



УДК 630*18:582.475.2-114.44 (1-924.82)

Е.А. Робакидзе, А.И. Патов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Робакидзе Елена Александровна родилась в 1966 г., окончила в 1988 г. Сыктывкарский государственный университет, кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Имеет около 50 печатных работ по изучению сезонной динамики роста хвой ели, углеводного обмена хвойных, влияния аэротехногенного загрязнения целлюлозно-бумажного производства на хвойные фитоценозы.

E-mail: robakidze@ib.komisc.ru



Патов Александр Иванович родился в 1953 г., окончил в 1979 г. Архангельский лесотехнический институт, ведущий инженер-электроник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Имеет около 40 печатных трудов по изучению сезонной динамики прироста сосново-еловых древостоев средней подзоны тайги и роста надземных органов сосны и ели.

Тел.: 8(8212) 24-50-03



РОСТ ХВОИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*Picea obovata* Ledeb.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Рассмотрен рост хвой ели сибирской в ельнике черничном средней тайги. Начало роста определяется биологическими особенностями вида и экологическими факторами. Выявлена тесная связь между ростом хвой и температурой воздуха и почвы. Не обнаружена связь с влажностью почвы. Окончание роста хвой не зависит от экологических факторов и отмечается после полного развития зачаточных органов, заложенных в почке в предшествующий вегетационный период.

Ключевые слова: ель, хвоя, динамика роста, прирост по длине, прирост по массе, экологические факторы, температура, влажность воздуха и почвы.

Рост растений представляет собой необратимое увеличение их размеров и массы, связанное с новообразованием элементов их структуры. Он складывается из роста клеток, тканей, органов и происходит благодаря деятельности специальных образовательных тканей – меристем, где клетки активно делятся, проходят стадии растяжения и дифференциации [18]. Процесс накопления органического вещества древостоем определяется, прежде всего, интенсивностью и продолжительностью роста отдельных частей дерева. Большое внимание уделяется листу как органу, фотосинтетическая активность которого в основном обуславливает биологическую продуктивность ценозов. Хвоя является структурной

единицей побега у хвойных растений. Она играет важную роль в запасании метаболитов, расходуемых в течение многолетних циклов на построение вегетативной массы растения [7].

Каждый вегетационный сезон терминальный побег у хвойных растений начинается и завершает заложением морфологических структур почки, отчего годичный цикл его развития приобретает вид замкнутого кольца. Считается, что формирование почки вегетативного побега у *Picea* начинается весной [12]. Согласно данным В.А. Артемова [1], это справедливо лишь в отношении ее латеральных побегов. Верхушечная же меристема терминального побега образует первичные структуры почки еще в начале осени

предыдущего года. Образование зачатков хвои у *Picea* продолжается до конца вегетации. Общее их количество на побеге варьирует в зависимости от погодных условий в течение лета, положения побега в кроне и порядка ветвления [19, 12]. За период вегетации в почках закладывается различное число зачатков хвои в зависимости от положения материнских побегов в кроне дерева, порядка их ветвления, а также уровня их освещения. Переход конусов нарастания – зачатков побегов к зимнему покою сопровождается затуханием митозов, снижением содержания нуклеопротеидов, гидролизом крахмала и переводом в осмотически активные растворимые формы углеводов, повышающие устойчивость меристем к низким температурам. В период зимнего покоя в конусах нарастания практически нет морфологических изменений. К весне (в апреле) при наступлении положительных дневных температур меристематические зачатки побегов выходят из состояния зимнего покоя [21]. Н.В. Ладановой, В.В. Тужилкиной [9] в развитии листа ели сибирской выделены следующие этапы онтогенеза: 1) заложение листового бугорка, 2) апикальный рост, 3) маргинальный рост, 4) интеркалярный рост, 5) рост растяжением клеток, 6) формирование зрелой хвои. Первые три этапа в год заложения листовых зачатков внутри почки отмечены с июля до конца сентября – времени перехода к зимнему покою. В этот период закладывается вся хвоя молодых побегов. На третьем этапе (маргинальный рост) формируются инициалы мезофилла и трансфузионной ткани, детерминируется форма поперечного сечения хвои. На второй год (весной, в конце апреля) начинается четвертый этап интеркалярного роста хвои, который продол-

жается до распускания почек. В этот период внутривершинного развития происходит деление клеток и дифференциация всех тканей. Пятый этап (рост клеток растяжением) непродолжительный и завершается после освождения хвои из-под покровов почечных чешуй за 7...10 дн. На этом этапе формируются межклетники мезофилла. После завершения роста на шестом этапе (формирование зрелой хвои) оболочки клеток гиподермы, лубяных волокон, трахеид ксилемы теряют пластичность и утолщаются.

