ксеротрофизации; СП – ряд сциопсихротрофизации; ГД – ряд гидротрофизации; ГП – ряд гелиопсихротрофизации; А – доминирует или содоминирует в древостое; Б – единичные деревья; В – недолговечный подрост. Типы ЛРУ: 0 – крапивно-снытевой; 1 – крупнопоротниково-снытевой; 2 – орляково-снытевой; 3 – коротконожково-снытевой; 4 – чилиговый; 5 – хвощово-кислично-снытевой; 6 – лабазниково-кислично-снытевой; 7 – снытево-лабазниковый; 8 – липняково-зеленомошный; 9 – осочково-зеленомошный; 10 – зигаденусово-зеленомошный; 11 – липняково-кислично-снытевой; 12 – мелкопоротниково-зеленомошный; 13 – сфагново-зеленомошный



Отбор и обработку образцов для изучения роста пихты на начальных этапах онтогенеза производили с учетом методических рекомендаций М.В. Придни [13], предложенных для ели сибирской и примененных А.М. Бойченко [1] для других хвойных пород. В каждом из изучаемых типов ЛРУ за пределами пробной площади отбирали 100 ... 180 экземпляров подроста. За высоту растения принимали размеры надземной части, за длину – высоту растения с прибавлением длины погребенной части. Календарным возрастом считали отрезок времени от возникновения растения до изучаемого момента [14], биологическим – возраст надземной части растения [5]. Материал обрабатывали общепринятыми статистическими методами [8].

При построении усредненных кривых хода роста по высоте годовые приросты группировали в зависимости от биологического возраста растения. Первому году соответствовал первый верхушечный прирост от поверхности почвы и т. д. Кривые относительного прироста строили по точкам, найденным по формуле

$$P_{rei} = \frac{H_n - H_{n-1}}{H_n \Delta t},$$

где P_{rei} – относительный прирост;

H_n, H_{n-1} – средняя высота подроста соответственно данного и предыдущего биологического возраста, см;

Δt – промежуток времени, для которого вычисляется относительный прирост, равен 1 году.

Возобновление пихты под пологом древостоев изучаемых типов леса протекает удовлетворительно (табл. 1). Количество подроста 60 ... 80 %, размещение по площади равномерное. В отдельных случаях он приурочен к «окнам» полога древостоя и микроповышениям рельефа, образованным из гниющей древесины. В пихто-ельнике крупнопоротниково-снытевом в категорию крупного подроста переходит только 2 % мелкого, в пихтаче хвощово-кислично-снытевом – 54,2, в пихто-ельнике осочково-зеленомошном – 62,5 %. Это свидетельствует о лучшей выживаемости подроста в ЛРУ последних двух типов.

Таблица 1

Характеристика пробных площадей в изучаемых типах леса

Ярус	Состав древостоя	Возраст, лет*	Полнота	Класс бонитета	Число стволов на 1 га, шт.	Средняя высота, м*	Средний диаметр, см*	Запас, м ³ /га	Густота подроста пихты, тыс. шт./га**
Пихто-ельник осочково-зеленомошный (пробная площадь 87)									
I	5Е5П, ед. С, Б	90	0,79		644	21,6	20,4		11,7 (4,5)
II	10П + Е, Б, Лп, ед. Кл, Ив.к	70	0,06	II	280	9,9	8,7	434	
Пихтаче хвощово-кислично-снытевый (пробная площадь 86)									
I	6П2Е2Б + С, ед. Ос	90	1,13		905	23,9	21,9		7,4 (2,6)
II	8П1Б1Е + Лп, ед. Ил	70	0,09	II	295	17,7	11,6	565	
Пихто-ельник крупнопоротниково-снытевый (пробная площадь 50)									
I	2Е3П5Б + С, Лп	90	0,87		608	27,6	31,5		5,1 (0,1)
II	7П3Лп + Ил, Кл, ед. Ос, Б	75	0,14	I	464	16,6	12,4	512	

* Показатель по главной породе.

** В скобках густота крупного подроста.

В изучаемых ЛРУ большинство растений пихты образуют ксилоризому (в осочково-зеленомошном – 74,0, крупнопоротниково-снытевом – 72,0, хвощово-кислично-снытевом – 97,6 %) [2, 3]. Рост отдельного растения пихты при ксилоризомном развитии представляет собой сложное явление. В первые 5 ... 10 лет жизни базальная часть стволика постепенно оказывается под землей, вследствие изгиба гипокотилия и погребения его опадом листьев и хвои. На погребенной части стволика, как правило, в местах соединения верхушечных приростов предыдущего и последующего годов, образуются

придаточные корни. Располагаясь все выше по стволу, они «тянут» последний под землю, в то же время сам ствол, благодаря явлению отрицательного геотропизма, растет вверх. В дальнейшем ежегодно главная ось растения прирастает в высоту, а подземная часть стволика увеличивается вследствие его полегания (рис. 2). Таким образом, складывается ситуация,

