АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1986

УДК 630 *18+630 *161+630 *116.69

Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Материалы сборника раскрывают закономерности влияния экологических факторов на физиологические отправления и продуктивность основных лесообразующих видов региона. Представлены результаты изучения воздействия светового режима, влажности и плодородия почвы и других факторов на ассимиляционный аппарат хвойных и лиственных, на интенсивность их роста. Описаны новые методы и приемы эколого-физиологического исследования древесных растений.

Сборник рассчитан на работников лесного хозяйства и научных учреждений лесного профиля.

Ответственные редакторы

кандидат сельскохозяйственных наук **Е. П. Смолоногов**
и кандидат биологических наук **Ю. А. Терешин**

Рецензент

доктор сельскохозяйственных наук профессор **Н. А. Луганский**

Э $\frac{21006-1374-141(84)}{055(02)7}$ 29—1986 © УНЦ АН СССР, 1986

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и РИСО УНЦ АН СССР

Редактор **И. Ф. Сахновский**
Художник **М. Н. Гарипов**
Технический редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректоры **В. С. Аллаярова, Г. Н. Старкова**

Сдано в набор 5.10.85. Подписано в печать 24.06.86. НС 18270. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 6. Уч.-изд. л. 7,0. Тираж 600. Заказ 522. Цена 1 р. 10 к.

РИСО УНЦ АН СССР. Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий». Свердловск, пр. Ленина, 49.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

А. К. МАХНЕВ

О ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЕ БЕЛЫХ БЕРЕЗ НА УРАЛЕ

Биосистематические исследования важны для понимания сущности вида, принципов его организации, для получения объективных критериев оценки объема, границ и взаимоотношений популяций [5, 17, 22]. Расшифровка популяционной структуры видов представляет, в свою очередь, основу для изучения экологических механизмов микроэволюции и решения задач систематики и таксономии [20, 1].

Решение проблемы популяции и вида у лесообразователей — задача особенно актуальная в связи с необходимостью научного рассмотрения вопросов рационального использования лесных ресурсов и генетического улучшения лесов. Однако вопросы биосистематики и популяционной экологии более или менее детально изучены лишь у некоторых хвойных древесных пород [13, 9, 6]. Большинство лиственных видов-лесообразователей, в том числе и белая береза, изучены в этом отношении слабо.

Проведение соответствующих исследований по березам на Урале представляет собой интерес по разным причинам. Одна из них — крайняя неоднородность региона по климатическим, почвенно-гидрологическим условиям и орографии, в связи с чем на Урале имеется большой спектр зон, провинций, высотных поясов и наблюдается исключительная пестрота фитоценозов и экотопов. Комплекс своеобразных физико-географических и исторических условий существенно влияет на формирование различных компонентов биогеоценотической системы интеграции. Важно также, что благодаря географическому положению, особенно в северной и средней тайге, леса Урала имеют автохтонное происхождение и естественную структуру сообществ. Они представляют собой уникальное явление, выгодно отличаясь от лесов южных и западноевропейских районов [2]. Кроме того, белые березы на Урале представлены рядом таксонов, контрастных по морфологии, экологии и имеющих сложные взаимоотношения [11].

С учетом сложности исследований, в качестве основного нами принят комплексный метод морфофизиологической оцен-

ки закономерностей изменчивости и формирования популяционной структуры видов, основывающийся на ряде принципиальных положений [10], главные из которых следующие:

— изучению подвергается комплекс признаков, охватывающий наиболее характерные черты морфологии и биологии видов;

— исследования проводятся в строго определенной последовательности, начиная с изучения отдельных форм изменчивости, а затем, после анализа структуры изменчивости, завершаются анализом популяционной структуры;

— вид, по возможности, изучается во всех частях ареала, в широком эколого-географическом плане; основой хорологического аспекта исследований является популяция;

— исследования природных популяций по феноструктуре корректируются и дополняются изучением популяционных культур.

Изучение белых берез показало, что основные закономерности внутривидовой изменчивости универсальны. Она имеет определенную природу (модификационную или генотипическую) и структуру, показателями которой служат уровень организации ее проявления (организменный, межорганизменный и межпопуляционный), конкретные формы изменчивости и ее различные категории [19, 9]. Важный показатель структурной внутривидовой изменчивости — оценка вклада отдельных ее форм в общую фенотипическую изменчивость (дисперсию). Это дает возможность с известной степенью приближения определить компоненту паратипической (средовой) и генотипической изменчивости и, что особенно важно для идентификации популяционной структуры видов, определить основные направления внутривидовой дифференциации. Соответствующий анализ, как показано на примере дуба черешчатого, может быть выполнен с помощью иерархического дисперсионного анализа [3, 23, 21].

Применительно к двум видам белых берез-лесообразователей — березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) и березы пушистой (*B. pubescens* Ehrh) — с этой целью составляли трехфакторный иерархический комплекс, в котором одновременно учитывали и оценивали: *A* — принадлежность к двум разным странам (Зауралье, Предуралье); *B* — принадлежность к разным популяциям, т. е. к зонам и подзонам (по 9 популяций в каждой стране у березы пушистой и по 7 — у березы бородавчатой), *C* — внутрипопуляционную изменчивость (по 25 особей в каждой популяции); *E* — эндогенную изменчивость (по 4 листа или по 3 семянки и плодовые чешуи с особи).

В горных районах вместо разных стран в иерархическом комплексе учитывали влияние двух противоположных склонов, а вместо зон — влияние высотных поясов (по 4 пояса на каждом склоне). Структура среднего квадрата для отдельных факторов (компонентов суммарной дисперсии) приводится в табл. 1.

Таблица 1

Степени свободы и структура среднего квадрата E/MQ в схеме дисперсионного анализа высотно-экологического ряда березы пушистой

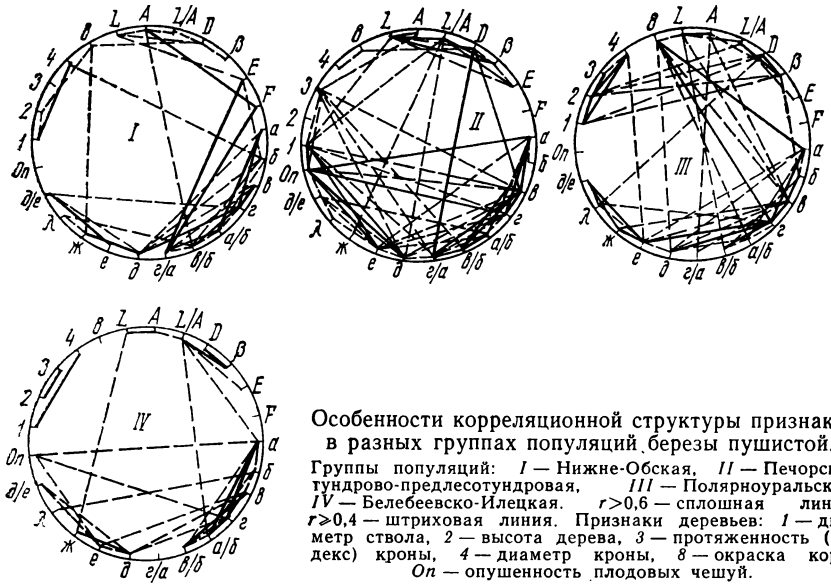
Фактор *	Число степеней свободы	$E/MQ/$
Признаки листьев (ортогональный комплекс)		
A	1	$400\sigma_a^2 + 100\sigma_в^2 + 4\sigma_c^2 + \sigma_e^2$
B	6	$100\sigma_в^2 + 4\sigma_c^2 + \sigma_e^2$
C	192	$4\sigma_c^2 + \sigma_e^2$
E	600	σ_e^2
Признаки семянок и плодовых чешуек (неортогональный комплекс)		
A	1	$290,72\sigma_a^2 + 73,12\sigma_в^2 + 3\sigma_c^2 + \sigma_e^2$
B	6	$72,61\sigma_в^2 + 3\sigma_c^2 + \sigma_e^2$
C	186	$3\sigma_c^2 + \sigma_e^2$
E	388	σ_e^2

* Здесь и далее: A — экспозиция склона; B — высотный пояс; C — индивидуальная изменчивость; E — эндогенная изменчивость.

Дисперсионный анализ выполнен по комплексу следующих признаков.

Признаки листьев: L — длина, А — ширина, L/А — индекс, β — угол основания, Е — оттянутость вершины, D — удаление от основания наиболее широкой части пластинки листа; признаки семянок: а — длина, б — ширина, а/б — индекс орешка, в — ширина семянки, в/б — относительная ширина крыльев, г/а — относительная высота крыльев семянки; признаки плодовых чешуй: д — длина, е — ширина, д/е — индекс чешуи, ж — длина средней лопасти, λ — угол отхождения боковых лопастей (см. рисунок).

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости по листьям в высотном ряду березы пушистой показывают, что по всем признакам, за исключением индекса пластинки листа, основную долю суммарной дисперсии (31,0—85,0 %) составляет эндогенная изменчивость (табл. 2). Далее, по мере снижения вклада в общую дисперсию, следует индивидуальная изменчивость, доля которой составляет от 22 до 44 %. Однако по признакам размеров листьев она равняется только 2 %. Сравнительно велика в суммарной дисперсии также



Особенности корреляционной структуры признаков в разных группах популяций березы пушистой.

Группы популяций: *I* — Нижне-Обская, *II* — Печорская тундрово-предлесотундровая, *III* — Полярноуральская, *IV* — Белебеевско-Илецкая. $r>0{,}6$ — сплошная линия, $r\geqslant 0{,}4$ — штриховая линия. Признаки деревьев: *1* — диаметр ствола, *2* — высота дерева, *3* — протяженность (индекс) кроны, *4* — диаметр кроны, *8* — окраска коры. *Оп* — опушенность плодовых чешуй.

доля межпопуляционной изменчивости, связанной с наличием высотной поясности и составляющей от 9 до 25 %, хотя по признаку *D* она значительно меньше (1 %). Доля дисперсии, обусловленная принадлежностью берез к склонам разной экспозиции, наименьшая и не превышает 5 %.

Структура внутривидовой изменчивости дает общее представление о характере видовой (популяционной) иерархии, степени дифференциации ее отдельных элементов. Так, судя по *F*-критерию Фишера, экспозиция склона не оказывает трансформирующего воздействия на листья и, таким образом, не является дифференцирующим фактором. Напротив, высотная поясность выступает как фактор, заметно влияющий на формирование популяционной структуры вида.

Структура внутривидовой изменчивости в высотном ряду березы пушистой по признакам генеративных органов имеет ряд существенных особенностей. Во-первых, доля влияния различных факторов, за исключением экспозиции склона, на суммарную дисперсию более или менее соизмерима. Во-вторых, основная часть дисперсии приходится на индивидуальную изменчивость, составляющую от 30 до 72 % (в среднем более 50 %). Доля межпопуляционной изменчивости (по сравнению с листьями) также несколько выше.

Для анализа структуры внутривидовой изменчивости признаков листьев и генеративных органов с помощью иерархического дисперсионного анализа в долготном и широтном географическом ряду березы пушистой использовано 1800 листьев и

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости березы пушистой в высотном ряду Северного Урала

Признаки листьев

Фактор	*L*	A	*L*/A	β	E	*D*
A	0,14/5*	0,42/2	0,03/5	0,10/3	0,05/2	1,00/0
B	33,1 (III)**/25	15,3 (III)/11	10,5 (III)/20	5,52 (III)/10	6,33 (III)/9	0,44/1
C	1,14 (I)/2	0,93/2	6,56 (III)/44	4,76 (III)/42	2,34 (III)/22	3,97 (III)/42
E	68	85	31	45	67	57

Признаки семянок

	а	б	а/б	в	в/б	г/а
A	0,03/5	0,11/3	0,03/5	0,29/5	0,16/6	0,04/6
B	7,05 (III)/16	4,09 (III)/10	9,36 (III)/18	10,2 (III)/22	14,6 (III)/26	55,3 (III)/28
C	9,45 (III)/58	14,9 (III)/72	4,14 (III)/39	7,88 (III)/51	41,3 (III)/35	0,64/7
E	21	15	38	22	33	59

Признаки плодовых чешуй

	д	е	ж	λ	д/е
A	0,10/4	0,15/5	0,33/1	0,40/2	0,03/3
B	7,23 (III)/14	13,4 (III)/23	2,52 (I)/5	7,53 (III)/13	3,61 (III)/8
C	4,03 (III)/41	3,13 (III)/30	8,71 (III)/68	2,79 (III)/32	12,4 (III)/70
E	41	42	26	53	19

* Здесь и в других таблицах в числителе — значения *F*, в знаменателе — *G* (%).

** В скобках — значения *F* критерия Фишера, которые существенны на уровнях: 0,05 (I), 0,01 (II) и 0,001 (III).

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости березы пушистой в географическом ряду Урала

Признаки листьев

Фактор	*L*	A	*L*/A	β	E	*D*
A	1,09/0	2,38/1	0,03/0	7,50 (I)/6	1,92/1	9,50 (I)/4
B	12,6 (III)/12	7,23 (III)/6	8,62 (III)/9	3,38 (III)/5	3,88 (III)/6	2,12 (II)/3
C	1,24 (II)/5	0,02/1	1,53 (II)/11	5,20 (III)/46	3,64 (III)/37	4,15 (III)/41
E	83	92	80	43	56	52

Признаки семянок

	а	б	а/б	в	в/б	г/а
A	0,17/3	0,03/3	0,01/2	1,71/1	0,00/0	0,15/0
B	11,3 (III)/25	10,6 (III)/23	8,65 (III)/20	4,13 (III)/9	11,6 (III)/27	2,56 (II)/37
C	5,62 (III)/44	5,51 (III)/44	6,91 (III)/52	5,89 (III)/56	8,50 (III)/52	13,0 (III)/50
E	28	30	26	34	21	13

Признаки плодовых чешуй

	д	е	ж	λ	д/е
A	1,99/1	1,06/0	0,02/0	0,02/0	0,13/2
B	3,04 (II)/7	8,75 (III)/19	32,0 (III)/50	15,0 (III)/26	8,18 (III)/18
C	10,1 (III)/69	4,77 (III)/45	6,03 (III)/31	2,62 (III)/26	4,58 (III)/43
E	23	36	19	48	37

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа структуры внутривидовой изменчивости березы бородавчатой в географическом ряду Урала, %

Признаки листьев

Фактор	*L*	A	*L*/A	β	E	*D*
A	4,67/5	5,95 (I)/4	0,47/1	0,38/2	0,08/1	0,02/1
B	9,39 (III)/8	10,3 (III)/5	23,0 (III)/9	20,2 (III)/18	5,12 (III)/6	2,92 (III)/3
C	1,05 (III)/1	0,61/8	0,52/9	1,26 (III)/5	1,90 (III)/17	2,63 (III)/28
E	86	84	81	75	76	68

Признаки семянок

	а	б	а/б	в	в/б	г/а
A	0,04/4	5,35 (I)/4	0,01/0	1,49/1	0,01/0	0,76/0
B	9,18 (III)/23	2,31 (II)/4	10,1 (III)/23	2,03 (I)/4	4,47 (III)/9	8,59 (III)/13
C	15,0 (III)/60	7,37 (III)/62	6,80 (III)/51	13,5 (III)/77	3,33 (III)/40	1,73 (III)/18
E	13	30	26	18	51	69

Признаки плодовых чешуй

	д	е	ж	λ	д/е
A	1,95/2	3,70/8	0,75/1	1,77/1	1,82/1
B	6,92 (III)/12	9,28 (III)/18	4,18 (III)/9	1,07/0	3,40 (II)/5
C	2,47 (III)/28	4,33 (III)/39	5,93 (III)/56	23,6 (III)/88	4,17 (III)/48
E	58	35	34	12	46

по 1245 семянок и плодовых чешуй, а у березы бородавчатой — соответственно 1400 и 975.

Несмотря на существенные различия пространственной структуры высотного и географического рядов, структура внутривидовой изменчивости, как это видно на примере березы пушистой, в обоих случаях довольно близка (табл. 3). Из таблицы видно, что основная доля дисперсии по признакам листьев, особенно отражающим размеры, приходится на паратипическую вариансу. По признакам формы листьев значительна также и доля внутрипопуляционной изменчивости. Вклад в общую дисперсию межпопуляционной изменчивости сравнительно невелик, но более или менее одинаков для различных признаков.

В отличие от высотного ряда, признаки генеративных органов в географическом ряду, связанном с широтной зональностью, имеют довольно высокую долю дисперсии на межпопуляционном уровне. Принадлежность популяций к разным странам (Предуралье или Зауралье) по признакам генеративных органов (в противоположность некоторым признакам, отражающим форму листьев) существенного влияния на суммарную дисперсию не оказывает.

Общие закономерности формирования структуры внутривидовой изменчивости у двух видов белых берез в общих чертах совпадают, но имеются некоторые существенные особенности. Так, у березы бородавчатой структура внутривидовой изменчивости по разным признакам менее сходна, чем у березы пушистой (табл. 3, 4). Кроме того, у первой сравнительно невысок вклад в суммарную дисперсию фактора *B* (межпопуляционные различия). Этот факт сам по себе свидетельствует о своеобразии формирования межпопуляционной структуры изучаемых видов березы и требует специального рассмотрения.

Общие закономерности формирования популяционной структуры видов были раскрыты в результате последовательного анализа низкогорно-экологического, высотно-экологического и географического рядов популяций путем изучения полиморфизма и характера дифференциации рядов с помощью сравнительно-морфологического (графического) метода в комплексе с однофакторными дисперсионными анализами. В общих чертах, как показано выше, эти закономерности обнаруживаются с помощью иерархического дисперсионного анализа.

Природа дифференциации каждого из отмеченных рядов популяций весьма своеобразна.

Судя по характеру полиморфизма и средним показателям признаков, в фитоценозах, представляющих низкогорный ряд, наибольшая степень различий наблюдается по времени прохождения березами весенних и осенних фенофаз, а также по большинству признаков, характеризующих качество семян и габитус деревьев. Наличие и частота вариаций листьев в отдельных частях ряда зависят одновременно от степени контактирования

фитоценозов и характера экотопа. Так, у березы бородавчатой на Среднем Урале в сосняках зеленомошниковых преобладают округло-угольные вариации листьев, а во влажных еловых типах леса — усеченно-клиновидные. У березы пушистой наибольший полиморфизм листьев наблюдается в оптимальных условиях, а в экстремальных условиях выражены эксцесс и асимметрия в распределении вариаций, позволяющие судить о направлении естественного отбора [12]. В то же время специфика полиморфизма по генеративным органам от характера экотопа зависит незначительно.

Таким образом, дифференциации экологического ряда одинаковой протяженности у березы бородавчатой меньше, чем у березы пушистой. Это обусловлено большей летучестью пыльцы и семян березы бородавчатой, также ее экологическими особенностями, выражающимися в способности образовывать производные типы леса, тогда как береза пушистая образует преимущественно коренные типы леса [7].

В высотном ряду, в отличие от низкогорного, панмиксия затруднена, поскольку смежные высотные пояса резко отличаются по комплексу показателей [4]. Так, в нижних поясах (по сравнению с верхними) цветение идет с большим опережением, что практически исключает переопыление берез из разных высотных поясов. Примечательно, что в высотных рядах Северного и Южного Урала специфические особенности хорологических группировок, характерных для отдельных поясов, наследуются, т. е. групповая изменчивость имеет в данном случае генотипическую основу.

Комплексный анализ экологических рядов у белых берез позволил обнаружить группировки особей, сформировавшиеся по территориальному принципу. Среди них низшими по уровню, «элементарными», являются группировки, приуроченные к конкретным ценозам и экотопам, которые по существу представляют собой ценопопуляции [8, 15]. Групповая изменчивость на уровне ценопопуляций имеет модификационную природу.

В представительных экологических рядах (особенно четко в высотных) выделяются более крупные группировки — популяции (или местные популяции), включающие комплекс территориально единых, близких по основным свойствам ценопопуляций, имеющих общее происхождение, а следовательно, и общий специфичный генофонд. Они более или менее четко различаются по феноструктуре и, как показали испытания в популяционных культурах, некоторые их ценные свойства, например высокая энергия роста и прямизна стволов, наследуются. В условиях равнинной части таежной зоны при сплошном ареале границы популяций размыты, особенно у березы бородавчатой — вида филогенетически сравнительно молодого и «агрессивного».

Хорологическая структура вида в географическом ряду фор-

мируется на разном климатическом фоне и при разнообразной эколого-фитоценотической обстановке. В долготном и широтном географическом рядах белых берез выделяются крупные структурные элементы, приуроченные к природным районам, соответствующим одной, двум и более провинциям.

Характер формирования популяционной структуры на географическом и экологическом уровнях определяется одновременно природой видов и условиями среды. Так, у березы бородавчатой коэффициенты ранговой корреляции [16] признаков плодовых чешуй с климатическими показателями, как правило, не существенны, но по признакам листьев в ряде случаев наблюдается противоположная картина. У этого вида более всего скоррелирована с климатическими показателями, отражающими факторы тепла и влаги, окраска коры (коэффициент корреляции существен в 66 % случаев), а энергия роста и, частично, строение коры (так же, как и у березы пушистой) в большей степени определяются свойствами экотопов.

Своеобразие динамики популяционной структуры в зависимости от природной среды и истории формирования географических рядов проявляется, например, в том, что в Зауралье в отличие от Предуралья северные популяции березы пушистой мало отличаются от таежных и по феноструктуре имеют явное сходство с южными популяциями. Формирование популяционной структуры в условиях Горного Урала происходит в соответствии с орографией, под влиянием высотного фактора, поэтому здесь близкие по структуре популяции могут быть территориально разобщены, а контрастные, напротив, сближены.

Отдельные популяции, составляющие территориально единые комплексы, обнаружили в популяционных культурах сравнительно высокие показатели влияния географического происхождения. Эти комплексы или группы представлены совокупностью близких по типу приспособления популяций. Они, в сущности, представляют собой климатический (на равнине) или эдафоклиматический (в горах) экотип [14] — структурное образование принципиально иного характера, нежели популяция, поскольку связи между отдельными элементами (популяциями) в их пределах ослаблены. В своем максимальном значении группы популяций соответствуют таксономическому критерию «подвид».