Цель данной работы – изучение роста хвои ели в зависимости от экологических факторов в ельнике черничном средней тайги.

Исследование проводили в елово-лиственном насаждении черничного типа на территории Ляльского лесо-экологического стационара (62°16' с.ш., 50°41' в.д.). Состав древостоя 3ЕЗС3Ос1Б+Пх. Ель выполняет эдифицирующую роль и представлена несколькими возрастными генерациями. Основу древостоя формируют особи 70...90 лет, встречаются единичные деревья 100–150-летнего возраста. Запас накопленной древесины – 364 м³·га⁻¹. Древостой полнотой 1,0 относится к III классу бонитета [2].

При исследовании динамики роста хвои ели использовали метод средней хвоинки, массу которой определяли как среднее арифметическое из массы нескольких сотен хвоинок [13]. Для этого в течение вегетации каждую декаду с одних и тех же десяти деревьев ели II–III классов роста по Крафту из средней части кроны срезали 10 осевых побегов текущего года. Их длина равнялась длине эталонного побега, выбранного на каждом модельном дереве. Замеры делали обычной линейкой с точностью 1 мм. Одновременно отмечали фазы фенологического

развития дерева. Хвоинки в навеске пересчитывали для каждого дерева. По общей их массе и числу определяли массу средней хвоинки. Разница в значениях между наблюдениями составляла текущий прирост хвои по массе. В наших экспериментах в каждой навеске однолетней хвои ели на 10 побегах I–II порядка насчитывалось от 490 до 768 хвоинок (в среднем 574), III порядка – от 326 до 508 (в среднем 419). По массе этого числа хвоинок определяли массу средней. Исследованиями [20, 14] было показано, что масса хвои 2 лет и старше в абс. сухом состоянии не различается. Сезонные колебания происходят лишь за счет изменения влажности.

Температурный режим воздуха и почвы изучали в летние месяцы в 1997–1999 гг. Температуру поверхности почвы и верхних горизонтов до 20 см измеряли срочными почвенными, до 60 см – почвенными вытяжными термометрами. Влажность почвы определяли один раз в декаду по методике, разработанной А.А. Роде [17]. По данным наблюдений за ростом и развитием хвои и динамикой экологических факторов собраны результаты, обработанные с помощью корреляционного и регрессионного анализа [10].

В зависимости от метеорологических особенностей и географического положения объекта отдельные фазы роста хвои ели проявляются в различные сроки [20, 21, 3]. Отмечено, что на 2/3 она формируется внутри почки, а в стадии освобождения от почечных чешуй длина хвои уже близка к полной.

Заметное увеличение размеров почек ели в 1997 и 1998 гг. в ельнике черничном наблюдалось в третьей декаде мая. Одним из параметров, позволяющих охарактеризовать тепловой режим среды за период с момента перехода температуры воздуха через 0 °С

до начала той или иной фазы, является сумма положительных температур [20, 6]. Эмпирически установлено, что в природных условиях растения активны только тогда, когда среднесуточная температура воздуха равна или выше +5 °С [22]. Сумма положительных температур в период набухания почек достигала 252, среднесуточная температура воздуха составляла 4,8...9,8, температура органогенного горизонта почвы 0,5...4,5 °С. По данным Н.В. Ладановой [8], весной, в конце апреля, начинается этап интеркалярного роста хвои, который продолжается до распускания почек. До этого момента и после освобождения хвои из-под почечных покровов не отмечается какого-либо заметного изменения числа клеток. По нашим наблюдениям, распускание почек ели как в 1997, так и в 1998 гг. проходило во второй пятидневке июня при среднесуточной температуре воздуха соответственно 16...18 и 13...14 °С, температуре органогенного горизонта почвы 4...5 и 2...4 °С. К этому времени длина хвои в среднем составила 5...6 мм.