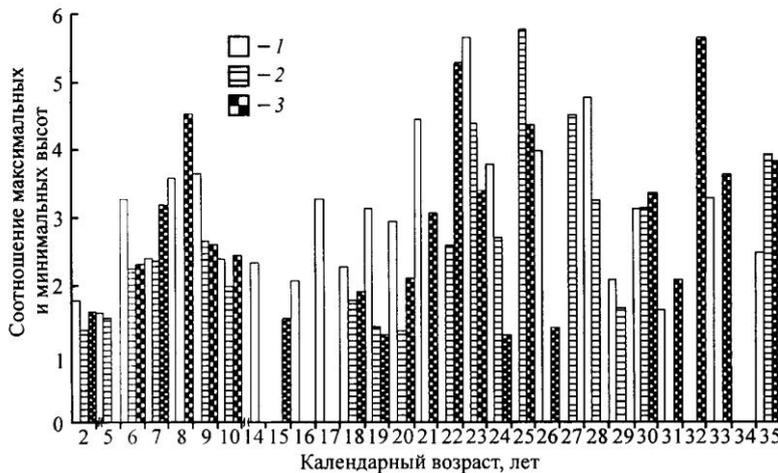


Рис. 3. Соотношение максимальных и минимальных высот подроста пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) одного календарного возраста в различных ЛРУ: 1 – осочково-зеленомошный; 2 – хвощово-кислично-снытевый; 3 – крупнопоротниково-снытевый

когда ежегодные приросты в высоту скрадываются увеличением размеров подземной части стволика. В отдельных случаях, когда эти показатели равны, высота растения в течение года не изменяется. У растений 15–20-летнего возраста с ксилоризомой гипокотиль и приросты первых 3 ... 5 лет жизни оказываются полностью под землей.

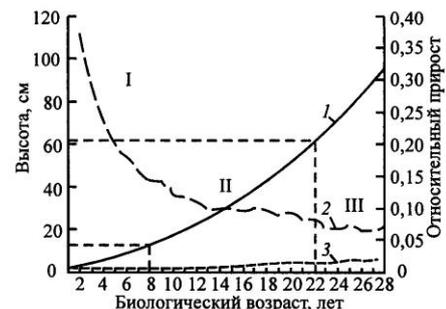
Подросту пихты свойственна неоднородность в возрастном ряду по темпам и характеру роста (рис. 3).

Наблюдаются значительные различия в линейных размерах растений одного календарного возраста в одном типе ЛРУ. Размеры надземной части

(высоты) растения в осочково-зеленомошном типе различаются в 1,6–5,6 раза, в хвощово-кислично-снытевом – в 1,3–5,8 раза, в крупнопоротниково-снытевом – в 1,3–5,7 раза (рис. 3), длина растений соответственно в 1,4–3,6; 1,1–3,0 и 1,1–3,2 раза. Это объясняется неоднородностью микроусловий подполюговой среды (в первую очередь освещенности). Размеры надземной части (высота растения) в тех же типах ЛРУ составляют 46 ... 100, 28 ... 100 и 39 ... 100 % от общей длины стволика. Таким образом, значительная неоднородность подроста в возрастном ряду по темпам и характеру роста и сложность самого процесса не дают возможности проследить динамику роста ни отдельного растения, ни их совокупности.

Объединение массового материала, собранного во всех изучаемых типах ЛРУ, позволило выявить некоторые общие закономерности в росте надземной части подроста пихты. На кривой относительного прироста (рис. 4) четко выделяются три периода интенсивности роста в зависимости от высоты растения. I – период замедленного роста до достижения растением высоты 13 ... 14 см. Возраст надземной части составляет 8 лет,

Рис. 4. Динамика роста подроста пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в пихтовом осочково-зеленомошном: I, II, III – периоды интенсивности роста; 1 – кривая хода роста по высоте; 2 – кривая относительного прироста; 3 – кривая изменения годовых приростов по высоте



полный возраст растений колеблется от 8 до 19 лет, средний ежегодный прирост 1,7 см. II – период незначительного роста надземной части до высоты 60 ... 62 см. Возраст надземной части составляет 22 года, календарный возраст выше, максимальный 55 лет, средний ежегодный прирост 3,0 см. III – период нормального роста с 60 ... 62 см и выше, максимальный календарный возраст 60 лет, средний ежегодный прирост 5,2 см.

Наличие таких периодов объясняется влиянием живого напочвенного покрова. Подрост пихты в процессе развития постепенно перерастает ярус низкорослых трав и кустарничков, затем среднерослых и, наконец, высокорослых трав. При этом интенсивность роста увеличивается, вследствие снижения конкуренции со стороны очередного яруса.

Сопоставление данных о неоднородности линейных размеров растений в возрастном ряду (см. рис. 3), в периодах интенсивности роста надземной части (рис. 4), о возрасте и высоте появления новообразований в виде боковых и межмутовочных побегов (табл. 2) позволило выявить ряд закономерностей в росте подроста пихты.

Во-первых, через 2-3 года после появления боковых или межмутовочных побегов повышается интенсивность роста растений. Данное явление

объясняется увеличением ассимилирующей поверхности хвои и большим количеством структурообразующих веществ. Во-вторых, возрасту образования этих побегов соответствуют максимальные различия в линейных размерах растений в данном возрасте. Мы рассматриваем неоднородность в возрастном ряду как защиту онтогенеза отдельного растения на уровне ценопопуляции. При появлении новообразований в виде боковых или межмутовочных побегов растение переходит в качественно иное состояние.