В результате комплексного популяционно-экологического и биосистематического исследования видов белых берез в пределах Уральского региона выделены следующие группы популяций (с оценкой таксономического ранга):

B. pubescens — Предуралье: 1) Печорская тундрово-предлесотундровая (subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman), 2) Таежная, 3) Белебеевско-Илецкая (обе относятся к subsp. *pubescens* (Ehrh.) Walters); Горный Урал: 4) Полярноуральская (subsp. *kusmisscheffii* (Sukacz.), 5) Приполярноуральская, 6) Северо- и Южноуральская высокогорная, 7) Среднеуральская низкогор-

ная (все три группы — subsp. *pubescens*), 7а) Подгольцово-горно-тундровоуральская (subsp. *tortuosa*); Зауралье: 9) Нижнеобская северотаежная, 10) Средне- и Южнотаежная, 11) Тобольская предлесо- и лесостепная, 12) Зауральская степная (все четыре группы — subsp. *pubescens*), 13) Тургайская степная (subsp. *kirghisorum* (Sav.-Rycz.).

B. procurva — Горный Урал: 8) Южноуральская низкогорная.

B. pendula — Предуралье: 14) Печорская северотаежная «островная», 15) Печорско-Тиманская среднетаежная (включает популяции так называемой *B. krylovii*, являющейся разновидностью *B. pendula*), 16) Камско-Уфимско-Белебеевская, 17) Самаро-Илецкая степная; Горный Урал: 18) Приполярноуральская (включает популяции *B. krylovii*), 19) Североуральская низкогорная, 20) Средне- и Южноуральская низкогорная, 21) Северо- и Южноуральская высокогорная; Зауралье: 22) Сосьвинская среднетаежная. 23) Тавдино-Туринская южнотаежная, 24) Средне-Тобольская лесостепная (все три включают популяции *B. krylovii*), 25) Тургайско-Зауральская степная.

Группы популяций березы пушистой, равноценные по своему таксономическому значению рангу подвида, существенно отличаются по корреляционной структуре признаков [18] от основного подвида и имеют определенные различия между собой. В частности, для подвидов, локализованных на северном пределе или в горах, в отличие от *B. pubescens* subsp. *pubescens*, распространенного преимущественно в зонах оптимального роста, характерна большая целостность плеяд высших уровней (см. рисунок).

Идентификация популяционной структуры белых берез, в частности определение схемы пространственного размещения групп популяций, представляет научную основу для разработки лесосеменного районирования, создания систем лесной селекции, выделения и сохранения генофонда видов белых берез.

ЛИТЕРАТУРА

1. Береговой В. Е. Исследование полиморфизма как путь познания хорологической структуры вида.— Журн. общ. биологии, 1971, т. 32, № 2, с. 143—151.

2. Вальтер Г. Общая геоботаника/Пер. с нем. М.: Мир, 1982. 264 с.

3. Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Верещагин А. А. Естественно-историческое и популяционное исследование скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) на Северо-Западном Кавказе.— Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, № 4, с. 537—554.

4. Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 48. 270 с.

5. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

6. Ирошников А. И. Структура популяции хвойных пород южной Сибири.— В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяции хвойных пород. Свердловск, 1974, с. 30—35.

7. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесо-

растительные условия и типы лесов Свердловской области. Практическое руководство. Свердловск, 1973. 176 с.

8. Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения.— В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л., 1964, т. 3, с. 63—131.

9. Мамаев С. А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1970. 54 с.

10. Мамаев С. А., Махнев А. К. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров.— В кн.: Фенетика популяций. М., 1982, с. 140—150.

11. Махнев А. К. Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции *Albae* на Урале в связи с широтной зональностью.— В кн.: Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975, с. 15—91.

12. Махнев А. К. Популяционная структура берез секций Albae и Nanae (теоретические и практические аспекты).— Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1982. 49 с.

13. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964, с. 191.

14. Правдин Л. Ф. Внутривидовая систематика и ее значение для селекции. Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965, т. 1, с. 73—76.

15. Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, № 1, с. 141—149.

16. Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Изд-во с.-х. литературы, журн. и плакатов, 1961. 503 с.

17. Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее.— Ботан. журн., 1970, т. 55, № 3, с. 331—345.

18. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1959, № 9, с. 137—141.

19. Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. Л.: ГИЗ, 1926. 272 с.

20. Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособлений животных к изменению среды обитания.— Зоол. журн., 1964, т. 43, № 4, с. 483—487.

21. Ahrens H. Varianzanalyse. Berlin WTB, 1967. 197 S.

22. Huxley J. B. Morphism as a clue in the study of population dynamics.— Proc. Roy. Soc. London. Ser. B., 1956, v. 145, N 920, p. 319—322.

23. Mather W. B. Principles of quantitative genetics.— Minnesota, Burgess Publishing Company, 1964. 152 p.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

В. И. ЮШКОВ

РЕУТИЛИЗАЦИЯ ФОТОАССИМИЛИРОВАННОГО РАДИОУГЛЕРОДА У ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В процессе формирования органов у многолетних растений участвуют фотоассимиляты текущего и предшествующего годов. Известно, что у древесных растений рост новых побегов происходит в значительной степени за счет ассимилятов предыдущего года. Козловский и Уингет [7] выяснили, что за счет хвои второго года жизни у сосны осуществляется рост двух третей нового побега.

Использование ассимилятов более раннего происхождения исследовано недостаточно. Одним из первых касался этого вопроса П. Фальковский [2], изучая методом дефолиации роль хвои разных возрастов в образовании прироста у сосны. Решение данной проблемы без применения изотопов затруднительно. При использовании в опытах радиоуглерода необходимо обратить внимание на следующее явление. Подкормка опытных растений длится очень непродолжительное время — от нескольких минут до нескольких часов, однако радиоуглерод, ассимилированный за этот промежуток времени, полностью из листа никогда не выводится, следы его остаются до конца жизни листа.

У сосны обыкновенной в хвое любого возраста, ассимилировавшей радиоуглерод, до конца жизни остается довольно значительная его часть даже после разовой подкормки [3].

Возраст листа и время подкормки вносят коррективы количественного характера. Транспортные пути, по которым передвигаются меченые по углероду ассимиляты, также остаются «замазанными» радиоуглеродом. Эти факты свидетельствуют о том, что на протяжении всей жизни листа происходят процессы новообразования и обмен атомов углерода в уже сложившихся структурах. В какой-то степени это подтверждается в работе [8] на культурах ткани моркови. Высокая степень реутилизации ассимилированного радиоуглерода показана в [9] на примере пшеницы. В наших опытах [3] были проведены подкормки радиоуглекислотой боковых ветвей сосны обыкновенной в марте и апреле до начала роста побегов, а в сентябре

Таблица 1

Содержание радиоуглерода в деревьях березы пушистой

Орган	Срок уборки растений		
	09.06.76	01.07.77	13.07.78
Содержание ^{14}C в органах, % к содержанию в дереве			
Листья	20,40	4,98	1,26
Кора + древесн. бок. побег	14,49	18,89	15,65
Ствол	17,15	60,68	59,36
Корень	47,95	15,45	23,74
Концентрация ^{14}C, % к исходной в листьях 1975 г. *			
Листья	2,71	0,43	0,06
Ствол	3,20	2,68	1,68
Корень	0,79	0,28	0,20
Сухой вес органов, % к весу всего дерева			
Листья	9,40	12,03	8,82
Кора + древесн. бок. побег	12,07	18,54	15,74
Ствол	49,72	58,76	57,26
Корень	28,81	10,67	18,18
Сухой вес, г			
Все дерево	471,20	1267,3	4021,8

* Концентрации радиоуглерода представлены по максимальным показателям в органе.

существенные количества радиоуглерода были обнаружены в почках.

Для изучения использования фотоассимилированного радиоуглерода в формировании новых органов в августе и сентябре 1975 г. проводилась подкормка ветвей верхней части кроны молодых берез, рябин и осин. Для сравнения были подкормлены деревья лиственницы как хвойного вида с однолетним ассимиляционным аппаратом. Подкормка радиоуглекислотой проводилась по методике П. И. Юшкова [5].

В период глубокого покоя деревьев была проведена по Л. И. Сергееву [1] подкормка радиоуглекислотой березы пушистой ($3{,}7 \times 10^7$ Бк на дерево). Применение высоких доз при подкормке связано с необходимостью избежать сильного разбавления стабильным углеродом ^{12}C в условиях длительного эксперимента. Ранее было установлено, что эти дозы не вызывают видимых повреждений и угнетения ростовых процессов. Через сутки после подкормки концентрация ^{14}C в листьях снизилась до 70,5 %, а через 38 дней составила всего 7,1 % от исходной. Для изучения картины распределения радиоуглерода отдельные деревья выкапывали, разделяли на органы, высушивали при 105° и растирали. Содержание радиоуглерода

Таблица 2

Содержание радиоуглерода в деревьях рябины обыкновенной

Орган	Срок уборки растений		
	09.06.76	22.06.77	06.07.78
Содержание ^{14}C в органах, % к содержанию в дереве			
Листья	38,40	10,21	2,12
Кора + древесн. бок. побег	2,41	21,87	0,70
Плоды	—	1,39	—
Ствол	43,26	48,30	9,76
Корень	15,93	18,24	87,42
Концентрация ^{14}C, % к исходной в листьях 1975 г.			
Листья	2,03	0,24	0,07
Плоды	—	0,21	—
Ствол	1,01	0,16	0,11
Корень	0,12	0,32	1,40
Сухой вес органов, % к весу всего дерева			
Листья	11,88	4,75	17,73
Кора + древесн. бок. побег	9,57	5,51	2,90
Плоды	—	0,70	—
Ствол	41,12	60,97	45,14
Корень	37,43	28,07	34,23
Сухой вес, г			
Все дерево	78,75	205,59	31,41

определяли в навесках по 100 мг с помощью счетчика СБТ-13.

Полученные данные (табл. 1) свидетельствуют о многократном использовании ассимилированного радиоуглерода в процессах новообразования в течение четырех вегетационных периодов. Следует отметить, что у березы, убранной в 1978 г., в листьях ветвей нижнего яруса радиоуглерод не всегда достоверно обнаруживался.

По такой же методике 21 августа 1975 г. были подкормлены деревья рябины обыкновенной. Наблюдения за ними в течение трех лет также не выявили каких-либо видимых повреждений и нарушений ростовых процессов.

У рябины через сутки после подкормки концентрация ^{14}C в листьях снизилась до 56,7 %, а через 36 дней составила 7,0 %. Для проведения анализов растения были выкопаны 9 июня 1976 г., 22 июня 1977 г. и 6 июля 1978 г. Разделка деревьев проводилась по методике, описанной для березы. Полученные данные представлены в табл. 2. На протяжении трех лет после подкормки радиоуглерод в достаточно высоких концентрациях

Таблица 3

Распределение радиоуглерода в боковых побегах рябины обыкновенной (22.06.77)

Орган, ткань	Концентрация ^{14}C, имп. за 100 с в 100 мг	Содержание ^{14}C, % к содержанию в дереве	Вес, % к весу дерева
Подкормленная ^{14}C ветвь			
Листья	898	4,51	1,68
Кора	3655	9,10	0,83
Древесина	2221	6,47	0,97
Плодоножка	1283	0,56	0,15
Плоды	354	0,21	0,19
Неподкормленные ^{14}C ветви			
Листья	558	3,67	2,20
Кора	469	0,53	0,37
Древесина	292	0,46	0,53
Плодоножка	1141	0,43	0,13
Плоды	265	0,19	0,23
Листья	819	1,67	0,68
Кора	721	0,34	0,16
Древесина	752	0,22	0,10
Листья	659	0,34	0,17
Кора	903	3,34	1,24
Древесина	363	1,42	1,31

Таблица 4

Скорость оттока меченых ассимилятов из листьев осины, % к исходной концентрации (подкормка 09.09.75)

Номер дерева	Колич. дней после подкормки					
	1	2	3	4	5	6
1	73,5	52,1	37,6	66,8*	24,3	13,8
2	66,4	55,35	72,6*	26,9	16,2	15,8
3	58,5	35,9	25,2	23,7	15,2	14,4
4	75,5	49,1	25,3	32,0	22,1	15,4
5	66,7	43,0	71,2*	53,9	26,3	18,7
Среднее значение	66,1	47,1	46,4	40,6	20,8	15,6

* Такие повышения концентраций могли быть вызваны повреждениями листа при удалении его половины.

Таблица 5

Содержание ^{14}C в деревьях осины

Орган	Срок уборки растений		
	08.06.76	06.07.76	26.08.76
Содержание радиоуглерода в органах, % к содержанию в дереве			
Листья	30,56	32,19	9,61
Кора + древесн. бок. побег	6,29	18,41	6,17
Ствол	44,02	20,41	8,17
Корень	19,13	28,99	76,05
Концентрация радиоуглерода, % к исходной в листьях 1975 г.			
Листья	9,62	0,45	0,33
Ствол	1,08	0,20	0,05
Корень	1,17	0,30	0,61
Сухой вес органов, % к весу всего дерева			
Листья	15,50	23,47	15,28
Кора + древесн. бок. побег	18,58	26,18	17,69
Ствол	40,38	33,64	38,85
Корень	25,54	16,70	28,18
Сухой вес, г			
Все дерево	160,5	57,9	680,2

обнаруживался во всех органах, независимо от их положения относительно подкормленной ветви.

В течение всего периода наблюдений перераспределение радиоуглерода происходило неоднократно, и он содержался в достаточно высоких концентрациях во всех боковых побегах, независимо от их положения относительно подкормленной ветви (табл. 3). Следует отметить, что плоды являются активными потребителями ассимилятов и у рябины радиоуглерод может поступать в них из довольно отдаленных ветвей. У рябины сухой вес значительно меньше, чем у березы, и содержание ^{14}C в листьях всех ветвей определяется достоверно, что можно объяснить меньшей степенью разбавления радиоактивного углерода ассимилятами со стабильным изотопом ^{12}C (см. табл. 1, 2).

Осенью были подкормлены вершины пяти деревьев осины. Сразу после окончания подкормки у листьев отрезали по половине листа и фиксировали в парах кипящего спирта для определения исходной концентрации. Оставшиеся половины срезали через 1—6 дней для определения скорости использования ассимилированного радиоуглерода. Для изучения картины распределения ^{14}C растения были убраны в июне, июле и августе 1976 г. Результаты представлены в таблицах 4, 5.

Полученные результаты свидетельствуют о высокой мобиль-

Таблица 6

Содержание радиоуглерода в органах лиственницы сибирской, % к содержанию в дереве (А); концентрация ^{14}C, % к исходной в хвое 1975 г. (Б); сухой вес органов, % к весу всего дерева (В)

Орган	Срок уборки дерева								
	09.06.76			22.06.77			06.06.78		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
Подкормленная вершина									
Хвоя ствола . . .	0,31	3,26	0,10	—	—	—	—	—	—
Ствол	19,74	5,76	3,40	34,76	8,28	1,89	48,87	5,98	2,59
Хвоя бок. побега	3,58	6,73	0,52	—	—	—	0,04	0,11	0,12
Бок. побег	20,70	6,85	3,00	27,60	8,05	1,36	0,04	0,24	0,07
Неподкормленная часть									
Хвоя ствола . . .	0,03	0,70	0,04	0,03	0,05	0,24	0,02	0,01	0,81
Кора	20,18	1,76	11,37	11,23	0,29	14,65	15,38	0,36	13,32
Древесина ствола	5,47	0,28	19,18	7,35	0,12	24,40	14,67	0,16	28,29
Хвоя бок. побега	13,58	0,59	23,02	2,74	0,04	27,88	0,59	0,01	18,47
Бок. побег	3,43	0,14	24,77	1,47	0,04	16,38	1,88	0,02	27,77
Корень	12,98	0,88	14,60	14,82	0,45	13,20	18,51	0,68	8,56

ности ассимилированного радиоуглерода и у деревьев осины. Продолжительность лаг-периода и скорость оттока ассимилятов из подкормленных $^{14}CO_2$ листьев существенно не отличаются от этих показателей у березы и рябины.

Для сравнения лиственных пород с хвойными по характеру использования меченых по углероду фотоассимилятов 21 августа 1975 г. была проведена подкормка $^{14}CO_2$ вершин лиственниц. Чтобы снизить эффект разбавления стабильным изотопом ^{12}C, количество радиоуглерода было увеличено до $5{,}92 \times 10^7$ Бк на одно дерево. Однако на следующий год после подкормки выяснилось, что эта доза вызвала гибель побегов, находившихся в камере с $^{14}CO_2$. Хвоя достигла длины 3—4 мм, пожелтела и высохла, побеги к концу вегетационного периода высохли, только у одного дерева сохранилась одна живая ветвь в подкормленной части кроны. Ниже границы подкормки каких-либо видимых повреждений не было, боковые побеги развивались нормально, произошла замена отмершей вершины.

Через сутки после подкормки концентрация ^{14}C снизилась до 80 % от исходной, а через 38 дней составила 9,4 %. Полученные результаты (табл. 6) свидетельствуют о том, что ассимилированный радиоуглерод в течение нескольких лет активно используется в процессах новообразования. По характеру распределения радиоуглерода в органах лиственница не отличается от березы, рябины и осины. Хотя использованные дозы радио-

углерода и вызвали повреждение подкормленных побегов лиственницы и их отмирание, однако основная часть деревьев, не находившаяся непосредственно в камере с радиоуглекислотой, развивалась в дальнейшем нормально, и уже к концу вегетационного периода 1976 г. произошла замена отмершей части вершины боковой ветвью. Это свидетельствует о том, что повреждение не оказало существенного воздействия на характер использования ассимилированного радиоуглерода.

У хвойных деревьев с многолетней хвоей, в частности у сосны обыкновенной, не происходит оттока меченых ассимилятов из одной ветви в другую даже в пределах одной мутовки [3, 6]. У березы пушистой радиоуглерод в небольших концентрациях обнаруживается в боковых ветвях, находившихся во время подкормки вне камеры с радиоуглекислотой [4], что свидетельствует о перераспределении ассимилированного ^{14}C между побегами в течение вегетационного периода.

27 июня 1977 г., в период роста побегов, были подкормлены два дерева черемухи обыкновенной. Одно из них росло в условиях хронического затенения (дерево 1), суммарное содержание хлорофиллов в его листьях было в два раза больше, чем у незатененного (дерево 2) — 9,5 и 4,7 мг/г сухого вещества соответственно. В период подкормки радиоуглекислотой затенение было убрано, концентрация ^{14}C в листьях сразу после окончания подкормки у затененной черемухи была в 3,7 раза выше, чем у незатененной.

Отток из листьев незатененной чермухи в первые восемь дней после подкормки происходил более быстрыми темпами, что, вероятно, связано со значительно более низкой исходной концентрацией ^{14}C в листьях этого дерева. Скорость оттока ассимилятов из листьев черемухи обыкновенной была следующей, % к исходной концентрации:

Дерево	Колич. дней после подкормки							
	1	2	3	5	8	12	29	49
1	68,8	39,29	32,3	36,7	21,1	6,9	8,6	5,9
2	42,7	15,3	12,8	10,7	7,0	5,6	3,9	3,5

Полученные данные также свидетельствуют о поступлении ^{14}C из подкормленных $^{14}CO_2$ ветвей в боковые неподкормленные, причем концентрация радиоуглерода в листьях и скелетной части этих побегов довольно высока (табл. 7).

При выкапывании корневую систему не удалось извлечь полностью, поэтому расчет проведен для надземной части. Концентрация ^{14}C в корнях составила 5747 и 1712 импульса за 100 с на 100 мг сухого вещества.

12 июля 1977 г., в период скрытого роста, были подкормлены $^{14}CO_2$ ветви верхней части кроны тополя обыкновенного, затем подкормку этих же ветвей проводили 13, 14, 15 и 16

Таблица 7

Содержание ^{14}C в органах и тканях черемухи обыкновенной, % к содержанию в дереве (А); концентрация ^{14}C, имп. за 100 с в 100 мг сухого вещества (Б); сухой вес органов, % к весу всего дерева (В)

Орган, ткань	Дерево 1			Дерево 2		
	А	Б	В	А	Б	В
Боковые побеги подкормленные						
Листья	7,27	10 748	4,10	4,28	969	9,42
Кора + древесина	15,70	22 939	4,15	14,13	3549	8,49
Боковые побеги неподкормленные						
Листья	1,78	654	16,50	0,50	307	3,48
Кора + древесина	1,24	351	21,50	0,21	398	1,11
Подкормленная часть ствола						
Листья	2,97	17 170	1,05	5,77	1689	7,29
Кора	12,09	34 915	2,10	12,67	4147	6,52
Древесина	15,98	28 088	3,44	16,15	3596	9,57
Неподкормленная часть ствола						
Листья	0,05	276	1,06	0,11	85	2,84
Кора	12,14	5516	13,32	19,61	2808	14,90
Древесина	30,77	5583	32,78	26,57	1558	36,38

Таблица 8

Содержание ^{14}C в органах тополя обыкновенного, % к содержанию в дереве (А); концентрация ^{14}C, имп. за 100 с (Б); сухой вес органов, % к весу надземной части дерева (В)

Орган, ткань	А	Б	В
Подкормленная часть			
Листья	23,16	10 217	1,00
Кора + древесина бок. побегов	19,88	8615	1,03
Неподкормленная часть			
Листья	0,60	143	2,40
Кора + древесина бок. побегов	1,26	47	15,69
Ствол	55,00	305	79,88

июля. Перед подкормкой и сразу после ее окончания из листьев брали высечки и определяли содержание ^{14}C. Многократная подкормка $^{14}CO_2$ в разные сроки влияла на темпы оттока ^{14}C-ассимилятов из листьев тополя следующим образом:

	12.06	13.06	14.06	15.06	16.06	17.06
Концентрация, имп. за 100 с на 100 мг навески						
до подкормки .	0	7448	9077	11 224	13 325	15 443
после подкормки	16 587	18 399	26 741	18 733	24 172	—
Отток, % к предшествующей концентрации	—	44,9	49,3	41,6	71,1	63,9

22 июля все подкормленные побеги были срезаны, а 31 августа тополь выкопали. Значительная часть листьев к этому времени уже опала. Результаты приведены в табл. 8. Выкопать корень полностью и в данном случае не удалось, поэтому расчет произведен для надземной части. Концентрация ^{14}C в корне составила 214 имп. за 100 с, вес надземной части 1777 г.

Опыт с многократной подкормкой показывает, что по крайней мере в первые дни темпы оттока ^{14}C-ассимилятов существенно не меняются и остаются высокими, они снижаются на четвертый-пятый день подкормок. За 10 дней после начала подкормки более половины ассимилированного радиоуглерода переходит из подкормленных ветвей в ствол, корни и неподкормленные боковые побеги.