После раскрытия почек отмечен ее интенсивный рост (рис. 1). В период роста вне почки (к концу второй декады июня) хвоя удлиняется почти в два раза. Средние суточные приросты за этот период в 1997 г. составляли 0,07 мм (от 0,10 до 0,41 мм), в 1998 г. 0,12 мм (от 0,20 до 0,58 мм). Наибольший прирост в длину (до 0,41 мм/сут в 1997 и 0,58 мм/сут в 1998 гг.) наблюдался во второй декаде июня. В период кульминации прироста среднесуточная температура воздуха составляла 19,0...19,5 °С, а сумма положительных температур 727°. Согласно исследованиям Н.В. Ладановой [8] в процессе роста хвои в длину и формирования межклетников происходит увеличение клеток эпидермы, эндодермы и при-

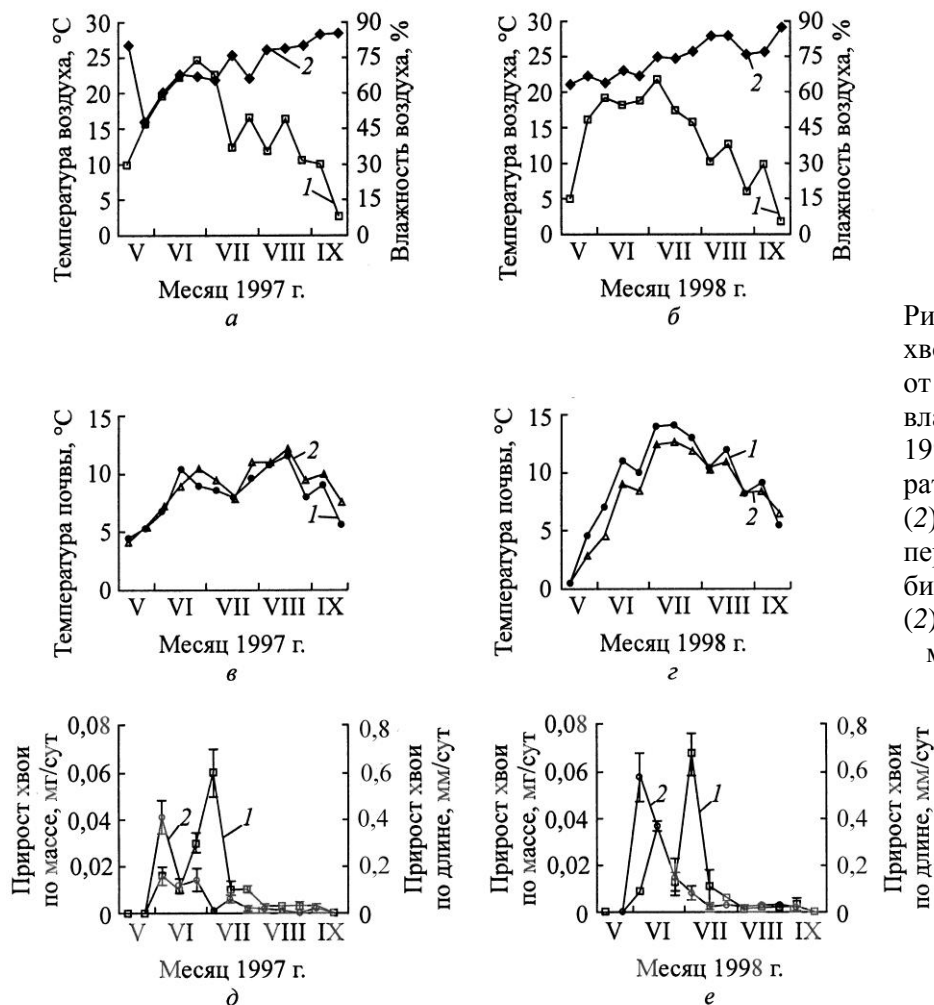


Рис. 1. Динамика роста хвой ели в зависимости от температуры и влажности в 1997 и 1998 гг.: а, б – температура (1) и влажность (2) воздуха; в, г – температура почвы на глубине 5 см (1) и 20 см (2); д, е – рост хвой по массе (1) и длине (2)