Таблица 2

Высота и возраст образования побегов

Побег	Высота, см			Возраст, лет		
	min	max	средняя	min	max	средний
Боковой	2,8	14,6	8,89 ± 2,77	4	7	7,60 ± 2,55
Межмутовочный	27,3	86,6	51,60 ± 14,70	12	48	28,90 ± 8,08

Этот период является критическим в онтогенезе, так как переход требует значительного количества энергии и структурообразующих веществ. Его преодоление обеспечивается наличием в ценопопуляции растений одного календарного возраста, значительно различающихся линейными размерами. Данное явление на уровне ценопопуляции способствует расширению экологической ниши вида древесного растения, сокращению элиминации в постоянно меняющихся условиях среды, поддерживает высокий уровень численности популяции и в конечном итоге обеспечивает ее устойчивость.

Выводы

1. В изученных лесорастительных условиях отмечены значительные различия линейных размеров растений пихты сибирской одного календарного возраста.
2. Образование ксилоризомы является одной из форм адаптации, позволяющей подросту длительное время существовать в пессимальных условиях под пологом древостоя.
3. В росте надземной части подроста выявлены три периода интенсивности роста, которые соответствуют фактическому преодолению растением отдельных ярусов травянистой растительности.
4. Изменение интенсивности роста растений пихты сибирской по высоте связано с появлением новообразований в виде боковых или межмутовочных побегов, что обусловлено увеличением ассимилирующей поверхности хвои.
5. Установленные закономерности роста и развития пихты сибирской на начальных этапах онтогенеза являются составляющими экологической видоспецифичности, которые позволяют растениям успешно возобновляться под пологом древостоев и выдерживать конкуренцию с неморальными видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бойченко, А.М. О методических особенностях определения возраста у подростка хвойных, растущих в северной тайге [Текст] / А.М. Бойченко // Лесн. журн. – 1969. – № 6. – С. 151–152. – (Изв. высш. учеб. заведений).
2. Давыдычев, А.Н. Феномен различия календарного и биологического возрастов ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато [Текст] / А.Н. Давыдычев, А.Ю. Кулагин // Лесн. вестн. Москов. гос. ун-та леса. – 2004. – № 4. – С. 28–32.
3. Дервиз-Соколова, Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S. phlebophylla* Anderss [Текст] / Т.Г. Дервиз-Соколова // Бюл.МОИП. – 1966. – № 2. – С. 28–39.
4. Зубарева, Р.С. Особенности роста молодых поколений ели и пихты в широколиственно-темнохвойных лесах Среднего Урала [Текст] / Р.С. Зубарева // Динамика и строение лесов на Урале. – Свердловск: Изд-во АН СССР, 1970. – С. 135–150.
5. Кожевникова, Н.Д. Биология и экология тянь-шаньской ели [Текст] / Н.Д. Кожевникова. – Фрунзе: Илим, 1982. – 240 с.
6. Корчагин, А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт [Текст] / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 209–241.
7. Кулагин, Ю.З. Хвойные лесообразователи и экологическое прогнозирование [Текст] / Ю.З. Кулагин // Экология хвойных. – Уфа: БФАН СССР, 1978. – С. 5–21.
8. Лакин, Г.Ф. Биометрия [Текст] / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
9. Марадудин, И.И. Особенности роста в высоту подростка пихты сибирской под пологом леса на Салаире [Текст] / И.И. Марадудин // Продуктивность и восстановительная динамика лесов Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1971. – С. 228–232.
10. Мартьянов, Н.А. Анализ высотно-возрастной структуры подростка хвойных в различных типах леса [Текст] / Н.А. Мартьянов // Экология хвойных. – Уфа: БФАН СССР, 1978. – С. 63–85.
11. Мартьянов, Н.А. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато [Текст] / Н.А. Мартьянов, А.А. Баталов, А.Ю. Кулагин. – Уфа: Гилем, 2002. – 222 с.
12. Письмеров, А.В. Лесная растительность Уфимского плато [Текст] / А.В. Письмеров // Горные леса Южного Урала. – Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1971. – С. 109–118.
13. Придня, М.В. Опыт определения возраста у подростка ели сибирской по сердцевинным узлам [Текст] / М.В. Придня // Лесоведение. – 1967. – № 5. – С. 72–77.
14. Чайлахян, М.Х. Терминология роста и развития высших растений [Текст] / М.Х. Чайлахян [и др.]. – М.: Наука, 1982. – 96 с.

Институт биологии
Уфимского ИЦ РАН

Поступила 20.05.05

A.Yu. Kulagin, A.N. Davydychev

**Peculiarities of Fir Trees Growth at Initial Ontogenesis Stages
in Broad-leaved-coniferous Forests of Ufa Upland**

Peculiarities of fir tree growth in different forest-growing conditions are revealed: irregularity of plants referring to one calendar year, presence of xylorisode, intensive growth periods.