Обобщая полученные результаты, можно сделать следующие выводы.

1. Радиоуглерод, фотоассимилированный листьями березы пушистой, рябины обыкновенной, осины и лиственницы, в течение нескольких лет многократно используется для образования новых органов. Это перераспределение ^{14}C, вероятно, осуществляется преимущественно через корневую систему.

2. У лиственных деревьев (береза пушистая, черемуха обыкновенная и тополь обыкновенный) радиоуглерод из подкормленных ветвей в течение одного вегетационного периода поступает не только в ствол, корень, но и в боковые неподкормленные $^{14}CO_2$ побеги, что свидетельствует о высокой мобильности ^{14}C-ассимилятов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость растений. Уфа, 1961. 224 с.

2. Фальковский П. Роль хвои разного возраста в образовании прироста у сосны.— Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть, 1928, № 5—6, с. 63—65.

3. Юшков В. И. Некоторые особенности распределения ассимилированного углерода-14 у сосны.— В кн.: Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале. Свердловск, 1976, с. 41—53.

4. Юшков В. И., Юшков П. И. Отток из фотосинтезирующих органов и распределение ^{14}C-ассимилятов у молодых деревьев сосны обыкновенной и березы пушистой.— В кн.: Биогеоценологические исследования на Урале. Свердловск, 1982, с. 76—98.

5. Юшков П. И. О постфотосинтетическом распределении радиоуглерода в сосне обыкновенной.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 35, с. 77—84.

6. Юшков П. И. Об углеродном питании молодых сосен.— В кн.: Физиология и экология древесных растений. Свердловск, 1965, с. 25—32.

7. Kozlowski T., Winget C. H. The role of reserves in leaves, branches, stems and roots on shoot growth of red pine.— Amer. J. Bot., 1964, v. 51, N 5.

8. Steward F. C., Bidwell R. G. S. Storage pools and turnover systems in growing and non-growing cells: experiments with ^{14}C-sucrose, ^{41}C-glutamine, and ^{14}C-asparagine.— J. Exp. Bot., 1966, v. 17, N 53, p. 726—741.

9. Zeller A., Roth K., Oberländer H. E. Über den Verbleib von ^{14}C bei der Entwicklung von Weizen aus ^{14}C-markiertem Saatgut.— Naturwissenschaften, 1967, Bd 54, N 2, S. 45.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

С. А. МАМАЕВ, В. А. ТАРЕНКОВ

ФЕНОРИТМИКА И ЗИМОСТОЙКОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Приспособление вида к новым условиям существования во многом зависит, как отмечают разные исследователи [2, 4, 5, 8], от соответствия его годичного ритма развития сезонным колебаниям экологических факторов.

Фенологические наблюдения дают представление о степени соответствия ритма развития древесных растений особенностям климата. В связи с этим были изучены сроки прохождения фенофаз 210 видов деревьев, кустарников и лиан в возрасте от 10 до 30 лет, произрастающих в дендрарии НИИСХ Юго-Востока в г. Саратове. Большинство растений выращено Н. И. Ивченко из семян и, частично, из саженцев, полученных из ботанических садов и других организаций.

Наблюдения за прохождением фенофаз у растений проводили раз в неделю по методике ГБС АН СССР [7]. Зимостойкость оценивали по семибалльной шкале П. И. Лапина и С. В. Сидневой [5] и по методу Л. И. Сергеева и др. [8]. Результаты наблюдений обрабатывались по методике Г. Н. Зайцева [3].

За начало вегетации была принята дата наступления фазы набухания почек (чешуи разошлись, обнаружив более светлую окраску). За окончание вегетации, согласно методике, принималась фаза массового листопада, т. е. время, когда с растения опало не менее 50 % листьев. Виды, вегетация которых начиналась до 17 апреля, считались рано начинающими, а после 17 апреля — поздно начинающими. Эта дата соответствует середине периода между самым ранним и самым поздним сроками начала вегетации за годы наблюдений. К рано кончающим относились виды, оканчивающие вегетацию до 12 октября. Эта дата соответствует середине периода между самым ранним и самым поздним сроками окончания вегетации.

Продолжительность вегетационного периода в Саратове составляет 185 дней, она определяется количеством дней между датами наступления и окончания среднесуточных температур выше +5 °С, т. е. 16 апреля и 16 октября [1].

По срокам начала и окончания вегетации мы разделили все наблюдаемые растения на следующие четыре группы: 1) рано начинающие и рано кончающие (РР); 2) рано начинающие и поздно кончающие (РП); 3) поздно начинающие и рано кончающие (ПР); 4) поздно начинающие и поздно кончающие (ПП). Условные обозначения для выделения групп приняты по С. Н. Макарову [6]. Среди наблюдаемых древесных растений наибольшее число видов относится к рано начинающим и поздно оканчивающим вегетацию (74 вида, или 39,1 %).

Распределение листопадных видов древесных растений по срокам начала и окончания их вегетации в Саратовской области следующее:

	Окончание вегетации раннее	Окончание вегетации позднее	Общее колич. видов
Начало вегетации			
раннее	48/25,4*	74/39,1	122
позднее	30/15,9	37/19,6	67
Итого	78	111	189

* Здесь и в табл. 2, 3, 4 в числителе — количество видов, в знаменателе — то же в процентах от общего числа.

Хвойные и вечнозеленые лиственные растения (изучен 21 вид) не распределялись на группы, поскольку принятая нами за окончание вегетации фаза массового листопада у них отсутствует.

Продолжительность вегетации наблюдаемых видов колеблется от 151 до 201 дня. У растений группы РП она наибольшая (190 дней) и приближается к продолжительности вегетационного периода региона. Вегетация растений остальных групп (РР, ПР и ПП) намного короче вегетационного периода, особенно это заметно у группы ПР (165 дней).

Начало вегетации у растений всех групп, в том числе и у рано начинающих, происходит позднее наступления среднесуточных температур выше 5 °С. Окончание вегетации только у групп РР и ПР опережает дату перехода положительных температур через 5 °С, а у групп РП и ПП наступает одновременно с ней или с некоторым опозданием.

Необходимо отметить, что из 30 видов группы ПР у шести (*Amorpha fruticosa*, *Catalpa bignonioides*, *C. bungei*, *C. sreciosa*, *Phellodendron amurense*, *Vitis amurensis*) раннее окончание вегетации в основном связано с ранними осенними заморозками. Отрицательные температуры в середине сентября вызывают прекращение затянувшегося роста, листья обмерзают и опадают неокрашенными или бурыми, иногда повреждаются и неодревесневшие побеги. Остальные растения этой группы оканчивают вегетацию рано, что естественно для них и не связано с наступлением заморозков.

Таблица 1

Средние сроки наступления фенофаз у некоторых видов древесных растений (1965—1979 гг.)

Растение	Набухание почек	Начало цветения	Конец цветения	Конец плодоношения	Пожелтение листьев	Конец листопада	Группа зимостойкости
			Группа РР				
Acer platanoides	8.IV±4	3.V±3	18.V±5	23.IX±4	28.IX±4	10.X±7	I
Aesculus hippocastanum	16.IV±3	11.V±5	4.VI±4	25.X±8	3.X±5	14.X±6	I
Crataegus monogina . . .	14.IV±5	20.V±3	5.VI±3	25.IX±3	11.X±4	13.X±6	I
Padus racemosa	8.IV±5	3.V±3	18.V±3	18.VII±4	28.IX±3	4.X±4	I
			Группа РП				
Acer campestre	12.IV±4	12.V±4	23.V±3	26.IX±7	11.X±2	21.X±5	I (II)
Acer pseudoplatanus . . .	10.IV±5	6.V±6	21.V±6	21.IX±7	17.X±6	19.X±7	II (V)
Elaeagnus angustifolia	15.IV±4	2.VI±6	25.VI±5	30.IX±9	26.X±8	30.X±9	III
Syringa vulgaris	5.IV±4	14.V±4	1.VI±6	20.VIII±7	15.X±5	18.X±4	I
			Группа ПР				
Juglans nigra	20.IV±5	25.V±3	30.V±4	27.IX±5	28.IX±5	1.X±4	II
Quercus robur	19.IV±4	18.V±4	25.V±4	27.IX±6	7.X±7	11.X±7	I
Tilia cordata	17.IV±3	18.VI±3	30.VI±4	9.IX±6	3.X±5	7.X±6	I
Tilia platyphyllos . . .	17.IV±4	20.VI±4	29.VI±3	12.IX±3	3.X±4	9.X±5	I
			Группа ПП				
Colutea arborescens . . .	26.IV±5	23.V±4	29.VII±6	25.IX±7	17.X±5	18.X±7	VI
Juglans regia	28.IV±5	28.V±5	1.VI±6	27.IX±6	8.X±9	18.X±8	III
Prunus divaricata	17.IV±3	3.V±4	18.V±5	28.VIII±7	18.X±8	21.X±7	II
Robinia pseudoacacia	28.IV±5	29.V±4	10.VI±5	30.IX±4	17.X±5	18.X±8	III (IV)

Растения из группы РР своевременно заканчивают рост, побеги их хорошо одревесневают, листья окрашиваются и сбрасываются до наступления сильных заморозков.

По продолжительности вегетации местные древесные растения распределились на три феногруппы — РР, РП, ПР. Виды с поздним началом и поздним окончанием вегетации не были обнаружены.

Группам с определенным ритмом вегетативных фаз присущи и свои особенности ритма генеративного развития. Оба типа ритмов, как и следовало ожидать, в значительной степени синхронны. Для групп, отличающихся ранним началом общего развития, типичны и наиболее ранние сроки начала цветения. И наоборот, для групп с поздним началом вегетации характерно более позднее начало цветения (табл. 1). То же самое можно сказать и о сроках его окончания.

Наибольший процент цветущих и плодоносящих видов сосредоточен в фенологических группах РР и ПР, т. е. у растений, рано завершающих жизненный цикл, а наименьший — в группе ПП. Если в двух первых группах доля плодоносящих превышает 96 %, то в группе ПП она значительно меньше (86,5 %). Группа РП по этому показателю заняла промежуточное положение (табл. 2).

Отсутствие цветения и плодоношения у растений в группе РР объясняется в основном их молодым возрастом, тогда как в группах РП, ПР и особенно ПП оно связано с сильным обмерзанием кроны или повреждением бутонов, цветков, завязей и плодов поздними весенними и ранними осенними морозами.

Из данных табл. 3 видно, что среди кустарников несколько выше доля растений, не вступивших в генеративную фазу. Это объясняется тем, что некоторые виды деревьев в новых условиях среды приобрели кустовидную форму в результате несоответствия их жизненного ритма развития климатическому ритму (*Ailanthus altissima*, *Carya pecan*, *Castanea sativa*, *Celtis caucasica*, *Cydonia oblonga*, *Mespilus germanica* и др.).

Примечательно, что многие древесные интродуценты (орехи грецкий и черный, акация белая, каштан конский обыкновенный, черемухи, яблони, сосны, ели и др.) вступают в период плодоношения в Поволжье значительно раньше, чем в местах их природного обитания. Это объясняется специфическими условиями Юго-Востока. Обилие солнечной радиации, значительная сумма тепла в вегетационный период, сухость воздуха и почвы интенсифицируют биологические процессы, определяющие ускоренное прохождение возрастных этапов.

Важнейшее качество различных по типу вегетации групп — зимостойкость, которая, как было отмечено выше, во многом определяется ритмом развития растений. В каждой фенологической группе насчитывается разное число видов с той или иной зимостойкостью (табл. 4).

Таблица 2

Распределение плодоносящих, цветущих и нецветущих видов в фенологических группах

Феногруппа	Общее колич. видов	Плодоносящие	Цветущие	Не цветущие
РР	48	47/97,9	—	1/2,1
РП	74	68/91,9	—	6/8,1
ПР	30	29/96,7	—	1/3,3
ПП	37	32/86,5	1/2,7	4/10,8
Всего . . .	189	176/93,2	1/0,5	12/6,3

Таблица 3

Распределение плодоносящих, цветущих и не цветущих видов по жизненным формам

Жизненная форма	Общее колич. видов	Плодоносящие	Цветущие	Не цветущие
Деревья	74	70/94,6	—	4/5,4
Деревья или кустарники	16	16/100	—	—
Лианы	6	6/100	—	—
Кустарники	93	84/90,3	1/1,1	8/8,6
Всего	189	176/93,2	1/0,5	12/6,3

Таблица 4

Распределение видов растений с различной степенью зимостойкости в фенологических группах

Феногруппа	Общее колич. видов	Не обмерзающие	Обмерзают		
			слабо (гр. II—III)	средне (гр. IV—V)	сильно (гр. VI—VII)
РР	48	47/97,9	1/2,1	—	—
РП	74	31/41,9	38/51,3	4/5,4	1/1,4
ПР	30	22/73,3	8/26,7	—	—
ПП	37	—	28/75,7	5/13,5	4/10,8
Всего . . .	189	100/52,9	75/39,7	9/4,8	5/2,6

Самое большое количество устойчивых видов (98 %) оказалось в группе РР. Здесь только у одного вида (*Acer saccharinum*) отмечено слабое подмерзание. Количество вполне зимостойких видов весьма значительно также в группе ПР, но заметно снижается в группах РП и особенно ПП, в которой все виды повреждаются заморозками. В группе ПР нет растений, которые бы подмерзали достаточно сильно, но есть много слабо подмерзающих. Лишь некоторые виды этой группы в отдельные годы не успевают закончить вегетацию до наступления заморозков и иногда могут сильно повреждаться (виды катальпы, аморфы, винограда).

Вполне зимостойких видов в группе РП около 40 %, половина видов слабо повреждается, а некоторые вообще малозимостойки. В группе ПП не обмерзающих видов нет. Растения, вымерзающие до корневой шейки, составляют в этой группе 10,8 %. Все остальные также повреждаются, хотя и в различной степени.

Следовательно, для условий Нижнего Поволжья наиболее перспективны с точки зрения зимостойкости деревья и кустарники с ранним окончанием вегетации и мало перспективны — имеющие позднее начало и окончание.

В большинстве случаев для зимостойких растений характерен более короткий период вегетации. Однако по продолжительности вегетационного периода далеко не всегда можно судить о степени зимостойкости вида. Например, в группе РП с наиболее растянутым периодом вегетации имеются как зимостойкие, так и недостаточно зимостойкие растения.

О зимостойкости растений можно судить по началу осенней окраски листьев и листопаду. Раннее появление осенней окраски и ранний листопад всегда характерны для более зимостойких пород (боярышники алтайский и круглолистный, ирга ольхолистная, карагана древовидная, каштан конский обыкновенный, клен остролистный, липа маньчжурская, черемуха обыкновенная, яблоня ягодная и др.). У многих незимостойких древесных пород (акация белая, алыча, бирючина обыкновенная, лох узколистный, клен явор, кизил мужской, айва обыкновенная, черемуха магалепка, мушмула германская, пузырники восточный и древовидный, скумпия и др.) в условиях Нижнего Поволжья осеннего окрашивания и естественного листопада часто не бывает. Листья у них повреждаются осенними заморозками и опадают без изменения окраски или буреют.

Таким образом, зимостойкие местные и интродуцированные виды имеют сравнительно короткий период вегетации и в более ранние сроки начинают подготовку к зимним условиям. Ритм их развития соответствует сезонным изменениям погодно-климатических показателей района, где они произрастают в данный момент. Растения с иным ритмом развития характеризуются меньшей устойчивостью к местным условиям.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас Саратовской области. М., 1973. 30 с.

2. Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 203 с.

3. Зайцев Г. Н. Краткое пособие по математической обработке данных фенологических наблюдений. М.: Наука, 1972. 7 с.

4. Коновалов И. Н. О физиологии морозоустойчивости интродуцируемых древесных растений.— В кн.: Успехи интродукции растений. М., 1973, с. 257—266.

5. Лапин П. И., Сиднева С. В. Определение перспективности растений для интродукции по данным фенологии.— Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1968, вып. 69. с. 14—21.

6. Макаров С. Н. Биологические формы черешчатого дуба в Останкинской дубраве.— Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1952, вып. 13, с. 53—55.

7. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М., 1972. 19 с.

8. Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.: БФАН СССР, 1961. 220 с.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

Ю. А. ТЕРЕШИН

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Вопрос о продолжительности жизни хвои древесных растений давно привлекает внимание ученых. Этот признак у разных видов варьирует от одного года (лиственница) до 12—15 и более лет (ель) и, по мнению Л. Ф. Правдина [10], имеет важное диагностическое значение в систематике хвойных.

Продолжительность жизни хвои различна в пределах одного вида и зависит от географической точки произрастания. Считают, что долголетие хвои увеличивается к северу и к востоку [7]. Хвоя сосны обыкновенной в кокчетавских борах Западного Казахстана в условиях резко континентального климата не опадает в течение пяти — шести лет [5]. Средний возраст хвои у сосны, растущей в Архангельской области, достигает шести лет [1] (то есть почти в два раза больше, чем в средних областях СССР). В горных лесах Забайкалья хвоя сосны живет семь-девять лет [7], на Кольском полуострове — семь лет [9].

Имеется много данных об изменении этого признака в зависимости от условий местообитания дерева. Так, при меньшей густоте древостоя период жизни хвои короче. В этих условиях создается более благоприятный световой режим, поэтому хвоя работает продуктивнее, чем в густом древостое, быстрее стареет и отмирает. Состав древостоя также влияет на продолжительность ее жизни. Хвоя в чистых сосняках на Урале живет дольше, чем в сосняках, смешанных с березой [8]. Уменьшение срока жизни хвои сосны в подобных условиях отмечено и в Северном Казахстане [11].

Многие факты говорят о том, что продолжительность жизни хвои увеличивается с ухудшением лесорастительных условий [3, 6], когда снижается интенсивность фотосинтеза [4]. Эти данные позволяют сделать вывод, что активизация фотосинтетической деятельности ведет к сокращению длительности жизни хвои.

Приведенные сведения получены в основном при одноразовых обследованиях. Материалы же по изменению длительно-

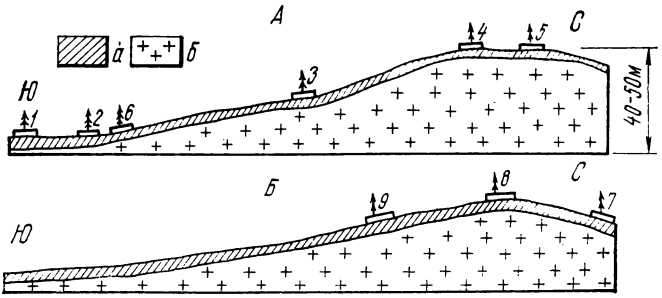


Рис. 1. Профиль экологического ряда западной (*А*) и восточной (*Б*) сторон. *а* — почвенный покров; *б* — подстилающая порода. *1—9* — пробные площади.

сти жизни хвои во времени практически отсутствуют. Имеются лишь данные [6] об увеличении долголетия хвои у ели Шренка с ее возрастом.

В 1972 г. были начаты многолетние исследования динамики длительности жизни хвои сосны обыкновенной на большом числе постоянных пробных площадей в условиях Среднего и Южного Урала. В настоящей работе приведены результаты изучения в 1972—1980 гг. продолжительности жизни ассимиляционного аппарата подроста сосны на девяти пробных площадях экологического ряда (рис. 1), заложенного в Уральском учебно-опытном лесхозе Уральского лесотехнического института.

Территория лесхоза располагается в пониженной части Среднего Урала и может быть отнесена к подзоне южной тайги лесной зоны. В лесхозе произрастают широко распространенные типы леса, встречающиеся в южно-таежной подзоне Урала. Основную лесопокрытую площадь занимают сосновые леса (от 70 до 73 %).

Пробные площади с подростом под пологом материнского древостоя находились на границе леса и просеки, вырубленной под высоковольтную линию в направлении с севера на юг. На южном склоне экологического ряда размещены площади 1, 2, 3, 6, 9; на вершине холма — 4, 5, 8; на северном склоне — 7. В табл. 1 приведена краткая характеристика пробных площадей. Площади, расположенные в нижней части экологического ряда, имели более мощные, плодородные и влажные почвы, что особенно сказывалось на диаметре деревьев материнского полога.

Западную часть экологического ряда составляли пробные площади 1, 2, 3, 4, 5 и 6, восточную — 7, 8 и 9. Пробная площадь 6 находилась на некотором отдалении от опушки леса. В утренние часы лучше освещались площади западной стороны — 1, 2, 3, 4 и 5, а в послеполуденные — восточной — 7, 8 и 9 (рис. 2).

Таблица 1

Характеристика пробных площадей экологического ряда

Номер пробной площади	Мощность почвенного покрова, см	Тип лесорастительных условий	Величина деревьев материнского полога	
			высота, м	диаметр, см
1	70—75	Свежий, периодически влажный	19,0	32,6
2	55—60	Промежуточный от сухого к свежему	21,7	34,2
3	30—35	Периодически сухой	18,6	31,3
4	20—25	»	21,7	27,7
5	25—30	»	21,3	25,6
6	30—35	Промежуточный от сухого к свежему	21,9	29,6
7	45—50	Свежий	—	—
8	40—45	Периодически сухой	—	—
9	35—40	»	—	—

Примечание. На площадях 1 и 7 типы сосняка — травяной и черничниковый соответственно, на остальных площадях — ягодниковый.

Под постоянным наблюдением в течение девяти лет на всех площадях находилось около 500 экземпляров подроста, которые были этикетированы, а их места произрастания закартированы. Продолжительность жизни хвои определялась на центральном осевом побеге (верхушка стволика) методом А. Звиргзда [2].