легающей к ней паренхимы трансфузионной ткани. Утолщаются оболочки клеток эпидермы, гиподермы, ксилемы, мезофилла. После увеличения линейных размеров начинается этап формирования зрелой хвой, характеризующийся увеличением ее массы, потерей эластичности и утолщением клеток гиподермы, лубяных волокон, трахеид ксилемы. Как показали наши наблюдения, средний суточный прирост массы хвой за этот период в 1997 г. составлял 0,013 мг (от 0,003 до 0,060 мг), в 1998 г. 0,014 мг (от 0,002 до 0,070 мг). Наибольший прирост хвой по массе в 1997 и 1998 гг. (до 0,06 и 0,07 мг/сут) нами отмечен во второй декаде июля. Среднесуточная температура воздуха колебалась от 21,6 до 22,5 °С.

В августе, несмотря на благоприятную погоду, ростовые процессы затухали, хотя температура воздуха и

сумма положительных температур в годы исследований находились в пределах 10,1...16,4 °С и 1744° соответственно. Полученные данные свидетельствуют о том, что прекращение роста хвой ели не связано с температурным режимом. Это подтверждается результатами исследований роста хвой *Pinus silvestris* L. [5, 6]. Вероятнее всего, подобное явление обусловлено генотипом вида.

Для выявления зависимости динамики роста хвой ели от погодных условий мы использовали линейный регрессионный анализ. Расчеты проводили с использованием данных метеостанции Усть-Вымь, представленных в «Агроклиматических бюллетенях» Коми республиканского центра по гидрометеорологии за 1997–1998 гг., а также материалов наблюдений за температурой и влажностью воздуха и

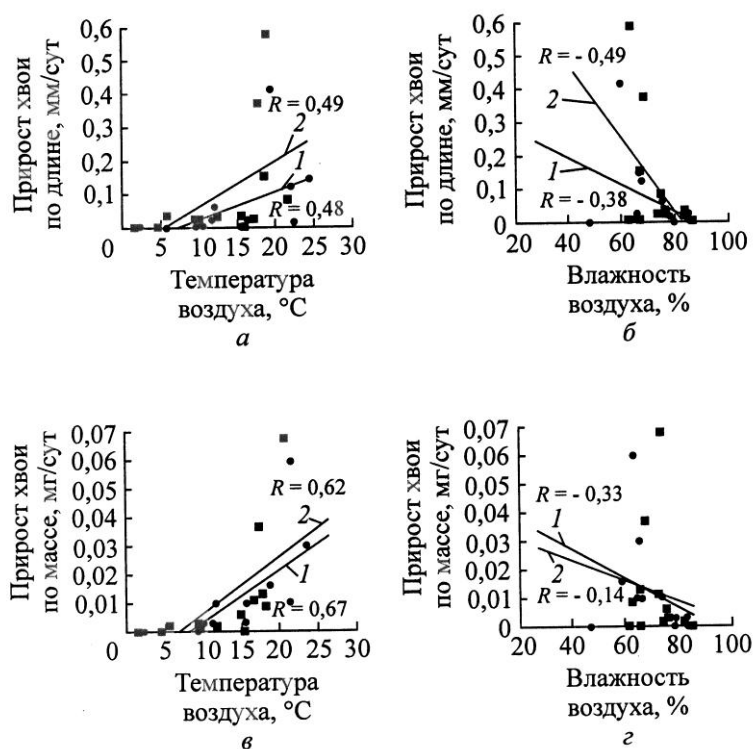


Рис. 2. Зависимость прироста хвой ели по длине (а, б) и массе (в, г) от температуры и влажности воздуха в 1997 г. (1) и 1998 г. (2)

почвы в исследуемом ценозе. Выявлена положительная динамика прироста массы хвой ели в зависимости от температуры воздуха (рис. 2). Коэффициент корреляции между этими показателями в мае – июне, июле и августе – сентябре составил в 1997 г. соответственно 0,8; 0,7 и 0,7, в 1998 г. – 0,5; 1,0 и 0,8. Прирост хвой по длине также зависит от температуры воздуха. Коэффициент корреляции между данными показателями в 1997 г. был равен 0,6; 0,3 и 0,6, в 1998 г. – 0,7; 0,3 и 0,7.