Продолжительность жизни хвои заметно изменялась год от году на площадях экологического ряда (табл. 2 и рис. 3). Так, в 1972 г. наблюдались незначительные различия в продолжительности жизни хвои между западной и восточной сторонами экологического ряда. В 1973 г. различия эти увеличились, что объясняется спецификой светового режима площадок западной (1, 2, 3, 4, 5) и восточной (7, 8, 9) сторон ряда. На западной стороне — более открытые солнцу площадки, освещаемые утренним и полуденным солнцем; восточные площадки освещены крайне недостаточно, особенно утром, но лучше освещаются послеполуденным солнцем. Деревья восточной стороны ряда в большинстве своем искривлены, имеют тонкие стволики, побеги сильно повреждены вьюном-смолевщиком; хвоя на многих деревьях начинает желтеть, деревья засыхают и гибнут. Площадки левой стороны ряда 1, 2 и 3, находящиеся в лучших условиях произрастания (хорошая освещенность, южный склон холма, невелико влияние материнского полога, удобный водный режим), имеют наибольшую продолжительность жизни хвои. Для площадки 1, находящейся в условиях переувлажнения,

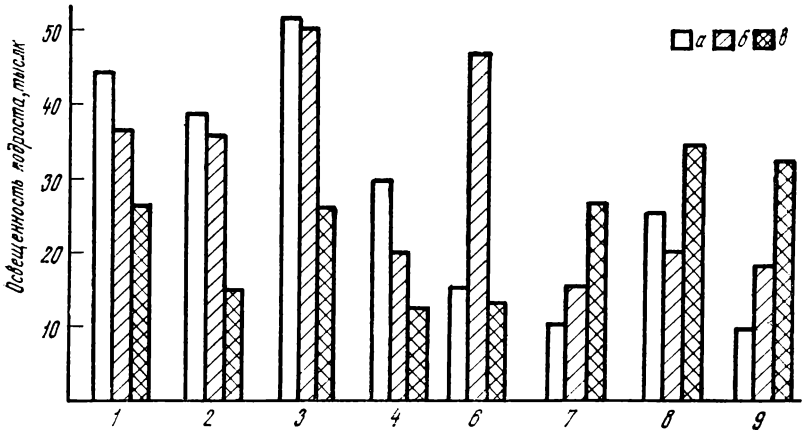


Рис. 2. Освещенность подроста на пробных площадях экологического ряда в июле — августе 1975 г.

Время дня: *а* — с 9 до 11, *б* — с 12 до 14, *в* — с 15 до 17 ч. *1—9* — то же, что на рис. 1.

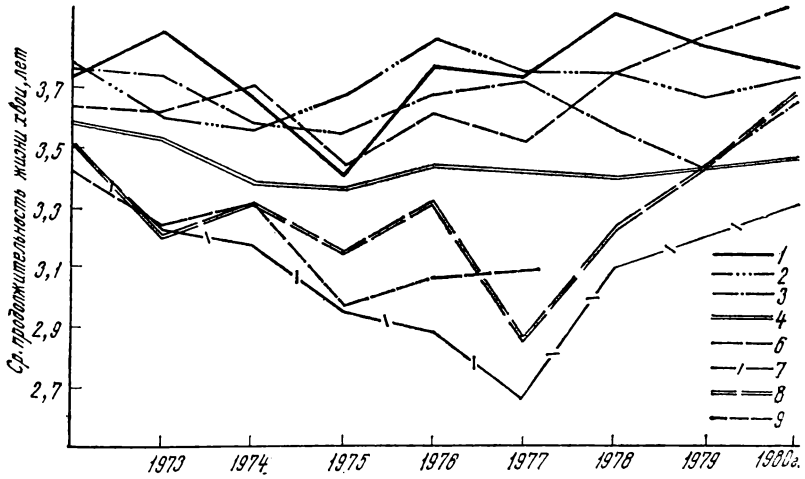


Рис. 3. Средняя продолжительность жизни хвои подроста на пробных площадях экологического ряда (*1—5* и *6—9* — пробные площади).

Таблица 2

Возрастная структура хвои сосны обыкновенной на площадках экологического ряда, % хвои от ее первоначального количества

Номер площадки	Год исследования	Возраст хвои, лет							Средняя продолжительность жизни хвои, лет
		1	2	3	4	5	6	7	
1	1972	100,0	97,4	93,6	72,9	10,2	0,3	—	3,74
	1973	99,5	94,9	88,9	74,4	30,0	1,1	—	3,89
	1974	100,0	93,0	80,7	61,1	28,1	3,1	—	3,66
	1975	100,0	97,2	83,9	50,4	9,2	0,5	—	3,41
	1976	100,0	99,1	91,1	66,4	20,2	0,3	—	3,77
	1977	99,9	97,9	90,9	62,1	21,5	1,6	—	3,74
	1978	99,7	99,2	93,5	71,1	28,0	3,0	0,3	3,95
	1979	100,0	97,3	93,0	66,7	23,5	3,2	—	3,84
	1980	99,7	96,3	86,5	69,0	24,0	1,9	—	3,77
	В среднем	99,9	96,9	89,1	66,0	21,6	1,7	—	3,75
2	1972	90,9	97,3	85,7	67,4	25,6	1,9	0,1	3,79
	1973	100,0	97,0	88,6	54,6	16,2	3,4	—	3,60
	1974	99,8	97,5	86,2	54,2	16,1	1,7	—	3,56
	1975	99,8	99,1	95,8	59,8	11,6	1,2	—	3,67
	1976	100,0	99,0	95,7	76,8	14,2	0,0	—	3,86
	1977	99,8	98,9	88,4	64,0	23,0	1,3	—	3,75
	1978	99,8	99,1	95,2	59,8	19,6	1,3	—	3,75
	1979	100,0	98,0	90,6	62,4	15,0	0,9	—	3,67
	1980	99,8	97,5	88,0	69,3	18,0	0,8	0,1	3,74
	В среднем	99,8	98,2	90,5	63,1	17,7	1,4	—	3,71
3	1972	99,8	95,1	89,9	69,4	19,6	3,3	—	3,77
	1973	100,0	95,2	83,3	63,8	29,5	2,1	0,1	3,74
	1974	100,0	98,3	87,1	53,2	17,8	1,8	—	3,58
	1975	100,0	99,0	95,4	53,1	6,3	0,8	—	3,55
	1976	99,7	99,5	90,0	65,6	13,0	0,0	—	3,68
	1977	100,0	97,0	85,8	64,8	22,7	1,9	—	3,72
	1978	99,9	97,9	89,0	49,1	18,4	1,6	—	3,56
	1979	100,0	97,8	85,7	54,2	5,8	0,2	—	3,44
	1980	99,7	95,1	87,8	66,8	18,1	0,6	—	3,68
	В среднем	99,9	97,2	88,2	60,0	16,8	1,4	—	3,64
4	1972	99,6	87,2	84,9	67,1	17,4	1,8	1,0	3,59
	1973	100,0	93,5	77,7	55,6	23,6	2,2	—	3,53
	1974	100,0	97,5	85,5	42,9	11,4	1,4	—	3,39
	1975	99,8	96,2	88,0	50,8	2,6	0,0	—	3,37
	1976	100,0	97,8	81,7	54,8	10,5	0,2	—	3,45
	1977	99,7	88,8	75,0	54,4	22,7	1,4	—	3,42
	1978	100,0	97,9	82,2	41,2	19,0	0,9	—	3,41
	1980	99,9	95,6	80,7	57,3	13,0	0,3	—	3,47
	В среднем	99,9	94,3	82,0	53,0	15,0	1,0	0,1	3,45
5	1972	99,8	82,4	79,8	54,3	14,2	1,0	—	3,32
	1973	100,0	93,6	66,9	50,0	22,8	4,0	—	3,37
	В среднем	99,9	88,0	73,4	52,2	18,5	2,5	—	3,35

Номер площадки	Год исследования	Возраст хвои, лет							Средняя продолжительность жизни хвои, лет
		1	2	3	4	5	6	7	
6	1972	100,0	91,2	83,8	65,4	23,0	0,8	—	3,64
	1973	99,9	87,9	77,6	65,4	28,6	2,8	—	3,62
	1974	100,0	97,6	81,7	56,9	29,3	5,6	0,1	3,71
	1975	100,0	95,9	88,9	47,7	10,9	2,0	—	3,45
	1976	100,0	97,9	87,2	62,9	12,3	0,4	—	3,61
	1977	99,9	97,0	78,9	55,6	19,8	0,4	—	3,52
	1978	100,0	99,4	92,8	54,7	23,6	4,2	0,1	3,75
	1979	99,9	97,2	92,2	75,5	19,3	3,3	0,1	3,88
	1980	99,6	96,8	88,7	73,0	38,5	1,9	0,1	3,99
	В среднем	99,9	95,7	85,8	61,9	22,8	2,4	—	3,69
7	1972	100,0	90,6	82,0	60,0	15,7	2,0	0,3	3,51
	1973	98,9	89,2	70,1	48,0	14,2	1,0	—	3,21
	1974	100,0	96,8	82,6	33,4	4,8	—	—	3,18
	1975	100,0	92,3	82,3	20,2	1,0	—	—	2,96
	1976	100,0	91,9	65,0	31,5	2,0	—	—	2,90
	1977	96,5	79,5	56,3	29,6	5,2	0,5	—	2,68
	1978	100,0	96,1	72,0	31,3	9,8	1,3	—	3,11
	1980	100,0	91,5	76,2	52,3	10,9	0,4	—	3,31
	В среднем	99,4	91,0	73,3	38,3	8,0	0,7	—	3,11
8	1972	100,0	98,4	77,7	60,3	21,3	0,6	—	3,48
	1973	100,0	93,9	71,2	43,0	13,2	0,6	—	3,22
	1974	100,0	96,2	80,8	44,3	7,8	1,7	—	3,31
	1975	97,8	96,5	79,3	37,9	4,5	0,2	—	3,16
	1976	100,0	97,5	84,5	42,4	8,0	0,9	—	3,33
	1977	99,6	96,8	56,8	27,7	6,3	0,2	—	2,87
	1978	99,8	97,0	89,8	32,0	4,6	0,9	0,1	3,24
	1980	99,5	94,7	84,5	70,9	17,0	0,2	—	3,67
	В среднем	99,6	95,1	78,1	44,8	10,3	0,7	—	3,29
9	1972	100,0	89,4	78,9	55,6	18,1	0,4	—	3,42
	1973	99,5	89,9	70,3	45,4	16,5	1,2	—	3,23
	1974	98,5	91,6	77,8	45,4	16,5	0,9	—	3,31
	1975	100,0	87,4	73,6	34,6	2,1	0,6	—	2,98
	1976	100,0	88,8	73,3	41,3	3,8	—	—	3,07
	1977	99,7	92,6	62,8	42,3	11,8	0,4	—	3,10
	В среднем	99,6	90,0	72,8	44,1	11,5	0,6	—	3,19

прошедший период был благоприятным, поэтому здесь отмечается высокий показатель длительности жизни хвои.

С продвижением вверх по склону, от площадки 1 к площадке 5, продолжительность жизни хвои уменьшается. По-видимому, это связано с более высоким положением площадок 4 и 5 по сравнению с площадками 1, 2 и 3, недостаточной их освещенностью (материнский полог более густой), худшим водным

режимом. Между площадками восточной стороны ряда (7, 8, 9) различия в продолжительности жизни хвои менее существенны. Здесь наблюдается лишь постепенное снижение длительности жизни хвои. Это, вероятно, связано с тем, что комплекс отрицательно действующих факторов (сильное влияние материнского полога, плохая освещенность и др.) постоянно угнетает подрост, что вызывает его гибель.

В пределах площадки изменчивость длительности жизни хвои зависит от изменчивости ее у отдельных особей. Распределение количества деревьев по этому признаку в пределах площадки изменяется по годам. В одних случаях уменьшается число деревьев с меньшей продолжительностью жизни хвои, в других — с большей.

Предел изменчивости длительности жизни хвои на всем участке достаточно велик — от 1,6 года до 5,5 лет. Не на всех площадках в разные годы этот показатель остается постоянным. Так, на площадке 2 он составил в 1972 г.— 2,1—5,5; в 1973 — 1,6—5,5; в 1974 — 1,6—5,0 лет. На некоторых площадках в отдельные годы распределение деревьев по продолжительности жизни хвои было практически одинаковым: на площадках 1 (в 1972 и 1974 г.) и 4 (в 1972 и 1973 г.). Можно предположить, что условия в эти годы были одинаковы на каждой из площадок, поэтому значительных изменений в распределении деревьев по данному признаку не произошло. В целом же количество деревьев с разной продолжительностью жизни хвои неодинаково по годам. Изменявшиеся за это время экологические факторы влияли как на формирование побега и хвои, так и на длительность ее жизни. Такие изменения наблюдаются по всему участку. В 1975 г. на всех площадках увеличилось число деревьев, имеющих меньшую продолжительность жизни хвои, что связано с неблагоприятными погодными условиями, повлиявшими на особенности формирования побега, хвои, а следовательно, и на продолжительность ее жизни. Увеличение этого показателя в 1978—1980 гг. на площадках 7 и 8 объясняется частичной вырубкой материнского полога при устройстве новых дорог.

Таким образом, деревья каждого местообитания имеют определенную среднюю продолжительность жизни хвои, меняющуюся, однако, от года к году. Изменчивость признака обусловлена влиянием всего комплекса экологических факторов, а также особенностями формирования побега и ассимиляционного аппарата. Чем больше различия в условиях существования, тем больше они и в продолжительности жизни хвои. В пределах экологического ряда и площадки величина признака в одних случаях изменяется существенно, в других — нет (см. табл. 2), что связано с разной степенью влияния абиотических и биотических факторов. С улучшением условий обитания длительность жизни хвои увеличивается, с ухудшением — уменьшается. Это сказывается и на возрастной структуре хвои (табл. 2).

Из табл. 2 и рис. 3 видно, что разница в длительности жизни хвои между площадями западного и восточного рядов экологического ряда непрерывно увеличивалась. Следует иметь в виду, что на площадках восточного ряда 7, 8 и 9 шел значительный отпад подроста, и данные по продолжительности жизни хвои за последние 3—4 года относятся к выжившим, т. е. лучшим особям ценопопуляции. На площадках восточного ряда происходит поступательное снижение длительности жизни хвои, а на пробных площадях западного ряда — изменения колебательного характера, т. е. флюктуирующие.

В результате многолетних наблюдений установлены два типа изменений длительности жизни хвои в лесных ценопопуляциях: сукцессионный и флюктуирующий. Первый тип связан со значительными перестройками ассимиляционного аппарата, существенными изменениями длительности его жизни. Для этого типа характерны поступательные изменения самих ценопопуляций (реакция подроста на осветление при рубках главного пользования, процесс смыкания крон в молодняках и др.). Флюктуирующий тип изменений обусловлен в основном многолетней динамикой погодных условий, запасами влаги в почве.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев С. В., Молчанов А. А. Выборочные рубки в лесах Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1954.

2. Звиргзд А. Долговечность хвои голосеменных в Советской Прибалтике.— В кн.: Международный симпозиум по дендрологии. Прага — Нитра, 1967, с. 213—214.

3. Згуровская Л. Н. К физиологии подроста сосны на верховых и низинных болотах.— В кн.: Физиология и экология древесных растений. Свердловск, 1965, с. 85—88.

4. Иванов Л. А., Гулидова И. В., Цельникер Ю. Л., Юрина Е. В. Транспирация и фотосинтез лесных насаждений в различных лесорастительных зонах.— Тезисы докладов Выездной сессии Отделения биологических наук (в г. Казани) по вопросам водного режима растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1960.

5. Ильин М. М., Овчинников П. Н. О продолжительности жизни хвои.— Природа, 1942, № 1—2.

6. Кожевникова Н. Д. Многолетний прирост побегов ели Шренка и их охвоенность в зависимости от возрастного состояния деревьев и экологических условий в различных частях географического ареала.— В кн.: Экология и биология ельников Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976, с. 117—132.

7. Лигачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и биологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР.— Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. М., 1962, т. 54.

8. Луганская В. Д., Луганский Н. А. Продолжительность жизни хвои молодых деревьев сосны на Среднем Урале.— В кн.: III Уральское совещание по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970, с. 127—129.

9. Нестерчук Г. И. Плодоношение и естественное возобновление сосновых насаждений Кольского полуострова.— Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть, 1931, № 3, 4.

10. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 191 с.

11. Смирнов Н. Т. Пространственная структура сосново-березовых древостоев Северного Казахстана.— Лесоведение, 1969, № 5, с. 15—26.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

З. Г. ЩЕННИКОВА

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОПАДА ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА

В последнее время в связи с проблемой повышения продуктивности лесов, особенно хвойных, изучению продолжительности жизни хвои уделяется большое внимание [2, 3, 4, 5]. Однако динамика опада хвои пока исследована мало.

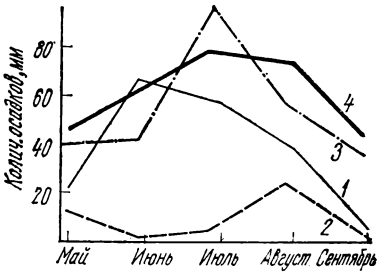
Для изучения хвоепада в течение трех летних сезонов (1974—1976 гг.) проводились наблюдения в южной окраинной части южно-таежной подзоны восточных предгорий Среднего Урала на территории Уральского учебно-опытного лесхоза УЛТИ (ст. Северка, западнее г. Свердловска). Наблюдения велись на двух смежных, но различных по условиям освещения участках. Первый участок представляет собой подрост сосны обыкновенной на опушке леса, у дороги. Тип леса — сосняк злаково-разнотравный. Второй участок находится рядом, чуть выше по склону, под пологом сосново-березового древостоя. Травяной покров — злаково-разнотравный. На каждом участке для наблюдений было выбраны по 50 особей подроста сосны в возрасте 10—15 лет. Все опытные деревья были пронумерованы и нанесены на план.

Полевые исследования проводились с августа по октябрь. При этом использовался метод учетных площадок В. А. Батманова [1, 6]. Учетные площадки представляют собой очищенные от травы и подстилки квадраты поверхности почвы размером 0,5×0,5 м. Через каждые пять-десять дней подсчитывалось количество пар хвои, опавшей на площадки за период между посещениями. Подсчитанная опавшая хвоя каждый раз удалялась с площадки. За 100 % принималось общее количество хвои, опавшей за весь период наблюдения. Поэтому определить процент пар хвои, опавшей за каждый промежуток между обследованиями, при данной методике возможно только после окончания всех наблюдений. Для наблюдений было взято семь площадок (четыре на первом участке и три — на втором).

При анализе метеорологических условий с мая по октябрь выяснилось, что 1974 г. (по сравнению со средними многолет-

Рис. 1. Месячные суммы осадков с мая по сентябрь в 1974—1976 гг. (по данным Свердловской метеорологической обсерватории).

1 — 1974, *2* — 1975, *3* — 1976, *4* — средняя многолетняя.



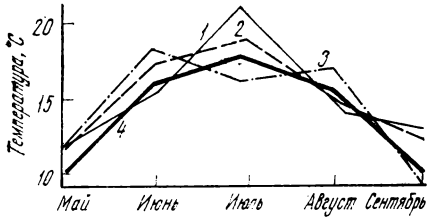


Рис. 2. Ход среднемесячных температур в мае — сентябре 1974—1976 гг.

1, 2, 3, 4 — то же, что на рис. 1.

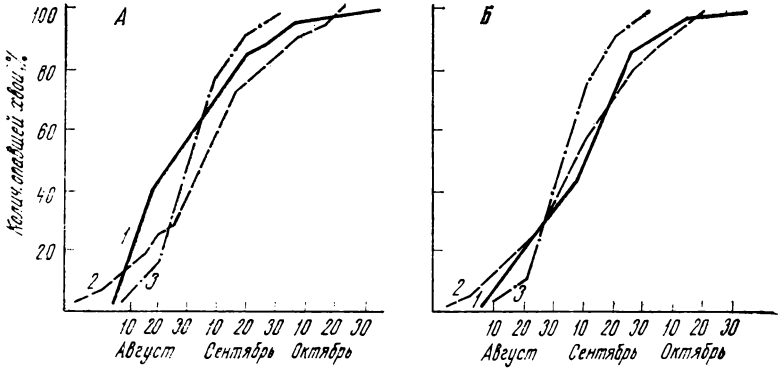


Рис. 3. Хвоепад сосны обыкновенной в 1974—1976 гг. на первом (*А*) и втором (*Б*) участках.

1, 2, 3 — то же, что на рис. 1.

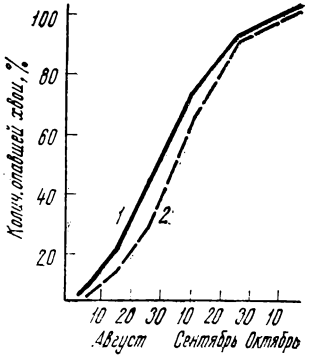


Рис. 4. Средняя за три года динамика хвоепада сосны обыкновенной.

1, 2 — участки.

Хвоепад сосны

Участок	Номер площадки	Число пар хвои,		
		05.08	20.08	05.09
1	1	19	848	388
	2	30	638	380
	3	9	280	220
	4	14	667	240
	Всего	72 (1,3)*	2505 (43,2)	3733 (64,4)
2	1	4	300	476
	2	1	350	278
	3	3	272	262
	Всего	8 (0,17)	930 (19,9)	1946 (41,7)

Хвоепад сосны обыкновенной

Участок	Номер площадки	Число пар хвои,					
		25.07	31.07	10.08	15.08	20.08	25.08
1	1	76	67	182	105	117	109
	2	63	62	171	101	129	117
	3	74	40	187	131	124	102
	4	147	104	204	103	112	104
	Всего	360 (3,9)	633 (6,8)	1377 (15,1)	1817 (20,0)	2299 (25,3)	2731 (30,0)
2	1	90	85	243	97	102	107
	2	23	70	179	99	96	92
	3	30	38	154	76	83	94
	Всего	143 (2,2)	336 (3,6)	912 (14,2)	1174 (18,3)	1455 (22,7)	1748 (27,3)

Хвоепад сосны

Участок	Номер площадки	Число пар хвои,		
		10.08	20.08	30.08
1	1	21	43	175
	2	28	52	102
	3	29	61	137
	4	17	38	174
	Всего	95 (5,7)	289 (15,3)	877 (46,8)
2	1	8	20	87
	2	12	14	54
	3	9	17	92
	Всего	29 (3,4)	80 (9,4)	313 (37,0)

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 в скобках — % от общего числа пар.

Таблица 1

обыкновенной в 1974 г.

опавшей в разные сроки				Общее число пар хвои, опавшей за сезон
20.09	26.09	13.10	03.11	
325	54	217	38	1889
285	34	103	17	1487
270	20	96	19	914
400	34	125	24	1504
5013 (88,2)	5155 (88,9)	5696 (98,3)	5794 (100,0)	—
646	244	147	29	1846
452	122	163	34	1400
560	168	134	20	1419
3604 (77,3)	4138 (88,7)	4582 (98,2)	4665 (100,0)	—

Таблица 2

в 1975 г.