Важное лесоводственно-физиологическое значение имеет влажность воздуха. В.В. Протопопов [16] считает, что существование темнохвойного леса возможно лишь при большой влажности воздуха в течение всего года. Для лесных растений оптимальный уровень относительной влажности воздуха составляет 60...80 %. При ее дефиците усиливается физическое испарение и транспирация, снижается тургор клеток, а при большом и устойчивом дефиците проявляется увядание растений и может наступить их гибель. Высокая относительная

влажность (>80 %), удерживающаяся в течение длительного времени, также вредна. При этом могут практически прекратиться испарение влаги и транспирация, снизиться до минимума ростовые процессы [11]. Показано, что ель произрастает лишь в местностях с высокой влажностью воздуха.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что между ростом хвой и влажностью воздуха имеет место отрицательная связь (рис. 2). Коэффициент корреляции между влажностью воздуха и приростом хвой в длину в 1997 и 1998 гг. составил соответственно – 0,4 и – 0,5. Взаимосвязь между приростом хвой по массе и влажностью практически отсутствует: – 0,3 в 1997 г. и – 0,1 в 1998 г. При изучении корреляционных связей динамики прироста хвой с относительной влажностью воздуха И.Т. Кищенко [6] отмечал, что в условиях Карелии для *Pinus silvestris* L. они либо недостоверны, либо незначительны по силе и отрицательны по характеру, а для *P. primula* и *P. sibirica* постоянно отрицательны.

Факторы почвенной среды во многом определяют направленность ростовых процессов в биогеоценозах и продуктивность фитоценозов. В 1997–1998 и 1998–1999 гг. оттаивание корнеобитаемого слоя подзолистых почв ельников наблюдалось во второй половине мая (третьей декаде). Вегетационный период 1997 г. выдался прохладным, сумма температур была ниже средних многолетних данных. В начале июня температура подстилки не превышала 5 °С, в минеральных горизонтах составляла 1...4 °С. В июне в корнеобитаемом слое почвы температура была в основном в пределах 6...8 °С. Биологически активные температуры в этом слое держались в течение 10 дн. в конце июня – начале июля и несколько дней в августе. Здесь она оставалась 8...9 °С в течение всего сезона (с кратковременными перерывами). Весной 1998 г. почва прогревалась медленно, на глубине 15...20 см и ниже находилась в мерзлом состоянии в течение всего мая и полностью оттаяла лишь в первой декаде июня. До середины июня температура почвы на глубине 0...60 см была в пределах 1...5 °С. Во второй половине июня температура воздуха поднялась выше средних многолетних значений, поэтому верхние горизонты почвы быстро прогрелись [4].

Для определения влияния температуры почвы на рост хвой мы исследовали 5- и 20-сантиметровые слои. В целом за весь период вегетации не выявлено четкой зависимости между ростом хвой и температурой почвы (рис. 3). Вместе с тем зависимость роста хвой ели в длину от температуры почвы на глубине 5 и 20 см в изучаемые годы в июне была положительной.

В 1997 и 1998 гг. коэффициент корреляции между этими показателями на глубине 5 см составил соответственно 0,3 и 0,7; на глубине 20 см – 0,5 и 0,6. В августе 1997 г., а в 1998 г. уже в июле, по мере прекращения активного роста хвой, эта зависимость имела отрицательный характер. Прирост хвой по массе также зависит от температуры почвы. Коэффициенты корреляции между данными показателями были положительными в период активной вегетации.

Исследования динамики водного режима типичной подзолистой почвы исследуемого елового сообщества выявили достаточное обеспечение хвойного фитоценоза влагой в течение большей части вегетационных периодов 1997–1998 гг. [4].

Взаимосвязь прироста хвой с влажностью почвы четко не выражена, вместе с тем она имела положительный характер, а прирост по массе – отрицательный (рис.3).

Рост хвой ели по длине и массе завершается к концу первого года вегетации. Исследованиями В.В. Смирнова [21], А.А. Молчанова и В.В. Смирнова [13], А.И. Патова [15] показано, что масса двухлетней хвой ели в абс. сухом состоянии в течение вегетации практически одинакова, сезонные изменения зависят лишь от ее влажности.

Таким образом, начало роста хвой и его скорость в течение вегетации определяются как биологическими особенностями вида, так и экологическими факторами, в частности температурой и влажностью воздуха и почвы. Распускание почек ели в условиях средней тайги в черничном типе сообщества проходило во второй пятидневке июня при среднесуточной температуре воздуха 14...18, органогенного горизонта почвы – 2...5 °С. К этому времени длина хвой в среднем составляла 5...6 мм. Наиболее интенсивный прирост хвой в длину (до 0,58 мм/сут)

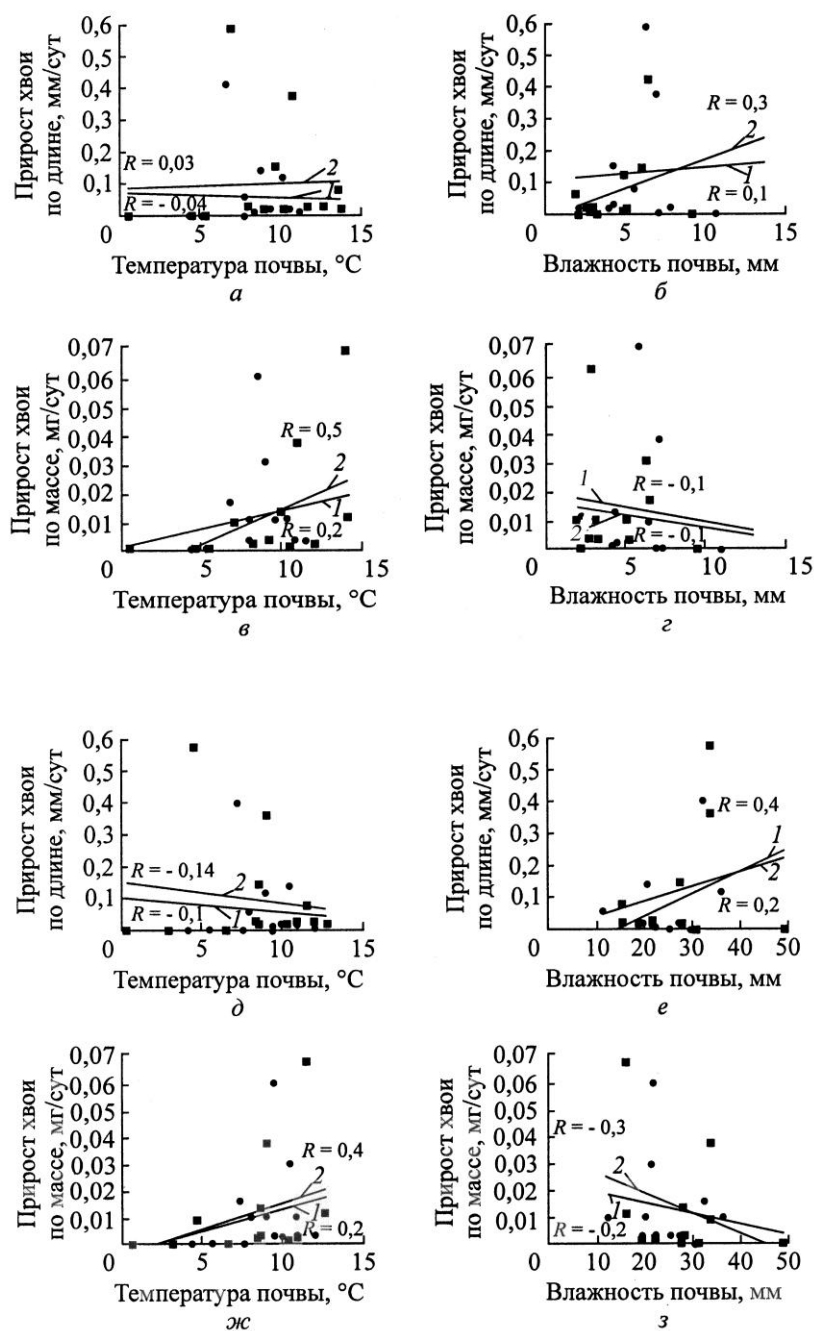


Рис. 3. Зависимость прироста хвой ели по длине (а, б, д, е) и массе (в, г, ж, з) от температуры и влажности почвы в 1997 г. (1) и 1998 гг. (2) на глубине 5 см (а – г) и 20 см (д – з)