опавшей в разные сроки							Общее число пар хвои, опавшей за сезон
30.08	10.09	15.09	25.09	05.10	15.10	20.10	
270	514	342	233	240	149	98	2502
226	452	287	163	260	170	79	2279
166	431	213	153	141	96	67	1925
243	485	208	213	253	114	84	2374
3636 (40,0)	5518 (60,7)	6568 (72,3)	7330 (80,7)	8224 (90,5)	8753 (96,4)	9080 (100,0)	—
263	502	297	242	235	193	93	2549
207	412	243	203	196	175	87	2072
182	365	204	194	170	98	81	1769
2400 (37,5)	3679 (57,5)	4423 (69,2)	5062 (79,2)	5663 (88,6)	6129 (95,9)	6390 (100,0)	—

Таблица 3

обыкновенной в 1976 г.

опавшей в разные сроки			Общее число пар хвои, опавшей за сезон
10.09	20.09	30.09	
159	94	61	553
98	35	19	334
144	78	24	473
172	83	27	511
1450 (77,4)	1740 (92,8)	1871 (100)	—
103	49	27	294
72	27	13	192
154	58	29	359
642 (75,9)	776 (91,8)	845 (100)	—

ними данными о среднемесячных температурах и количестве осадков) можно характеризовать как довольно жаркий и сухой. По количеству выпавших осадков он был близок к средним многолетним лишь в июне, а по среднемесячным температурам — в мае и июне. В остальное время среднемесячные температуры были на 2—3° выше и осадков выпадало почти в два раза меньше. 1975 г. выдался особенно сухой и жаркий. Среднемесячные температуры в течение всего периода были выше средних многолетних, а осадков выпало в пять-восемь раз меньше. 1976 г., кроме июля, также был сухим и жарким. В июле выпало за месяц 97 мм осадков (из них 95 мм — в первые две декады), что сказалось и на температуре воздуха (рис. 1, 2).

Продолжительность вегетации дерева — важный показатель условий его существования. Поэтому фенологические наблюдения над началом и концом вегетации древесных видов имеют большое практическое значение. Результаты наблюдений над хвоепадом сосны представлены в таблицах 1, 2, 3 и на рис. 3, 4. Как показал анализ наблюдений, хвоепад сосны длится около трех месяцев. Растянутость данного явления отмечает и М. К. Куприянова [1]. Начинается хвоепад на первом участке примерно в конце июля (рис. 4) и затем постепенно ускоряется. К середине августа опадает 20 % хвои. Впоследствии процесс хвоепада идет еще более интенсивно, и большая часть хвои (последующие 50 %) опадает в период с середины августа до середины сентября. Оставшиеся 25 % продолжают постепенно опадать до 20 октября. На втором участке в среднем за три года хвоепад наступал несколько позднее, эта разница к моменту массового хвоепада увеличивалась и достигала семи дней. Конец хвоепада на обоих участках наступал примерно в одно время.

Изучение хвоепада по годам позволяет сделать вывод о более раннем его наступлении в сухом и жарком 1975 г.

Значение данного исследования состоит в детальности изучения процесса хвоепада сосны. По эмпирическим кривым можно установить срок наступления хвоепада любой интенсивности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Куприянова М. К. К фенологии осеннего опадения хвои сосны в различных местообитаниях.— Учен. зап. СГПИ. Свердловск, 1966, вып. 37.

2. Литачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и био-экологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962.

3. Луганская В. Д., Луганский Н. А. Продолжительность жизни хвои молодой сосны на Среднем Урале.— В кн.: III Уральское совещание по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970, с. 127—129.

4. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 192 с.

5. Терешин Ю. А. К методике изучения хвои древесных растений в различных лесорастительных условиях.— В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967, с. 311—313.

6. Щенникова З. Г. Учет листопада березы бородавчатой интегральным методом.— Учен. зап. СГПИ. Свердловск, 1965, вып. 29, с. 49—62.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

З. Н. АРЕФЬЕВА, Н. С. МУХИНА

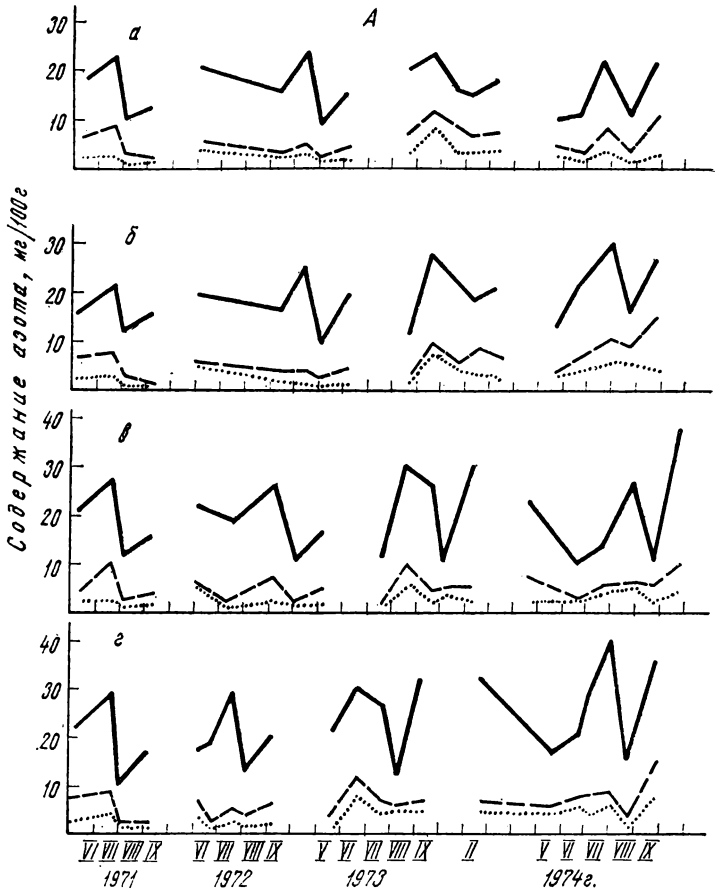
ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА АЗОТНЫЙ РЕЖИМ ПОЧВ В БОРАХ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО ПРЕДЛЕСОСТЕПЬЯ

В 1958—1961 гг. по инициативе лаборатории лесоведения Института биологии Уральского филиала АН СССР (ныне — Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР) и лесобиологической группы Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина были начаты комплексные биогеоценотические исследования на Южном Урале под руководством Б. П. Колесникова. «Особенности геологического строения и высокая степень изученности территории Ильменского заповедника делают его удобным объектом для исследования взаимосвязи между горными породами, почвами, растительностью и животным миром, для изучения миграции вещества и энергии в биоценозах и между ними» [20]. Распределение лесов и их производительность в горных районах зависят от почвенных условий.

Азотный режим среди прочих почвенных режимов является важнейшим в жизни почвы, определяющим ее плодородие. Однако азот в почве находится преимущественно в органической форме и может быть использован растениями в основном после его минерализации. Поэтому содержание и накопление доступных для растений форм азота в различных эколого-географических условиях — предмет многих исследований [16, 13, 4, 1, 2, 15].

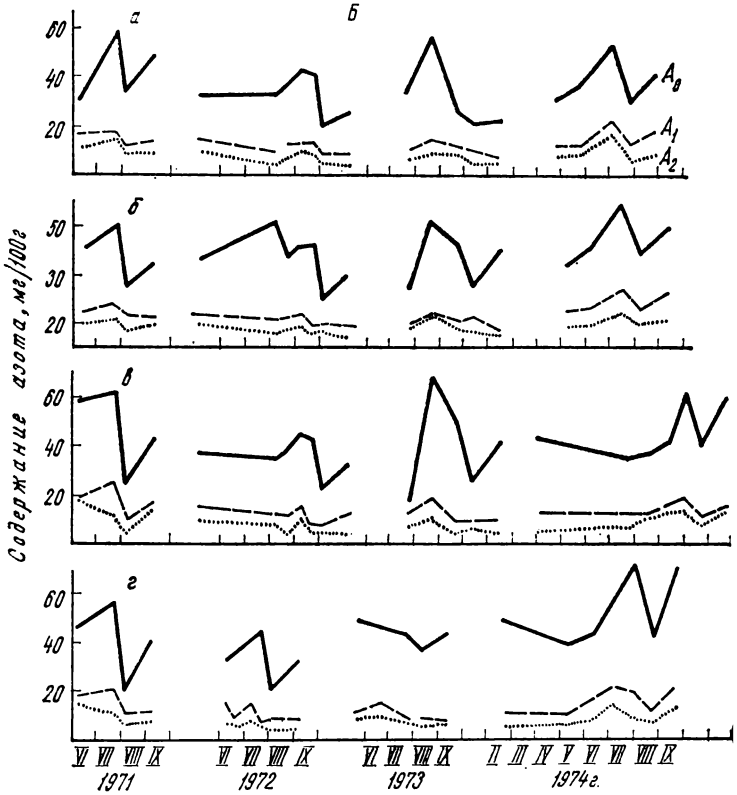
Основные факторы, влияющие на азотный режим почв,— гидрологические и микробиологические условия, а также типы растительности и почв. Кроме природных, существенное влияние оказывают и антропогенные факторы: вырубка леса, лесные пожары и пр. [4].

В задачу наших исследований входило изучение азотного режима в сезонной динамике и факторов, определяющих поведение подвижных форм азота в почвах сосновых лесов Ильменского заповедника, сформированных на элюво-делювии кристаллических пород, находящихся в различных лесорастительных условиях. Исследования проводились в течение 1971—1974 гг.



Сезонные изменения содержания аммиачного (*А*) и легкогидроли
Типы леса: *а* — сосняк брусничниковый, *б* — сосняк ягодниковый, *в* — сосняк
Сплошной линией обозначен

По геоботаническому районированию леса Ильменского заповедника относятся к Вишневогорско-Ильменскому геоботаническому округу, к подзоне предлесостепных сосново-березовых лесов. Для них характерны заметная остепненность и увеличение в сложении растительности более сухих типов леса [12]. Протяженность территории с севера на юг составляет 50 км, с запада на восток — 12 км. Средняя высота 500—600 м над ур. м. Основные лесообразующие породы — сосна и береза. Климат района умеренно континентальный. Среднегодовая температура воздуха +1,9°, отклонения в отдельные годы от +0,7 до 3,5°. Средняя температура самого холодного месяца —14° (январь), самого теплого +18° (июль). Среднегодовое количество



зуемого азота (*Б*) в почвах различных типов леса за 1971—1974 гг.
разнотравно-папоротниковый, *г* — березняк разнотравно-папоротниковый.
горизонт A_0, штриховой — A_{2B}.

осадков 454 мм с колебаниями в отдельные годы от 244 до 714 мм. Большая часть осадков выпадает летом.

Преобладающие почвы данного района — горно-лесные буроземовидные и дерново-подзолистые с большим участием фрагментарных сильно скелетных почв [8, 9, 10, 1, 21].

Для изучения особенностей динамики в почвах в разных экологических условиях выбраны пробные площади на топографическом профиле, приуроченные к разным типам лесорастительных условий и типам леса [19]. Пр. площадь 81. Сосняк брусничниковый расположен на выровненной вершине гряды с примитивно-аккумулятивными почвами. Состав 10С, возраст 120—130 лет, бонитет IV, сухой тип лесорастительных условий.

Таблица 1

Содержание аммиачного и легкогидролизуемого азота в почвах Ильменского заповедника в осеннее и зимнее время, мг 100 г

Тип леса	Горизонт	Сентябрь 1971 г.	Март 1972 г.	Сентябрь 1973 г.	Февраль 1974 г.
Сосняк брусничниковый	A_0	13,2/14,7*	21,0/32,3	Не определялось	
	A_1	2,2/16,2	6,0/16,5	»	
	ВС	1,3/9,8	4,0/8,8	»	
	СД	1,0/7,5	2,6/5,0	»	
Сосняк ягодниковый	A_0	15,1/33,6	19,8/33,8	»	
	A_1	1,7/11,2	6,6/12,2	»	
	A_2	1,4/8,1	5,2/8,7	»	
	ВС	1,0/4,5	3,0/6,6	»	
Сосняк разнотравно-папоротниковый	A^0	15,0/40,0	22,2/36,6	29,2/39,8	22,3/41,5
	A_1	3,6/15,5	6,2/14,3	6,0/9,4	7,2/13,7
	A_2	1,7/13,4	5,7/8,6	3,7/4,5	2,4/5,1
	В	1,2/11,5	5,1/5,9	2,7/3,0	2,2/4,1
Березняк разнотравно-папоротниковый	A_0	Не определялось		31,7/42,6	32,7/48,2
	A_1	»		6,0/9,4	7,4/21,0
	A_2	»		4,8/5,9	3,8/10,6
	В	»		5,0/5,8	3,2/4,6

* В числителе — содержание аммиачного, в знаменателе — легкогидролизуемого азота.

Пробная площадь 80. Сосняк ягодниковый находится в средней части восточного склона. Состав древостоя 10С, возраст 120—130 лет, бонитет III. Почвы буроземовидные средней мощности, в комплексе с примитивно-аккумулятивными, третьей стадии фрагментарности. Периодически сухой тип лесорастительных условий.

Пробная площадь 24. Сосняк разнотравно-папоротниковый. Занимает нижнюю часть пологого восточного склона. Состав древостоя 10С, возраст 120—130 лет, бонитет I. Почвы дерново-подзолистые. Свежий тип лесорастительных условий. Для сравнения был взят березняк разнотравно-папоротниковый (пробная площадь 25). Расположен на одном уровне с сосняком разнотравно-папоротниковым. Свежий тип лесорастительных условий. Характеристика пробных площадей составлена Е. М. Фильрозе.

Наблюдения за динамикой подвижных форм азота (аммиачного, нитратного и легкогидролизуемого) проводились раз в месяц в течение вегетационного периода (с мая по сентябрь); один

Таблица 2

Запасы подвижного и общего азота в профиле почв под сосновыми древостоями в 1971—1973 гг.

Типы леса и почвы	Горизонт	Глубина, см	Мелкозем, %	Фракция ила, %	Содержание подвижного азота, мг/100 г		Запас различных форм азота, кг/га			Аммиачный азот, % от общего	Легкогидролизуемый азот, % от общего
					аммиачного	легкогидролизуемого	общего (по Абатурову	аммиачного	легкогидролизуемого		
Сосняк брусничниковый, фрагментарная	A_0	0—5	—	—	17,4	32,7	396	8,7	16,3	2,2	4,1
	A_1	5—15	30,9	9,2	4,9	11,3	187	18,4	43,0	9,8	23,0
	BC	15—25	20,0	6,5	3,0	7,7	119	7,7	28,2	6,4	23,7
	СД	25—35	18,5	5,4	1,9	5,4	56	5,5	15,5	9,8	27,6
сего							758	40,3	103,0	5,3	13,6
Сосняк ягодниковый, горно-лесная буроземовидная	A_0	0—5	—	—	18,6	35,8	309	11,1	21,5	3,6	6,9
	A_1	5—15	79,9	14,9	5,3	11,5	565	62,8	123,2	11,1	21,8
	A_1A_2	15—25	69,7	14,8	2,9	7,6	169	27,9	73,0	16,5	43,2
	BC	25—40	66,2	16,7	2,2	5,3	259	21,7	52,9	8,4	20,4
Всего							1295	123,5	270,6	9,5	20,9
Сосняк разнотравно-папоротниковый, дерново-среднеподзолистая	A_0	0—3	—	—	20,4	39,5	198	9,9	18,9	5,0	9,5
	A_1	3—13	90,8	16,9	5,14	12,8	1280	60,9	158,4	4,8	12,4
	A_2	13—34	85,7	10,1	2,46	7,5	1450	62,9	192,7	4,3	13,3
	B	34—50	73,9	33,6	1,82	5,8	535	39,8	124,5	7,4	23,2
Всего							3463	173,5	494,5	5,0	14,2

раз зимой — в феврале и один раз ранней весной — в марте. Методика отбора почвенных проб ранее опубликована [3]. В свежих образцах определяли влажность термовесовым методом, аммиачный азот по Несслеру, нитратный — с дисульфофеноловой кислотой. В воздушно-сухих образцах легкогидролизуемый азот определяли по методу Тюрина и Кононовой.

Известно, что каждой растительной формации соответствует свой тип накопления и разложения органического вещества в почве, который характеризуется особыми биохимическими процессами [11].

Наши исследования, проведенные ранее в различных регионах Урала и Зауралья, показали, что основной тип биохимических процессов для лесных почв — аммонификация, а наиболее устойчивой формой минерального азота в почве является аммиачный. Нитратный азот в почве под сосняками, как правило, не обнаруживается, видимо, из-за ничтожно малых количеств и поглощения его растительностью, а также из-за вымывания осадками. Доказательством тому служат обнаруженные нами нитраты в лизиметрических водах (1—2 мг/л). Но в отдельные годы (июль 1972, лето 1974 гг.) в почвах под сосновыми древостоями было отмечено появление нитратного азота в количествах 0,1—1,5 мг/100 г почвы на всех пробных площадях. По-видимому, нитрификация является временной стадией в более сложных биохимических превращениях органического вещества, имеющих циклический незамкнутый характер [11].

Содержание подвижного азота в почве в связи с цикличностью гидротермических условий подвержено сезонным колебаниям [13, 7].

Наши наблюдения за динамикой различных форм азота показали, что изменения их содержания в почве в сезонной динамике значительны: для нитратного азота — от 0,1 до 1,5; для аммиачного — от 1,8 до 20,4; для легкогидролизуемого — от 5,3 до 48,2 мг/100 г. При этом максимальное содержание их обнаруживалось обычно в июле, редко в июне (1973 г.); в августе отмечалось резкое снижение и новое повышение — в сентябре (см. рисунок). Осенний максимум, по мнению многих исследователей, связан с возрастанием органического вещества в почве, поступающего с листопадом, а также с ослаблением потребления корнями растений азота из почвы. Летний максимум — показатель оптимальных условий для микробиологических и ферментативных процессов, участвующих в распаде и синтезе азотистых соединений.

Наибольшее содержание аммиачного и легкогидролизуемого азота (мг/100 г) во все сезоны года наблюдалось в лесной подстилке и резко снижалось в минеральных горизонтах (табл. 1). Так, в марте 1972 г. по сравнению с сентябрем предыдущего года содержание аммиачного азота в горизонте A_0 повысилось на 4,7—7,8 мг/100 г, а легкогидролизуемого — понизилось или

осталось на прежнем уровне. В феврале 1974 г. также отмечены значительные изменения в содержании различных форм азота. Так, в горизонте A_0 под сосняком разнотравно-папоротниковым наблюдалось снижение уровня аммиачного азота и повышение легкогидролизуемого. В почве же под березняком аммиачный азот остался примерно на сентябрьском уровне (даже несколько выше), а содержание легкогидролизуемого азота значительно этот уровень превысило.

Повышение содержания подвижных форм азота в зимних условиях наблюдалось нами и в почвах других регионов — Припышминских боров, Тавдинского Зауралья [4]. Отмеченные факты, безусловно, представляют интересное явление в азотном режиме почв. Они показывают, что в зимний период в мерзлой почве происходят процессы превращения и накопления различных азотсодержащих соединений. При этом известно, что в мерзлых почвах происходят превращения не только азота, но и многих других веществ и элементов, о чем неоднократно сообщалось в работах ряда авторов [18, 5, 17, 7].

Следует отметить, что прямой зависимости содержания подвижного азота от влажности почвы не обнаружено (очевидно, в связи с быстрой испаряемостью летних осадков и низкой относительной влажностью воздуха).

Несмотря на то, что содержание почвенной влаги в разные годы различно, устойчивый низкий уровень азота в почве всегда наблюдался в августе. Так, влажность почвы в горизонте A_0 в 1973 г. была очень высокой (60—72 %), а в 1974 г.— напротив, очень низкой (17—31 %). Это дает основание говорить, что поведение аммиачного и легкогидролизуемого азота и его накопление в почве зависят не только от влажности почв, но и от других факторов: от поступления органического вещества, реакции среды, степени иссушения подстилки, ее минерализации, активности микроорганизмов и др. Прямая связь запасов общего азота, как показали наблюдения [1], проводившиеся на этих же пробных площадях, наиболее четко прослеживается только с диапазоном активной влаги, который увеличивается от сухих типов (39 мм) леса к свежим (111 мм.)

Подсчет среднего запаса (табл. 2) аммиачного и легкогидролизуемого азота в профиле почв (за 1971—1973 гг.) показал, что запасы аммиачного азота в почве также увеличиваются от сухих типов леса к свежим, кг/га: в сосняке брусничниковом они составляют 40,3, в сосняке ягодниковом 123,5, в сосняке разнотравно-папоротниковом 173,5 (запасы легкогидролизуемого азота — соответственно 103,0, 270,6 и 494,5 *) и соответствуют распределению запасов общего азота. При этом большие запасы азота сосредоточены не в подстилках, а в минеральных го-

* При расчете внесена поправка на количество мелкозема, так как он сильно варьирует в зависимости от типа почвы.

ризонтах, так как масса их во много раз превышает массу подстилки. Доля подвижных форм в запасе от общего азота в подстилке составляет в разных типах леса от 2 до 5 %. Запасы доступных форм азота значительно выше в свежих типах (высокопродуктивных), чем в сухих (см. табл. 2). Соответственно доля легкогидролизуемого азота в составе органического азота в подстилке достигает 4,1—9,5 %, в минеральных горизонтах — от 12,4 до 43,0 %. Большинство исследователей отмечают прямую связь между продуктивностью древостоев и запасами общего и минерального азота в почве при нормальном увлажнении, но некоторые авторы считают такую связь довольно условной [14].

Не исключено, что при сравнительно высоком содержании аммиачного азота (29,2—32,7 мг/100 г) в отдельные годы, в условиях недостаточного увлажнения, древостои испытывают нехватку минерального азота. На возможный дефицит в азотном питании сухих типов леса указывалось и в работе [1].

В результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1) в азотном режиме почв боров восточно-уральского предлесостепья преобладает процесс аммонификации;

2) подвижный азот представлен в основном двумя формами: аммиачной и легкогидролизуемой; с увеличением влажности (от сухих типов леса к свежим) его содержание в почве повышается;

3) максимальное содержание подвижных форм азота (мг/100 г) всегда наблюдалось в лесной подстилке, а наибольшие запасы сосредоточены в минеральных горизонтах (кг/га);

4) содержание подвижного азота в почвах всегда динамично и имеет три максимума — летний, осенний и зимний;

5) при значительных запасах общего азота (от 758 до 3463 кг/га) содержание подвижных его форм сравнительно невелико (от 143,3 до 668,0 кг/га); не исключено, что почвы сухих типов леса не полностью обеспечивают потребности древесной растительности в азотном питании.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абатуров Ю. Д. О зависимости между бонитетом сосняков и содержанием в почве питательных веществ и влаги в лесах Ильменского заповедника.— В кн.: Вопросы развития лесного хозяйства на Урале. Свердловск, 1961, с. 59—65.

2. Абатуров Ю. Д. Влияние сосновых и березовых лесов на почвы Южного Урала.— Почвоведение, 1961, № 6, с. 47—54.

3. Арефьева З. Н., Дорошенко Н. П. Динамика подвижных форм фосфора в почвах основных типов сосновых лесов Ильменского заповедника.— В кн.: Развитие лесообразовательного процесса на Урале. Свердловск, 1977, с. 56—70.

4. Арефьева З. Н., Колесников Б. П. Динамика аммиачного и нитратного азота в лесных почвах Зауралья при высоких и низких температурах.— Почвоведение, 1964, № 3, с. 30—45.

5. Арефьева З. Н., Колесников Б. П. О влиянии зимнего промер-

зания на азотный режим лесных почв Зауралья.— Экология, 1970, № 2, с. 90—99.
6. Арефьева З. Н., Колесников Б. П. К характеристике азотного режима почв еловых лесов южнотаежного Зауралья.— Лесоведение, 1974, № 1, с. 3—12.
7. Башкин В. Н., Кудеяров В. Н. Изучение круглогодовой динамики минерального азота в серой лесной почве.— Почвоведение, 1977, № 3, с. 41—48.
8. Богатырев К. П. Генезис почв на кристаллических и массивно-кристаллических породах, слагающих Ильменский заповедник.— Тр. Ильменского государственного заповедника, 1940, вып. 2, с. 121—164.
9. Богатырев К. П. Дерновые горно-лесные почвы как особая географическая формация высокогорного почвообразования.— Почвоведение, 1947, № 12, с. 704—713.
10. Богатырев К. П., Ногина Н. А. Почвы горного Урала.— В кн.: О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М., 1962, с. 5—47.
11. Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., 1964, с. 372—457.
12. Колесников Б. П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием.— В кн.: Флора и растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина. Свердловск, 1961, с. 105—129.
13. Ковригин С. А. Динамика нитратов аммония, подвижных форм фосфора и калия в почвах под различными древостоями.— Почвоведение, 1952, № 7, с. 628—642.
14. Кошельков С. П. О возможности оценки снабжения древостоев азотом по содержанию и запасам его в почве.— Почвоведение, 1970, № 5, с. 75—83.
15. Куликова В. К. Динамика подвижных форм элементов минерального питания в почвах еловых и березово-еловых насаждений в условиях Карелии.— В кн.: Лес и почва. Красноярск, 1968, с. 276—288.
16. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и земледелии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 197 с.
17. Рахно Л. С. Влияние низких температур на развитие почвенных бактерий.— В кн.: Труды почвоведения и агрохимии: Сб. науч. трудов Эстонской с/х академии. Тарту, 1962, вып. 24, с. 482—488.
18. Тютюнов И. А. Процессы изменения и преобразования почв и горных пород при отрицательной температуре. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 141 с.
19. Фильрозе Е. М. Типы леса Ильменского гос. заповедника и их динамика.— В кн.: Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск, 1958, вып. 4, с. 157—163.
20. Фильрозе Е. М., Колесников Б. П. Основные итоги изучения лесов Ильменского заповедника.— В кн.: Биологические исследования в Ильменском заповеднике. Свердловск, 1973, с. 3—20.
21. Фирсова В. П., Дергачева М. И., Павлова Т. С., Новгородова Г. Г., Степанов С. Б. Особенности горно-лесных почв Южного Урала.—В кн.: Особенности горного почвообразования под пологом лесов. Свердловск, 1978, с. 62—69.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

Ю. А. ТЕРЕШИН, Н. С. ЗАВЬЯЛОВА, В. И. ЮШКОВ

ВЛИЯНИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА АССИМИЛЯЦИОННЫЙ АППАРАТ И РОСТ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Повышение продуктивности лесов как естественного, так и искусственного происхождения тесно связано с проблемой эффективного использования лесообразующими видами важнейших экологических факторов — света и влаги, необходимость изучения которых настоятельно подчеркивал Л. А. Иванов [11]. В значительной степени световой фактор может регулироваться рубками ухода, способом посадки и другими лесохозяйственными мероприятиями. Следует отметить, что возможности адаптации светолюбивых видов, в том числе и сосны обыкновенной, к недостатку солнечной энергии исследованы пока недостаточно. Особенно это относится к отдельным этапам онтогенеза, различным природно-климатическим зонам, конкретным экологическим нишам. В связи с этим в течение 1972—1982 гг. был проведен длительный эксперимент по изучению влияния искусственного хронического затенения на формирование анатомо-морфологических структур ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной и его функционирование, а также на рост отдельных органов дерева. При этом значительное внимание уделялось процессам старения хвои и длительности ее жизни.

Для проведения данного исследования на территории лесного питомника Уральского учебно-опытного лесхоза (Первоуральский район Свердловской области) были построены из деревянных реек три экспериментальных домика, освещенность в которых составляла 80, 40 и 20 % от освещенности на открытом месте (варианты II, III и IV соответственно). Площадь каждого домика равнялась 36 м^2. Контролем (вариант I) служил открытый участок той же площади. В конце мая 1972 г. в каждом домике и на контрольном участке было высажено по 306 двухлетних растений сосны обыкновенной, выращенных при полном естественном освещении в питомнике.

Программа включала изучение анатомии, морфологии и водного режима хвои, содержания в ней зеленых и желтых пигментов, интенсивности потенциального фотосинтеза, роста отдельных органов дерева и их соотношения по массе, а также сред-

Таблица 1

Результаты изучения размеров хвои ($M \pm m$) в первые годы эксперимента

Вариант	1972	1973	1974	1975
	Длина хвои, мм			
I	46±2,2 (41,5 — 50,5)*	79±2,6 (73,6 — 84,4)	68±1,4 (60,0 — 66,0)	48±3,5 (40,6 — 55,4)
II	38±3,6 (30,5 — 45,5)	67±3,8 (59,2 — 74,8)	68±3,1 (61,4 — 74,6)	49±2,6 (43,5 — 54,5)
III	46±2,8 (40,2 — 51,8)	48±2,3 (43,2 — 52,8)	59±3,7 (51,3 — 66,7)	80±2,7 (74,4 — 85,6)
IV	38±2,1 (33,4 — 42,6)	32±1,6 (28,4 — 35,6)	50±5,6 (35,7 — 64,3)	—
	Ширина хвои, мм			
I	1,16±0,04 (1,08 — 1,24)	1,79±0,03 (1,72 — 1,86)	1,72±0,08 (1,67 — 1,77)	1,53±0,03 (1,46 — 1,60)
II	1,01±0,03 (0,94 — 1,08)	1,44±0,05 (1,34 — 1,54)	1,45±0,06 (1,32 — 1,58)	1,51±0,04 (1,42 — 1,60)
III	1,01±0,04 (0,92 — 1,10)	1,03±0,03 (0,98 — 1,08)	1,05±0,03 (0,98 — 1,12)	1,47±0,02 (1,42 — 1,52)
IV	0,80±0,03 (0,73 — 0,87)	0,82±0,03 (0,76 — 0,88)	0,88±0,02 (0,83 — 0,98)	—
	Толщина хвои, мм			
I	0,59±0,01 (0,56 — 0,62)	0,88±0,02 (0,84 — 0,92)	0,76±0,02 (0,71 — 0,81)	0,71±0,01 (0,68 — 0,74)
II	0,53±0,02 (0,50 — 0,56)	0,67±0,02 (0,63 — 0,71)	0,68±0,02 (0,59 — 0,67)	0,67±0,01 (0,64 — 0,70)
III	0,48±0,02 (0,44 — 0,52)	0,48±0,01 (0,45 — 0,51)	0,50±0,02 (0,46 — 0,54)	0,69±0,01 (0,66 — 0,72)
IV	0,38±0,02 (0,34 — 0,42)	0,40±0,02 (0,36 — 0,44)	0,38±0,01 (0,36 — 0,40)	—
	Число смоляных ходов			
I	3,1±0,18 (2,7 — 3,5)	7,9±0,49 (6,9 — 8,9)	6,7±0,29 (6,1 — 7,3)	7,2±0,46 (6,2 — 8,2)
II	2,8±0,25 (2,3 — 3,3)	4,8±0,49 (3,8 — 5,8)	5,9±0,69 (4,4 — 7,4)	6,9±0,47 (5,9 — 7,9)
III	2,6±0,18 (2,2 — 3,0)	2,7±0,12 (2,4 — 3,0)	3,2±0,20 (2,8 — 3,6)	5,2±0,35 (4,5 — 5,9)
IV	2,5±0,22 (2,0 — 3,0)	2,4±0,11 (2,2 — 2,6)	2,0±0,00 (2,0 — 2,0)	—

* Здесь и в табл. 8 — 10 в скобках — пределы колебания.

ней и максимальной длительности жизни хвои. Некоторые начальные результаты эксперимента опубликованы в [9].

Для анатомо-морфологического изучения хвои образцы собирали, как правило, в конце октября с 15—20 растений каждого варианта. Лишь в 1974 г. в связи со значительной гибелью растений в IV варианте образцы собирали только с пяти наиболее крупных экземпляров. В 1975 г. в этом варианте погибли последние растения.

Результаты изучения размеров хвои в первые годы эксперимента приведены в табл. 1. Несмотря на то, что заложение почек в 1971 г. у всех сеянцев происходило в одинаковых условиях лесного питомника, а воздействие затенения началось лишь в конце мая 1972 г., хвоя этого года у растений разных вариантов уже заметно отличалась по своим размерам, особенно по ширине и толщине.

Хвоя 1973, 1974 и последующих лет (в отличие от хвои 1972 г.) формировалась из почек, закладывавшихся при различной освещенности. У хвои 1973 г. наблюдалось значительное уменьшение длины в связи с ухудшением условий освещенности. При этом у растений варианта I сформировалась самая крупная и выровненная по размерам хвоя. В условиях минимального и среднего затенения (варианты II и III) хвоя 1973 г. имела как меньшие размеры, так и большую их вариабельность. То есть в этих вариантах в процессе дифференциации уже четко определились растения, адаптировавшиеся к пониженной освещенности и образовавшие длинную, типично теневую хвою, и растения, не приспособившиеся к данным условиям, с короткой хвоей (в дальнейшем эти не адаптировавшиеся растения погибли). Таким образом, подтверждается гетерогенность ценопопуляций сосны обыкновенной по признаку светолюбивости и наличие в их структуре представителей светолюбивой и относительно теневыносливой форм [16].

В дальнейшем (в 1974 и отчасти в 1975 гг.) различия по длине хвои между вариантами уменьшились, что объяснимо, видимо, гибелью особей светолюбивой формы в вариантах с затенением. Вместе с тем по ширине и длине хвои 1974 г. растения разных вариантов различались существенно. Уменьшение длины хвои 1975 г. в вариантах I и II вызвано сильной засухой этого года.

Интересным показателем анатомического строения хвои является число смоляных ходов (см. табл. 1), определяемое на ее поперечном срезе. Если в 1972 г. различия по этому показателю между растениями вариантов были минимальны, то в 1973 и 1974 гг.— максимальны. Так, в хвое, формирующейся при полном освещении, в отличие от сильно затененной образуется в три раза больше смоляных ходов. Часто у теневой хвои возникают только два или три смоляных хода. Хвоя растений варианта II по данному показателю близка к таковой в вариан-

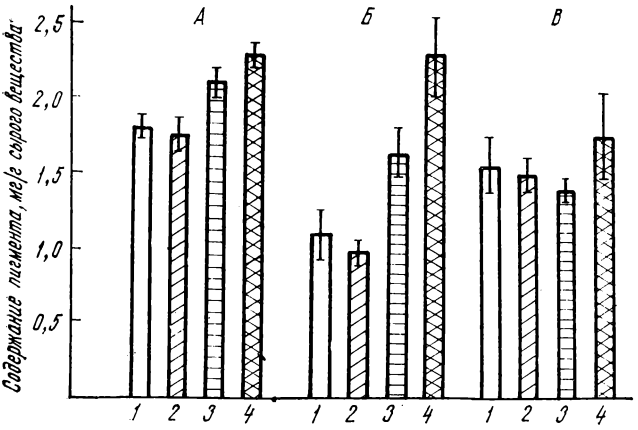


Рис. 1. Содержание пигментов в хвое, образовавшейся в 1971 г., при разных режимах освещения (5 июля 1972 г.)

А — хлорофилл *а*; *Б* — хлорофилл *b*; *В* — каротиноиды; *1, 2, 3, 4* — варианты освещенности.

те I. В первую очередь это относится к хвое 1974 и 1975 гг. Вариабельность числа смоляных ходов значительно выше в хвое растений затененных вариантов.

Значительное внимание было уделено изучению пигментной системы хвои, формирующейся при различных условиях освещения. Определение содержания пигментов велось на спектрофотометре СФ-4 по методу Т. Н. Годнева [5]. Для анализа брали объединенную пробу с пяти растений каждого варианта, дифференцированную по возрастам хвои. Исследовалась хвоя, сформировавшаяся до начала опыта (в 1971 г.), в год его закладки (1972 г.) и та, образование которой полностью проходило в новых световых условиях (хвоя 1973, 1974, 1975 гг.).

Непосредственно перед закладкой опыта у всех растений, подготовленных к посадке, определили содержание зеленых и желтых пигментов. Растения данных четырех групп по этим показателям практически не различались.

Через месяц после высаживания содержание зеленых пигментов в хвое 1971 г. образования в вариантах с затенением стало выше, чем в контроле (рис. 1). У сосны при 40 %-м освещении (вариант III) количество хлорофилла *а* возросло на 17,2, хлорофилла *b* — на 48,4 % по сравнению с контролем, при 20 %-м освещении (вариант IV) — соответственно на 28,2 и 104,6 %. Однако саженцы сосны при 80 %-м освещении (вариант II) по содержанию зеленых пигментов достоверных отличий от контрольных не имели. Отношение хлорофилла *а* к хлорофиллу *b* уменьшилось с увеличением затенения от 1,7 в контроле до 1,3 в III и 1,0 в IV вариантах.

Таблица 2

Сезонная динамика содержания пигментов в хвое 1972 г. образования, мг/г сырого вещества

Показатели	Вариант	Дата определения					
		1973 г.			1974 г.		
		1.VI	2.VII	2.VIII	2.VI	1.VII	1.VIII
Хлорофилл *a*	I	2,05±0,02	2,16±0,02	2,22±0,05	1,98±0,04	1,85±0,01	1,67±0,02
	II	2,16±0,05	2,12±0,04	2,02±0,03	1,84±0,02	1,71±0,02	1,81±0,06
	III	2,50±0,05	2,43±0,03	2,30±0,04	2,50±0,03	2,35±0,03	2,40±0,04
	IV	2,80±0,06	3,46±0,06	2,84±0,02	2,85±0,01	—	—
Хлорофилл *b*	I	0,56±0,04	1,00±0,04	1,12±0,03	0,85±0,05	1,40±0,03	0,78±0,03
	II	0,65±0,02	1,01±0,02	1,15±0,02	0,85±0,02	1,94±0,05	1,15±0,05
	III	0,88±0,03	1,12±0,01	1,67±0,03	1,65±0,03	2,02±0,02	1,91±0,02
	IV	1,34±0,06	1,85±0,02	2,11±0,04	1,53±0,01	—	—
Сумма хлорофиллов	I	2,61±0,04	3,16±0,04	3,34±0,04	2,83±0,09	3,25±0,04	2,45±0,03
	II	2,81±0,07	3,13±0,03	3,17±0,04	2,69±0,03	3,65±0,06	2,96±0,10
	III	3,38±0,07	3,55±0,04	3,97±0,07	4,15±0,05	4,37±0,06	4,31±0,06
	IV	4,14±0,10	5,31±0,07	4,95±0,05	4,38±0,01	—	—
Каротиноиды	I	1,61±0,01	1,47±0,02	1,48±0,02	1,54±0,02	1,65±0,03	1,25±0,24
	II	1,49±0,02	1,40±0,03	1,42±0,01	1,40±0,01	1,55±0,02	1,08±0,01
	III	1,61±0,01	1,61±0,01	1,57±0,03	1,80±0,01	1,82±0,03	1,50±0,03
	IV	1,74±0,04	2,18±0,01	1,77±0,03	1,90±0,02	—	—

Таблица 3

Сезонная динамика содержания пигментов в хвое 1973 г. образования, мг/г сырого вещества

Показатели	Вариант	Дата определения							
		1973 г.		1974 г.			1975 г.		
		2.VII	2.VIII	2.VI	1.VII	1.VIII	19.VI	1.VII	1.VIII
Хлорофилл *a*	I	1,20±0,02	1,08±0,03	1,49±0,02	1,62±0,02	1,71±0,01	1,53±0,02	1,26±0,01	1,49±0,02
	II	1,28±0,02	1,34±0,04	1,64±0,03	1,62±0,03	2,01±0,02	1,35±0,02	1,30±0,01	1,31±0,02
	III	1,62±0,04	1,49±0,03	2,26±0,05	2,43±0,03	2,58±0,07	1,97±0,01	2,16±0,08	1,89±0,03
	IV	2,10±0,03	2,03±0,03	2,70±0,01	—	—	—	—	—
Хлорофилл *b*	I	0,60±0,02	0,74±0,04	0,56±0,03	1,12±0,05	0,64±0,01	1,14±0,02	0,98±0,03	1,45±0,03
	II	0,68±0,05	0,77±0,05	0,66±0,01	1,29±0,02	0,94±0,02	1,30±0,01	1,08±0,02	1,02±0,06
	III	0,75±0,03	0,94±0,02	1,28±0,03	2,32±0,03	1,84±0,03	2,02±0,06	2,03±0,09	2,17±0,10
	IV	1,06±0,03	1,02±0,01	1,53±0,03	—	—	—	—	—
Сумма хлорофиллов	I	1,80±0,03	1,82±0,06	2,05±0,04	2,74±0,06	2,35±0,01	2,67±0,02	2,24±0,04	2,94±0,03
	II	1,96±0,06	2,10±0,04	2,30±0,04	2,91±0,05	2,95±0,04	2,65±0,03	2,38±0,03	2,93±0,08
	III	2,37±0,02	2,43±0,05	3,54±0,07	4,75±0,09	4,42±0,06	3,99±0,06	4,18±0,02	4,06±0,13
	IV	3,16±0,05	3,05±0,05	4,23±0,04	—	—	—	—	—
Каротиноиды	I	0,86±0,02	0,81±0,02	1,22±0,01	1,30±0,04	1,18±0,01	0,87±0,01	0,82±0,03	0,74±0,01
	II	0,88±0,01	1,00±0,03	1,26±0,03	1,38±0,05	1,34±0,02	0,86±0,01	0,81±0,01	0,74±0,03
	III	1,07±0,02	1,06±0,04	1,55±0,02	1,82±0,03	1,48±0,01	0,92±0,01	0,86±0,02	1,11±0,02
	IV	1,39±0,03	1,42±0,03	1,84±0,01	—	—	—	—	—

Таблица 4

Сезонная динамика содержания пигментов в хвое 1974 г. образования, мг/г сырого вещества

Показатели	Вариант	Дата определения				
		1974 г.		1975 г		
		1.VII	1.VIII	19.VI	1.VII	1.VIII
Хлорофилл *a*	I	1,01±0,01	1,26±0,03	1,45±0,01	1,34±0,03	1,61±0,02
	II	1,17±0,01	1,51±0,01	1,31±0,01	1,20±0,01	1,28±0,03
	III	1,35±0,01	1,68±0,03	1,81±0,04	1,50±0,01	2,00±0,04
	IV	1,60±0,02	2,12±0,03	—	—	—
Хлорофилл *b*	I	0,73±0,05	0,49±0,01	0,95±0,01	1,00±0,04	1,37±0,02
	II	0,76±0,03	0,63±0,01	1,10±0,02	0,94±0,01	1,69±0,05
	III	0,85±0,05	0,94±0,01	1,81±0,06	1,22±0,02	2,30±0,03
	IV	1,00±0,04	1,12±0,08	—	—	—
Сумма хлорофиллов	I	1,74±0,06	1,75±0,04	2,40±0,02	2,34±0,06	2,98±0,03
	II	1,93±0,03	2,14±0,01	2,41±0,03	2,14±0,02	2,97±0,06
	III	2,20±0,05	2,62±0,03	3,62±0,09	2,53±0,03	4,30±0,07
	IV	2,60±0,0	3,24±0,05	—	—	—
Каротиноиды	I	—	0,83±0,01	0,86±0,01	0,79±0,02	0,82±0,05
	II	—	1,02±0,01	0,84±0,01	0,73±0,01	0,74±0,01
	III	—	1,05±0,02	0,94±0,01	0,92±0,03	1,05±0,03
	IV	—	1,04±0,02	—	—	—

Наблюдения, проведенные на хвое 1972 г. образования (табл. 2) на второй и третий годы ее жизни, показали, что растения вариантов с освещенностью 20 и 40 % имели максимальное количество пигментов. Растения варианта II (80 % освещения) мало отличались от контроля, а в некоторых случаях имели даже более низкое содержание пигментов. Так, на 2 июля 1973 г. в хвое растений варианта II количество хлорофилла *a* по сравнению с контролем составило 98,1 %, в III — 112,5 и в IV — 160,2 %; количество хлорофилла *b* было равно соответственно 101,0, 112,0 и 185,0 %, а каротиноидов — 95,2, 109,5 и 148,3 %.

Аналогичные результаты получены при изучении динамики содержания пигментов в хвое 1973 г. образования (табл. 3). Растения самых затененных вариантов имели максимальное количество как зеленых, так и желтых пигментов. В течение трех лет исследования у растений вариантов III и IV количество хлорофилла *a* было выше, чем у контрольных растений, на 26,8—71,4 и 75,0—88,0 %; хлорофилла *b* — на 25,0—187,5 и 37,8—173,2 %; каротиноидов — на 4,9—50,0 и 50,8—75,3 %.