наблюдался во второй декаде июня, по массе (до 0,07 мг/сут) – во второй декаде июля. Степень влияния экологических факторов на формирование хвой в разные периоды развития различна. Выявлена тесная связь между ее ростом и температурой воздуха и почвы, не обнаружена связь с влажностью почвы. Окончание роста хвой не зависит от экологических факторов и отмечается после полного развития зачаточных органов, заложенных в почке в предшествующий вегетационный период.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артемов В.А. Морфогенез побегов *Pinaceae*. Сыктывкар, 1976. 57 с. (Тр. Коми фил. АН СССР; Вып. 24).
2. Бобкова К.С. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 20–30.
3. Бобкова К.С., Патов А.И. Сезонная динамика роста побегов и корней // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера / под ред. А.В. Веретенникова. Л.: Наука, 1981. С. 93–103.
4. Забоева И.В. Почвенно-экологические условия еловых сообществ //

Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. С. 112–130.

5. *Кищенко И.Т.* Влияние погодных условий на сезонный рост хвой в условиях Карелии // Лесоведение. 1978. № 5. С. 36–43.

6. *Кищенко И.Т.* Сезонный рост хвой некоторых видов *Pinus L.*, интродуцированных в южную Карелию // Растительные ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 2. С. 53–60.

7. *Козина Л.В.* Метаболизм фотоассимилятов и передвижение веществ у хвойных. Владивосток: Дальнаука, 1995. 126 с.

8. *Ладанова Н.В.* Возрастные и сезонные изменения структуры мезофилла *Picea obovata* Ledeb.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1989. 17 с.

9. *Ладанова Н.В., Тужилкина В.В.* Структурная организация и фотосинтетическая активность хвой ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 97 с.

10. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990.

11. *Луганский Н.А., Залесов С.В., Щавровский В.А.* Лесоведение. Екатеринбург, 1996. 376 с.

12. *Минина Е.Г., Ларионова Н.А.* Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 216 с.

13. *Молчанов А.А., Смирнов В.В.* Методика изучения прироста древесных растений М.: Наука, 1967. 99 с.

14. *Патов А.И.* Сезонная динамика прироста сосново-елового древостоя средней подзоны тайги // Проблемы ботаники на европейском Северо-Востоке РСФСР. Сыктывкар, 1981. С. 38–44.

15. *Патов А.И.* Сезонная динамика роста надземных органов сосны и ели // Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985. С. 15–25. (Тр. Коми фил.; Вып. 73).

16. *Протопопов В.В.* Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, 1975. 328 с.

17. *Роде А.А.* Методы изучения водного режима почв. М.: Изд. АН СССР, 1960. 243 с.

18. *Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.

19. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952.

20. *Скупченко В.Б., Ладанова Н.В.* Дифференциация прироста побегов в кроне ели // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л., 1981. С. 103–108.

21. *Смирнов В.В.* Сезонный прирост главных древесных пород. М.: Наука, 1964. 167 с.

22. *Хильми Г.Ф.* Энергетика и продуктивность растительного покрова суши. Л., 1976. 60 с.

Поступила 31.03.09

E.A. Robakidze, A.I. Patov

Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS

Needles Growth of Siberian Spruce Depending on Environmental Factors

The needles growth of Siberian spruce in the bilberry spruce forest of the middle taiga is considered. The growth start is determined by biological peculiarities of the species and environmental factors. The close interrelation between needles growth and air and soil temperature is revealed. No interrelation with soil humidity is found. The end of the needles growth is not dependent on the environmental factors and is observed after the complete development of the germinative organs initiated in the bud in the preceding vegetation period.

Keywords: spruce, needles, growth dynamics, length increment, volume increment, environmental factors, temperature, air and soil humidity.