С увеличением возраста хвои 1973 г. образования отмечено изменение содержания в ней пигментов во всех вариантах. Максимум содержания хлорофилла *a* наблюдался на втором году жизни хвои (в 1974 г.). С возрастом в хвое возросло содержание хлорофилла *b*: в условиях полного и 80 %-го освещения оно было максимальным на третьем году жизни хвои. При 40 %-м же освещении наибольшее количество данного пигмента накапливалось на втором году жизни хвои, оставаясь практически на том же уровне и в течение третьего года. Максимум в содержании каротиноидов наступал у растений всех вариантов на втором году жизни хвои.

В табл. 4 приведены данные по содержанию пигментов в хвое 1974 г. образования. У растений самых затененных вариантов по сравнению с контролем также выше содержание зеленых пигментов. Количество хлорофилла *a* у растений варианта III было больше, чем в контроле, на 11,9—33,7 %, варианта IV — на 58,4—68,3 %, хлорофилла *b* — на 16,4—91,8 и 37,0—128,6 % соответственно. Содержание каротиноидов также выше у растений наиболее затененных вариантов.

Определение содержания пигментов в хвое 1975 г. образования показало, что в жаркое, засушливое лето разница между контрольным и опытными вариантами становится менее существенной (рис. 2). Содержание хлорофилла *a* у растений варианта II даже понизилось (на 6,6 %) и превышало контроль всего на 16,0 %, а у растений варианта III — на 5,7—19,1 %. Количество хлорофилла *b* было больше у растений затененных вариантов: II — на 10,0—21,7 и III — на 21,0—40,6 %. Если 1 июля количество каротиноидов в хвое растений всех трех вариантов практически не отличалось, то уже 1 августа можно

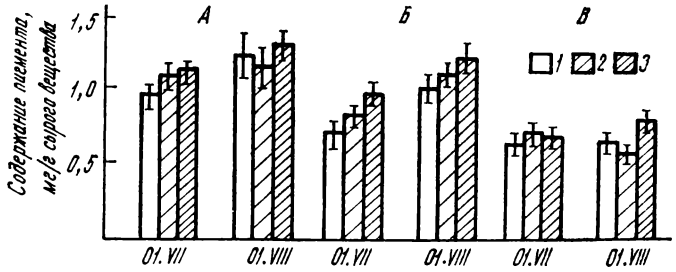


Рис. 2. Содержание пигментов в хвое, образовавшейся в 1975 г., при разных режимах освещения.

Усл. обозначения те же, что на рис. 1.

было отметить большее содержание желтых пигментов в варианте III по сравнению с двумя другими. Разница по этому показателю между растениями вариантов I и III составила 22,4 %.

Исследование содержания пигментов в суточной динамике у растений двух вариантов — I (контрольный) и III (40 % освещенности) — показало (табл. 5), что во все часы наблюдений сохраняется более высокое содержание хлорофиллов в затененном варианте: хлорофилла *a* было больше в 1,3—1,5 раза, *b* — в 1,5—1,8 раза по сравнению с открытым местом. Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* у растений контрольного варианта выше, чем у затененного. Имеется тенденция к некоторому увеличению количества желтых пигментов в варианте с меньшей освещенностью. Можно отметить более значительные суточные колебания в содержании хлорофилла *b* по сравнению с другими пигментами.

Итак, с уменьшением освещения наблюдается повышение концентрации зеленых и желтых пигментов в хвое сосны, особенно значительное при 40 и 20 %-м уровнях освещенности. Факт увеличения содержания зеленых пигментов при затенении сеянцев ряда древесных видов отмечался и другими исследователями [7, 14, 8]. Аналогичные результаты на взрослых деревьях ели были получены Н. И. Казимировым с сотрудниками [12], которые установили, что снижение освещения от полного до 25 %-го вызывало повышение содержания в хвое хлорофиллов. Причем изменение условий освещенности отразилось не только на хвое, выросшей при заданном освещении, но и на хвое, сформированной за один-два года до изменения светового режима. По мнению этих исследователей, подобное явление отражает приспособительную реакцию ели, направленную на поддержание энергетического уровня фотосинтетического аппарата, необходимого для фотохимических реакций.

Относительно ответной реакции каротиноидов на уменьшение освещенности нет единого мнения. С одной стороны, в некото-

Таблица 5

Суточная динамика содержания пигментов в хвое 1974 г. образования при разной освещенности (11 августа 1975 г.), мг/г сырого вещества

Время суток, ч	Вариант	Хлорофилл *a*	Хлорофилл *b*	Хлорофилл *a/b*	Каротиноиды
6	I	1,16±0,06* / 1,35—0,97	0,78±0,19 / 1,06—0,50	1,49	0,97±0,06 / 1,17—0,77
	III	1,63±0,05 / 1,80—1,46	1,29±0,05 / 1,44—1,14	1,26	1,08±0,04 / 1,21—0,95
8	I	1,19±0,03 / 1,28—1,11	0,92±0,04 / 1,06—0,68	1,29	1,02±0,03 / 1,25—0,79
	III	1,70±0,04 / 1,83—1,57	1,70±0,34 / 2,75—0,65	1,00	1,16±0,01 / 1,20—1,12
10	I	1,30±0,03 / 1,37—1,23	1,10±0,04 / 1,21—0,87	1,18	1,02±0,03 / 1,13—0,91
	III	1,65±0,10 / 2,21—1,09	1,58±0,05 / 1,74—1,42	1,04	1,13±0,05 / 1,31—0,95
12	I	1,25±0,01 / 1,28—1,22	1,11±0,11 / 1,48—0,74	1,13	0,94±0,02 / 1,04—0,84
	III	1,68±0,10 / 1,99—1,37	1,64±0,09 / 1,92—1,36	1,02	1,13±0,06 / 1,34—0,92
14	I	1,20±0,06 / 1,38—1,02	1,06±0,05 / 1,20—0,92	1,13	0,98±0,05 / 1,15—0,81
	III	1,73±0,06 / 1,94—1,52	1,63±0,09 / 1,93—1,33	1,06	1,12±0,03 / 1,24—1,00
16	I	1,13±0,07 / 1,35—0,91	1,02±0,02 / 1,30—0,74	1,11	0,91±0,04 / 1,22—0,60
	III	1,65±0,07 / 2,20—1,10	1,79±0,19 / 2,39—1,19	0,92	1,13±0,02 / 1,21—1,05
18	I	1,28±0,05 / 1,44—1,12	1,17±0,10 / 1,57—0,77	1,09	0,95±0,02 / 1,05—0,85
	III	1,70±0,05 / 1,85—1,55	1,65±0,10 / 2,00—1,30	1,03	1,07±0,04 / 1,23—0,91

* Над чертой — показатель $M \pm m$, под чертой — лимиты.

Время суток, ч	Вариант	Хлорофилл			Каротиноиды
		a	*b*	*a/b*	
20	I	1,21±0,05 / 1,37—1,05	1,16±0,02 / 1,22—1,10	1,04	0,95±0,02 / 1,04—0,86
	III	1,61±0,02 / 1,67—1,55	1,70±0,01 / 1,72—1,68	0,95	1,12±0,02 / 1,21—1,03
22	I	1,11±0,15 / 1,59—0,63	1,18±0,08 / 1,44—0,92	0,94	0,97±0,03 / 1,08—0,86
	III	1,60±0,01 / 1,61—1,59	1,72±0,13 / 2,15—1,29	0,93	1,12±0,01 / 1,17—1,07

рых работах указывается на то, что под действием света разной интенсивности содержание каротиноидов меняется незначительно [3, 15, 17]. С другой стороны, имеются исследования, результаты которых свидетельствуют о снижении содержания желтых пигментов под действием света более низкой интенсивности [18, 2, 1]. Существует и третья точка зрения, согласно которой в результате уменьшения интенсивности освещения происходит увеличение количества каротиноидов [6, 14, 13]. Результаты, полученные в нашем эксперименте, подтверждают это мнение.

Одним из важных показателей работы фотосинтетического аппарата является интенсивность фотосинтеза. Определение ее проводилось радиометрическим методом [4] при повышенной (1 %) концентрации CO_2 в камере. Величина интенсивности фотосинтеза, полученная этим методом, значительно превышает данные газометрического метода при естественной концентрации CO_2 в воздухе. Исследования проводили при полном естественном освещении и при 20 и 60 %-м затемнении. Для получения сопоставимых результатов хвоя всех вариантов помещалась в одну камеру одновременно. В большинстве случаев интенсивность фотосинтеза (табл. 6) хвои растений варианта III в расчете на 1 г сухого вещества выше, чем у контрольных. При пересчете на биологическую единицу (одна пара хвоинок) интенсивность фотосинтеза во всех случаях превышала контроль.

При кратковременных экспозициях (3—5 мин) интенсивность фотосинтеза двухлетней хвои во всех вариантах достигала максимальных значений при полном естественном освещении, а при 60 %-м затенении снижалась в четыре-пять раз. Интенсивность фотосинтеза однолетней хвои при затенении в 60 % снижалась всего в два раза (табл. 7). Способность резко увеличивать интенсивность фотосинтеза теневой хвои при кратковременных экспозициях в условиях высокой освещенности позво-

Таблица 6

Интенсивность фотосинтеза хвои сосны при различных режимах освещенности, % к варианту I

Вариант	Возраст хвои, лет	Освещенность в период определения, % к полному освещению					
		100		80		40	
		А*	Б	А	Б	А	Б
7 июня 1974 г.							
II	2	66,1	36,5	105,2	61,4	90,4	56,1
III	2	63,7	20,1	132,8	56,2	161,2	65,6
II	3	73,1	44,0	121,5	80,7	90,1	70,5
III	3	51,4	29,2	97,5	54,8	127,0	83,4
4 июля 1974 г.							
II	1	100,8	71,2	130,6	92,1	111,8	67,3
III	1	128,0	40,2	164,8	50,2	159,8	54,0
II	2	105,2	64,7	117,2	64,3	105,4	61,8
III	2	121,9	29,0	144,4	40,2	155,4	47,7
6 августа 1974 г.							
II	1	111,9	97,7	112,8	103,5	97,9	82,8
III	1	156,3	56,1	156,6	47,2	141,8	42,8
II	2	121,8	79,3	100,1	71,5	107,0	73,7
III	2	141,7	25,6	141,4	32,3	131,8	30,5
II	3	109,9	86,7	99,7	79,5	81,8	84,3
III	3	117,9	53,8	176,1	74,3	106,1	68,4

* А — мг/г сухого вещества хвои, Б — мг на пару хвоинок.

Таблица 7

Влияние затенения на интенсивность фотосинтеза хвои сосны, произрастающей при разных режимах освещенности, % к интенсивности фотосинтеза при полном естественном освещении

Освещенность, % от полного естественного освещения	Возраст хвои, лет	Вариант					
		I		II		III	
		А*	Б	А	Б	А	Б
80	1	80,4	81,9	104,2	105,9	103,5	102,2
40	1	44,3	48,8	49,1	46,1	55,3	65,6
80	2	62,2	68,6	69,4	68,2	73,8	95,0
40	2	21,0	21,1	21,0	20,1	26,8	34,7

* А и Б — то же, что в табл. 6.

Годичный прирост стволиков сосны в высоту при разных режимах

Вариант	1972	1973	1974	1975	1976
I	7,0±0,1 (7,2—6,8)	9,8±0,2 (10,2—9,4)	28,6±0,4 (29,4—27,8)	29,0±0,4 (29,8—28,2)	41,2±0,5 (42,2—40,2)
II	7,1±0,1 (7,3—6,8)	7,3±0,2 (7,6—7,0)	19,0±0,4 (19,7—18,3)	25,5±0,6 (26,8—24,2)	34,6±0,8 (36,2—33,0)
III	7,3±0,1 (7,6—7,0)	3,1±0,1 (3,4—2,8)	6,0±0,3 (6,5—5,5)	11,6±0,5 (12,6—10,6)	17,1±0,9 (18,9—15,3)
IV	7,6±0,2 (7,9—7,3)	1,2±0,1 (1,3—1,1)	2,1±0,1 (2,2—2,0)	—	—

ляет затененным растениям наиболее эффективно использовать в естественных условиях любое кратковременное увеличение освещенности.

Поскольку сосна обыкновенная — вид светолюбивый, хроническое затенение должно было сказаться и на ростовых процессах. Поэтому представляло интерес, в какой степени затенение снижает интенсивность ростовых процессов и какие компенсаторные механизмы обеспечивают выживаемость сосны в этих условиях. Известно, что фотосинтез растений при полном естественном освещении значительную часть времени происходит в условиях светового насыщения, поэтому снижение освещенности до определенного предела не должно сказываться на их продуктивности. В связи с этим можно было предположить, что незначительное (20 %) затенение не окажет существенного влияния на показатели ростовых процессов (приросты в высоту и по диаметру). Однако высаженные в мае 1972 г. сеянцы только в первый год не имели различий по росту в высоту между вариантами (табл. 8). Уже в 1974 г. годичные приросты контрольных растений превышали приросты сосен вариантов III и IV в 4,5 и 14 раз соответственно. В 1975 г., как указывалось выше, погибли последние растения варианта IV.

Выяснилось, что даже слабое затенение снижает интенсивность роста сосны обыкновенной. Так, растения варианта II были на 10—12 % ниже по высоте и тоньше по диаметру, а сухой вес надземной части — на 20 % меньше, чем у контрольных экземпляров (см. табл. 8, 9). Таким образом, затенение сосны обыкновенной даже в небольшой степени вызывает снижение ее продуктивности. Данное явление было отмечено Ю. Л. Цельникер [17] и для других светолюбивых древесных растений. Объяснить это можно тем, что хроническое 20 %-е затенение сокращает период эффективной освещенности, обеспечивающей высокую интенсивность фотосинтеза.

Таблица 8

освещенности, см

1977	1978
50,3±0,9 (52,0—48,6)	50,1±0,7 (51,4—48,8)
43,6±1,1 (45,8—41,4)	44,4±1,1 (46,6—42,2)
17,5±0,8 (19,2—15,8)	21,6±1,0 (23,7—19,5)
—	—

Как видно из табл. 9, затенение приводит к увеличению доли хвои в сухом весе всего растения. Относительное увеличение охвоенности можно рассматривать как приспособительную реакцию к снижению уровня освещенности. Средняя продолжительность жизни хвои при затенении в первые годы увеличивается (см. табл. 9). В связи с этим изучался вопрос о максимальной продолжительности жизни хвои. При этом за последний год жизни был принят возраст мутовки, на которой сохранились живые (зеленые) хвоинки, независимо от их числа. Определение проводилось у всех особей всех вариантов. Оказалось, что максимальная продолжительность жизни хвои возрастает с увеличением высоты сосен, независимо от варианта (табл. 11). Таким образом, при одинаковом режиме освещенности самая высокая продолжительность жизни хвои наблюдалась у наиболее быстрорастущих деревьев. Возможно, эта связь проявляется только на определенном возрастном этапе (в данном эксперименте продолжительность жизни хвои изучалась у 10-летних растений). Следует учесть, что оставшиеся несколько пар хвоинок практически не играют никакой роли в обеспечении фотоассимилятами самого растения: они, вероятно, «работают» только на себя, потребляя при этом воду, а также минеральное питание.

Изучение продолжительности жизни хвои по методу А. Звиргзда [10], проведенное в последующие годы (табл. 10), показало, что среднее затенение (вариант III) существенно сокращает среднюю длительность функционирования хвои. Разница по этому показателю между вариантами I и II незначительна. Максимальная же длительность жизни хвои остается более высокой в условиях затенения. При неблагоприятном световом режиме заметный опад хвои начинается уже на втором году ее жизни и значительно усиливается на третьем. В условиях оптимальной освещенности опадение хвои в первые два-три года ее жизни минимально, и лишь начиная с четвертого года, как правило, происходит интенсивный хвоепад. Старой хвои при полной освещенности почти не остается, а при затенении, особенно в варианте III, сохраняется хвоя шестого и даже седьмого года жизни, хотя и в незначительном количестве.

Таким образом, основная масса хвои в условиях низкой освещенности живет меньшее количество лет. Ускорение процессов старения хвои при 40 %-ном затемнении (вариант III) подтверждено и изучением водоудерживающей способности разновозрастной хвои в 1982—1984 гг. Так, снижение водоудерживающей

Таблица 9

Влияние затенения на морфологические показатели и продолжительность жизни хвои сосны (1979 г.)

Показатели	Варианты		
	I	II	III
Высота, см	242,0±3,18 (180,0—248,4)	213,8±,40 (221,7—205,9	114,4±3,8 (118,3—110,7)
Диаметр основания, мм	34,4±0,6 (35,5—33,3)	30,9±08 (32,5—29,3)	15,7±0,5 (16,6—14,8)
Диаметр мутовки 1976 г. образования, мм	19,0±0,4 (19,8—18,2)	18,7±0,4 (19,5—17,9)	11,0±0,3 (11,6—10,4)
Продолжительность жизни хвои, лет	3,28±0,02 (3,33—3,23)	3,85±0,05 (3,96—3,74)	3,75±0,05 (3,86—3,64)
В % к контролю			
высота	100	88,3	47,3
диаметр	100	89,8	45,6
сухой вес надземной части	100	81,1	16,1
сухой вес хвои	100	91,9	26,3
Отношение, %			
веса хвои к весу надземной части	24,7	28,0	40,4
веса ствола к весу надземной части	61,3	51,4	44,8

Таблица 10

Сохранность хвои разных лет образования (%) и средняя продолжительность ее жизни (лет) в разных условиях освещения

Год образования хвои	Варианты		
	I	II	III
1983	—/98,7*	—/99,6	—/97,0
1982	100,0/97,0	99,8/96,1	99,6/82,6
1981	96,5/82,0	99,3/69,6	83,0/32,9
1980	91,9/50,0	90,1/39,0	79,8/17,8
1979	51,5/7,0	58,6/10,4	36,2/10,9
1978	2,2/—	6,8/0,1	3,5/2,7
1977	0,04/—	0,9/—	0,7/0,9
1976	0,01/—	0,1/—	0,1/—
Средняя продолжительность жизни	3,45/3,33	3,56/3,13	3,03/2,45

* В числителе — данные 1982 г., в знаменателе — 1983 г.

Таблица 11

Дифференциация насаждений сосны, произрастающих при разных режимах освещенности

Высота, см	Колич. растений, %	Средняя высота, см	Максимальная продолжительность жизни хвои, лет	Прирост ствола в высоту за 1978 г., см
		Вариант I (контроль)		
101—150	2,5	135,4±6,4 (151,9—118,9)	2,4±0,2 (2,95—1,85)	22,0±2,4 (28,1—15,9)
151—200	13,8	179,7±2,1 (184,1—175,3)	2,9±0,1 (2,71—3,09)	34,2±1,9 (38,1—30,3)
201—250	44,1	235,9±1,0 (237,9—234,0)	3,3±0,02 (3,26—3,34)	47,9±0,9 (49,7—46,1)
251—300	32,2	268,3±1,3 (270,8±265,8)	3,4±0,02 (3,35—3,45)	57,7±1,0 (59,6—55,8)
301—350	6,9	313,0±1,7 (316,7—309,3)	3,6±0,1 (3,77—3,43)	68,6±2,0 (73,0—64,2)
351—400	0,5	369	4,0	84
		Вариант II		
50—100	1,0	88	2,0	12
101—150	12,0	125,2±3,9 (137,7—116,7)	3,2±0,2 (3,6—2,8)	25,2±2,9 (31,4—19,0)
151—200	23,0	182,4±2,7 (188,0—176,8)	3,7±0,2 (3,36—4,04)	38,7±1,6 (42,0—35,4)
201—250	27,0	222,7±2,2 (227,2—218,2)	4,1±0,1 (4,3—3,9)	46,8±1,9 (50,7—42,9)
251—300	25,0	269,7±2,5 (274,9—264,5)	4,04±0,1 (4,25—3,83)	55,6±1,3 (58,4—52,8)
301—350	2,0	305,5	4,0	70,5
		Вариант III		
50—100	34,5	84,8±3,0 (91,1—78,5)	3,5±0,1 (3,75—3,25)	17,6±1,4 (20,5—14,7)
101—150	53,4	121,6±2,0 (125,5—117,7)	3,8±0,1 (3,97—3,63)	21,7±1,3 (24,3—19,1)
151—200	12,1	168,0±5,1 (180,1—155,9)	4,3±0,1 (4,65—3,95)	32,6±2,3 (37,9—27,3)

способности с возрастом хвои происходит значительно быстрее в более затененных условиях, чем в контроле (вариант I) или при слабом затенении (вариант II).

Многолетний эксперимент показал, что хроническое дозированное затенение оказывает значительное влияние на ассимиляционный аппарат сосны обыкновенной — его анатомо-морфологическое строение, пигментную систему, активность фотосинтетических процессов, скорость старения и длительность жизни, что, в свою очередь, обусловливает интенсивность роста деревьев в высоту и по диаметру, их продуктивность. Даже незначительное затенение отрицательно влияет на процессы роста и продуктивность сосны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акимкина Г. Ф., Акимкин Н. С. Влияние сплошных рубок на фотосинтез и рост подроста пихты сибирской.— В кн.: Молодые ученые — лесному хозяйству Казахстана. Щучинск, 1980, с. 198—203.

2. Борисов В. М., Акимкин Н. С., Акимкина Г. Ф. Фотосинтез, дыхание и содержание пигментов у подроста пихты сибирской под пологом леса и на сплошных вырубках.— Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1978, № 8, с. 100—104.

3. Брандт А. В., Деревянко В. Г., Павлова И. Р., Тагеева С. В. Значение различной интенсивности и спектрального состава света для пигментообразования растениями.— Биофизика, 1957, т. 2, вып. 6, с. 649—660.

4. Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 306 с.

5. Годнев Т. Н. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. Минск: Изд-во АН БССР, 1952. 164 с.

6. Годнев Т. Н., Судник Н. С. О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима.— Физиология растений, 1956, т. 3, вып. 4, с. 352—354.

7. Годнев Т. Н., Терентьев В. М. Влияние светового режима на формирование пигментов и рост сеянцев некоторых древесных пород.— В кн.: Сборник научных трудов Института биологии АН БССР. Минск, 1951, вып. 2, с. 121—130.

8. Градецкас А. И. Влияние различной интенсивности затенения на рост сеянцев ели.— Лесоведение, 1969, № 1, с. 95—97.

9. Завьялова Н. С., Юшков В. И. Влияние освещенности на морфологические и физиологические свойства молодых растений сосны обыкновенной.— Экология, 1979, № 5, с. 39—45.

10. Звиргзд А. Долговечность хвои голосеменных в Советской Прибалтике.— В кн.: Международный симпозиум по дендрологии. Прага — Нитра, 1967, с. 213—214.

11. Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 60 с.

12. Казимиров Н. И., Морозова Р. М., Новицкая Ю. Е. Экологические особенности и режим питания ели на Европейском Севере.— В кн.: Питание древесных растений и проблема повышения продуктивности лесов. Петрозаводск, 1972, с. 3—32.

13. Леина Г. Д. Влияние рубки на содержание пигментов в хвое подроста ели.— В кн.: Рубки и восстановление леса на Севере. Архангельск, 1968, с. 205—216.

14. Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И. Влияние света на древесные растения. Минск: Наука и техника, 1969. 176 с.

15. Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. Н. Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света.— Докл. АН СССР, 1957, т. 113, № 2, с. 465—467.

16. Терешин Ю. А. Эколого-физиологическая изменчивость сосны обыкновенной в молодых ценопопуляциях на Среднем и Южном Урале.— В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Красноярск, 1982, часть I, с. 103.

17. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 213 с.

18. Griffits M., Sistrom W. R., Cohen-Basire G., Stanier R. J., Calvin M. Function of carotenoids in photosynthesis.— Nature, 1955, v. 176, N 4495, p. 1211—1215.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

Н. С. ЗАВЬЯЛОВА, В. И. МАКОВСКИЙ, Н. С. МУХИНА

ВЛИЯНИЕ ЛЕСООСУШЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ХВОИ ПОДРОСТА И ДРЕВОСТОЯ БОЛОТНЫХ СОСНЯКОВ

Одним из высокоэффективных средств повышения продуктивности болотных лесов является лесоосушительная мелиорация. Сущность ее заключается в том, чтобы на избыточно увлажненных почвах снизить уровень почвенно-грунтовых вод (ПГВ) до такой глубины, при которой могли бы создаться благоприятные условия для жизнедеятельности корневых систем древостоя.

Режим увлажнения и аэрации почвы определяет физиологическую активность корней, транспорт минеральных солей и органических веществ в надземные органы, в том числе и в хвою. В свою очередь, физиологическая активность хвои (и прежде всего, ее фотосинтетическая деятельность) — важнейший фактор, определяющий продуктивность древостоев [1, 2, 3].

К индикационным признакам экологической и лесоводственной эффективности лесоосушения можно отнести такие показатели, как длина, зольность хвои разного возраста и содержание в ней пигментов. В связи с этим были подобраны три пробные площади болотных сосняков, из которых один (сосняк хвощово-осоковый) находится в неосушенном состоянии, а два других (вейниково-осоковый и кустарничково-осоковый мезотрофный) осушены. Осушительно-мелиоративные работы были закончены осенью 1977 г. Поскольку таксационная характеристика упомянутых пробных площадей опубликована [4, 7], отметим только, что все сосняки имеют IV класс возраста, V класс бонитета.

В первые годы после осушения резкое снижение уровня ПГВ должно сильно повлиять на адаптацию и, следовательно, на физиологическую активность корневых систем. В этот период говорить об экологической и лесоводственной эффективности осушения преждевременно. Тем не менее в 1979 г. были отобраны образцы хвои подроста ели (средний возраст 20—25 лет) и соснового древостоя для выявления влияния снижения уровня ПГВ на пигментную систему. В течение вегетационного периода 1979 г. средний уровень ПГВ в сосняке хвощово-осоковом был равен 19 см, в вейниково-осоковом 51 см и кустарничково-

Таблица 1

Содержание пигментов в хвое разного возраста соснового древостоя (над чертой) и елового подроста (под чертой) осушенных типов леса, % к сосняку хвощово-осоковому (1979 г.)

Пигменты	Год образования хвои					
	1979		1978		1977	
	А *	Б	А	Б	А	Б
Хлорофилл *a*	114,3/106,9	104,8/93,1	96,9/113,8	103,1/100,0	93,5/107,4	112,6/111,1
Хлорофилл *b*	94,4/100,0	106,0/94,4	100,0/131,3	108,3/106,3	88,0/113,3	120,0/120,0
Каротиноиды	107,8/106,1	113,7/89,4	100,0/126,7	104,3/118,3	98,6/101,6	121,7/117,5

* А — сосняк вейниково-осоковый, Б — сосняк кустарничково-осоковый.

Таблица 2

Содержание пигментов в хвое разного возраста соснового древостоя осушенных типов леса, % к сосняку хвощово-осоковому (1982 г.)

Пигменты	Год образования хвои					
	1982		1981		1980	
	А *	Б	А	Б	А	Б
Хлорофилл *a*	105,9**/100,0	94,1/100,0	158,8/94,5	152,9/89,1	—/96,3	—/78,6
Хлорофилл *b*	87,5/110,0	100,0/90,0	150,0/93,8	164,3/93,8	—/87,5	—/68,8
Каротиноиды	88,2/93,1	79,4/98,3	142,6/96,6	155,6/94,3	—/89,0	—/87,9

* А и Б — то же, что в табл. 1.
** Даты определения: над чертой — 21.VI, под чертой — 5.VIII.

Таблица 3

Длина и зольность хвои сосны в сосняках вейниково-осоковом (А), кустарничково-осоковом (Б) и хвощово-осоковом (В)

Год формирования хвои	А	Б	В
1982	43,4/1,57*	45,7/1,66	39,2/2,01
1981	42,8/2,43	44,7/1,72	39,9/2,07
1980	37,2/2,48	43,3/1,51	44,5/1,74

* В числителе — длина (мм), в знаменателе — зольность (%).

осоковом 44 см. В августе этот показатель достигал 28, 72 и 59 см соответственно.

Отбор образцов хвои для определения содержания пигментов проводился 8—9 августа 1979 г. Результаты анализов представлены в табл. 1, где показано процентное содержание пигментов в разновозрастной хвое осушенных типов леса по отношению к контролю, за который принят неосушенный сосняк хвощово-осоковый.

Как видно из табл. 1, осушение уже на второй год привело к увеличению содержания пигментов в хвое сосны кустарничково-осокового мезотрофного типа леса. Содержание хлорофилла и здесь повысилось в зависимости от возраста хвои от 3,1 до 21,7 %. Во втором осушенном типе леса содержание этих пигментов увеличилось только в хвое первого года жизни (1979 г.), а второго и третьего — уменьшилось.

Содержание пигментов в хвое елового подроста также изменилось — оно во всех типах леса повысилось на 6,3—31,3 %, кроме сосняка кустарничково-осокового, где хвоя первого года жизни у елового подроста имела тенденцию к снижению содержания хлорофилла и особенно — каротиноидов. В целом же на второй год осушения подрост ели оказался более отзывчивым на изменение условий произрастания.

Для того, чтобы проследить дальнейшую судьбу пигментов в хвое сосновых древостоев, в 1982 г. (на пятом году после осушения) был проведен повторный анализ. Образцы хвои отбирали в два срока: 21 июня и 5 августа. Отметим, что хвоя первого года жизни, собранная в июне, находилась еще в стадии формирования (табл. 2).

Обращает на себя внимание резкое повышение содержания всех пигментов в июньских образцах хвои второго года жизни (1981 г.). По сравнению с неосушенным сосняком хвощово-осоковым на осушенных пробных площадях содержание пигментов достигло 142,6—164,3 %. В августе их количество снизилось в хвое как второго, так и третьего года жизни, а в сосняке кустарничково-осоковом содержание хлорофилла *b* уменьшилось и в хвое первого года. Причиной уменьшения содержания пигментов, по-видимому, является засушливая вторая половина вегетационного периода 1982 г. и снижение уровня ПГВ в осушенных типах леса до 80—100 см глубины. Проявился эффект переосушения торфяных почв. Для того, чтобы убедиться в этом предварительном выводе, необходимо продолжить определение содержания пигментов в вегетационные сезоны более влажных лет. По сравнению с сосняком хвощово-осоковым на осушенных пробных площадях в июньских образцах хвои первого года жизни (1982 г.) отмечается некоторое снижение содержания хлорофилла *a* в сосняке кустарничково-осоковом и существенное уменьшение количества хлорофилла *b* — в вейниково-осоковом. Меньше стало и каротиноидов. Возможно, это связано

с большей изменчивостью хвои первого года жизни [6]. Но такое явление можно объяснить и более длительным сохранением сезонной мерзлоты в торфяных почвах осушенных сосняков и, следовательно, несколько запоздалыми сроками начала вегетации.

Следует отметить, что продолжительность жизни хвои в осушенных и неосушенных болотных сосняках практически одинакова и равна трем годам. Наибольшую массу имеет хвоя второго года жизни. Сохранность хвои четвертого года жизни составила менее 2 % по отношению к хвое второго года жизни. Хвои третьего года к концу июня сохраняется только 30—32 % от общего веса хвои второго года, тогда как хвоя первого года к началу июля полностью еще не сформировывается. В хвое второго года жизни накапливается и максимальное количество всех пигментов [5, 2]. Поэтому для индикационных целей лучше использовать хвою второго года жизни, чем первого и третьего. Особенно это важно при комплексных исследованиях, проводимых в сезонной динамике.

Помимо содержания пигментов, в 1982 г. определялись средняя длина хвои и ее зольность. Полученные данные приведены в табл. 3, где длина хвои является средней из 50 измерений, а зольность — из двух повторностей.

Эти данные свидетельствуют о некотором увеличении длины хвои в сосняке вейниково-осоковом и снижении ее в сосняке кустарничково-осоковом по сравнению с неосушенным сосняком хвощово-осоковым. В последнем типе леса исключение составляет хвоя третьего года жизни (1980 г.). По-видимому, переосушение сильнее сказалось на мезотрофном сосняке кустарничково-осоковом, где зольность торфа и содержание подвижных форм азота, фосфора и калия значительно меньше, чем в евтрофных типах леса. Обнаружена тенденция повышения зольности хвои с уменьшением ее размеров.

В заключение следует отметить, что устойчивое снижение уровня почвенно-грунтовых вод существенно сказывается на содержании пигментов в хвое уже на второй год после осушения. Содержание пигментов находится в зависимости от режимов ПГВ.

Относительно глубокое стояние ПГВ (переосушение) так же, как и избыточное увлажнение почвы, отрицательно влияет на ассимиляционный аппарат и, следовательно, фотосинтетическую деятельность хвои. В этом отношении содержание пигментов, довольно быстро реагирующее на изменение условий произрастания, может служить одним из индикационных показателей эффективности гидролесомелиоративных мероприятий. Приведенные факты свидетельствуют о том, что и на пятый год после осушения сосновый древостой еще не полностью адаптировался к новым условиям произрастания, связанным с изменением режима увлажнения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гулидова И. В. Фотосинтез и транспирация у ели в различных экологических условиях.— Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962, т. 53, с. 97—102.

2. Завьялова Н. С. О сезонных изменениях интенсивности потенциального фотосинтеза сосны и ели в различных лесорастительных условиях.— Тез. III Уральского совещания по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970, с. 73—74.

3. Завьялова Н. С., Лильбок Э. Э. Влияние среды на пигментный аппарат молодых растений сосны.— В кн.: Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981, с. 117—125.

4. Маковский В. И., Чиндяев А. С., Мухина Н. С. Почвенно-экологические условия, породный состав и продуктивность болотных лесов.— В кн.: Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981, с. 96—109.

5. Мамаев С. А. Сезонная и возрастная динамика содержания хлорофилла *a* и *b* в хвое сосны.— Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1965, вып. 43, с. 37—41.

6. Мамаев С. А. Индивидуальная изменчивость и содержание хлорофилла в хвое сосны обыкновенной.— Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1969, вып. 64, с. 90—96.

7. Чиндяев А. С. Гидрологический режим болотных лесов до и после осушения.— В кн.: Роль экологических факторов в лесообразовательном процессе на Урале. Свердловск, 1981, с. 95—105.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

А. С. ЧИНДЯЕВ

ВЛИЯНИЕ ОСУШЕНИЯ НА ПРИРОСТ ПО ВЫСОТЕ У ПОДРОСТА ЕЛИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЙ ГЕНЕРАЦИИ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Исследования выполнялись в учебно-опытном лесхозе Уральского лесотехнического института, на стационаре по осушению лесов. Осушению были подвергнуты низинные и переходные болота с мощностью торфа 1,0—1,5 м, на которых произрастают еловые, сосновые и березовые древостои.

Еловые древостои (пр. пл. 1, 2, 9, 17) представлены осоковыми типами леса с составом 4—10Е, 3—5Б, 1—2С, полнотой 0,94—1,35, VI класса возраста, IV класса бонитета.

Сосновые древостои (пр. пл. 3, 4, 6, 5, 8, 8[а]) осоково-сфагновых, кустарничково-осоковых и вейниково-осоковых типов леса имеют состав 8—10С, 1—2Е, ед.Б, с полнотой 0,60—0,98, IV—V классов возраста, IV—V классов бонитета.

Березовые древостои (пр. пл. 7, 18) травяно-осоковых типов леса с составом 6—10Б, 3С1Е, полнотой 0,94—1,21, VI класса возраста, IV—V классов бонитета. В качестве контроля взят неосушенный ельник осоково-разнотравный с составом 9Е1С, полнотой 0,98, VII класса возраста, IV класса бонитета. Суходол представлен сосняком черничниковым с составом 10С, полнотой 0,78, V класса возраста, III класса бонитета, произрастающим на минеральных сухих почвах. Пробные площади имеют размер от 0,11 до 0,26 га. На каждой из них выполнен сплошной перечет подроста ели предварительной генерации с разделением его по высоте на четыре группы: I—до 0,5 м; II—0,5—1,5 м; III—1,5—2,5 м; IV—2,5 м и выше.

Анализ учета численности подроста ели показал, что его количество колеблется в широких пределах. Так, под пологом сосновых древостоев имеется в среднем около 1,4 тыс. шт. на 1 га жизнеспособных экземпляров подроста ели. Наибольшее его количество (48 %) представлено экземплярами I группы. На долю подроста II группы приходится 38 %. Более высокий подрост составляет в сосняках около 14 %.

В березовых древостоях подроста ели — около 3 тыс. шт. на 1 га. Основная его масса сосредоточена во II группе высот

Таблица I

Характеристика подроста ели под пологом осушенных древостоев

Пробная площадь	Средние показатели				Размер корневой системы	
	H, м	A, лет	D_0, см	$D_{1,3}$, см	Длина, м	Размах, м
I группа						
Контроль	0,39	20	0,6	—	0,08	0,19
Суходол	0,46	21	0,7	—	0,12	0,16
2	0,35	12	0,4	—	0,08	0,12
5	0,32	15	0,7	—	0,13	0,18
7	0,38	14	0,6	—	0,09	0,15
II группа						
Контроль	1,00	40	0,7	—	0,17	0,34
Суходол	1,32	43	1,9	—	0,19	0,50
2	1,15	41	1,4	—	0,16	0,60
5	0,96	43	1,7	—	0,13	0,75
7	1,35	45	1,4	—	0,23	0,47
III группа						
Контроль	1,90	56	3,5	2,0	0,25	0,85
Суходол	2,30	49	3,6	2,3	0,35	1,00
2	2,10	52	3,2	2,2	0,30	1,10
5	2,08	52	4,0	1,5	0,35	1,45
7	2,32	48	3,1	2,3	0,20	0,80
IV группа						
Контроль	2,75	57	3,7	2,2	0,20	0,98
Суходол	3,45	50	3,8	2,4	0,35	1,15
2	3,24	52	4,5	3,7	0,35	1,80
5	3,35	55	5,1	3,7	0,40	1,80
7	3,00	49	4,2	3,5	0,35	1,10

(52 %), в III — 24 %. Подроста I и IV групп — 9 и 13 % соответственно.

Наибольшее количество подроста ели сформировалось под пологом еловых древостоев. Здесь его численность составляет 3, 4 тыс. шт. на 1 га. Больше половины (58 %) его входит во II группу высот. Подроста I группы здесь 23 %. Более подробно об этом уже сообщалось [6]. Подобное предварительное возобновление под пологом сосновых и еловых древостоев имеет место и в условиях Европейского Севера [1].

Таким образом, наиболее успешно предварительное естественное возобновление идет под пологом еловых и березовых древостоев.

Для более полной характеристики подроста были взяты средние для каждой группы высот модели в количестве, обеспечивающем 6—12 %-ю точность работ [4], и по ним определены возраст, диаметры, размеры корневой системы (табл. 1). Возраст подроста ели не превышает 57 лет, глубина проникновения корней 0,40 см; размах корней 1,80 м.

Известно [3,5], что в результате осушения улучшаются условия среды, и это находит свое отражение в увеличении прироста. Весьма важным в этом отношении является изучение его сезонного формирования по высоте.

Анализ данных о формировании у подроста ели прироста по высоте за три сезона показал, что в основном оно происходит в июне и июле. Начало роста наблюдается 6—9 июля. Так, в июне 1980 г. на осушенных площадях сформировалось 92—95 % годичного прироста, на контрольных площадях 85—90 %. Подобная картина отмечена и в 1981 г. Причем основная доля июньского прироста образуется в первые две недели роста и составляет 34—67 % всего годичного прироста по высоте.

Наиболее детальное исследование сезонного формирования прироста выполнено в 1982 г. (табл. 2). Рост в этом году начался 6 июня. Первое измерение выполнено через неделю после начала роста, второе — через восемь дней после первого, последующие осуществлялись через каждые 10 дней. Замеры выполнялись штангенциркулем на пяти экземплярах среднего по высоте подроста для каждой группы высот в ельниках (пр. пл. 1,2), сосняках (пр. пл. 4,5) и березняках (пр. пл. 7, 18), а также на контроле.

В I группе высот (см. табл. 2) сезонное формирование прироста осуществлялось следующим образом. В первую неделю на контроле сформировалось 19,8 % годичного прироста, в березняке с сосной и елью (пр. пл. 7) — 7,4 %. На остальных пробных площадях прирост составил 23—33 %. В последующие восемь дней темпы увеличения прироста достигли кульминации. Причем на контроле и в березняках они увеличились в 2,5—4 раза по сравнению с первой неделей. И наконец, в последние 10 дней июня на всех пробных площадях прирост по высоте резко снизился. В июле он оставался низким, и его формирование в основном заканчивалось к 20-му числу. Таким образом, за июнь в I группе формируется 71—86 % годичного прироста по высоте, т. е. основная его доля.

Несколько иначе шло формирование прироста по высоте в I группе под пологом чистых березовых древостоев (пр. пл. 18). Здесь первая кульминация отмечена во вторую неделю роста. Во второй декаде июля наблюдалась вторая кульминация, когда сформировалось 37,7 % прироста. Это привело к тому, что за 20 дней июля образовалось 47,4 % прироста. Иначе говоря, в березовых древостоях формирование прироста у подроста ели шло более равномерно, хотя и здесь оно закончилось 20 июля.

Таблица 2

Сезонное формирование прироста по высоте у подроста ели в 1982 г.

Срок измерений прироста	Пробные площади					
	Контроль	1	2	4	5	7
I группа						
Июнь						
12	0,56/19,8*	0,72/33,6	0,74/30,3	0,84/28,4	0,56/23,9	0,20/7,4
20	1,16/41,2	0,70/32,7	0,80/32,8	1,00/33,8	0,84/35,9	0,76/28,1
30	0,72/25,5	0,42/19,7	0,20/8,2	0,74/25,0	0,54/23,1	0,46/17,1
Итого	2,44/86,5	1,84/86,0	1,74/71,3	2,58/87,2	1,94/82,9	1,42/52,6
Июль						
10	0,26/9,2	0,16/7,5	0,48/19,7	0,22/7,4	0,28/11,9	0,24/8,8
20	0,12/4,3	0,14/6,5	0,16/6,5	0,14/4,7	0,12/5,2	1,02/37,7
31	0	0	0,06/2,5	0,02/0,7	0	0,02/1,0
Итого	0,38/13,5	0,30/14,0	0,70/28,7	0,38/12,8	0,40/17,1	1,28/47,4
Всего за сезон	2,82/100	2,14/100	2,44/100	2,96/100	2,34/100	2,70/100
II группа						
Июнь						
12	0,50/14,2	0,50/25,0	0,98/24,3	1,28/19,9	1,00/26,7	0,62/19,5
20	1,08/30,8	0,66/33,0	1,68/41,6	2,08/32,4	1,30/34,7	1,48/39,1
30	1,14/32,7	0,40/20,0	0,70/17,3	2,02/31,5	0,48/12,7	0,80/21,2
Итого	2,72/77,7	1,56/78,0	3,36/83,2	5,38/83,9	2,78/74,1	2,90/76,7
Июль						
10	0,44/12,5	0,10/5,0	0,34/8,4	0,84/13,1	0,77/20,5	0,24/6,4

20	0,34/9,8	0,32/16,0	0,32/7,9	0,16/2,5	0,20/5,4	0,64/16,9
31	0	0,02/1,0	0,02/0,5	0,04/0,6	0	0
Итого	0,78/22,3	0,44/22,0	0,68/16,8	1,04/16,2	0,97/25,9	0,88/23,3
Всего за сезон	3,50/100	2,00/100	4,04/100	6,42/100	3,75/100	3,78/100
			III группа			
Июнь						
12	0	0,32/14,3	0,78/42,4	0,20/18,0	0,83/23,6	0,27/5,6
20	0,70/37,8	0,75/33,7	0,30/16,3	1,06/31,1	1,73/49,3	1,68/34,5
30	0,52/37,8	0,51/22,9	0,28/15,2	1,50/44,1	0,60/17,1	1,90/39,0
Итого	1,22/65,9	1,58/70,9	1,3//73,9	2,76/81,2	3,16/90,0	3,85/79,1
Июль						
10	0,48/25,9	0,32/14,3	0,20/10,9	0,28/8,2	0,23/6,5	0,45/9,2
20	0,15/8,2	0,25/11,2	0,20/10,9	0,34/9,9	0,12/3,5	0,57/11,7
31	0	0,08/3,6	0,08/10,9	0,02/0,7	0	0
Всего за сезон	1,95/100	2,23/100	1,84/100	3,40/100	3,51/100	4,87/100
			IV группа			
Июнь						
12	0	0,90/20,0	0	1,22/7,1	2,52/17,8	0
20	0,45/50,0	1,50/33,3	0,60/43,7	5,02/29,2	5,41/38,2	1,85/51,1
30	0,25/27,8	1,30/28,9	0,16/11,7	6,40/37,3	4,30/30,4	0,90/24,9
Итого	0,70/77,8	3,70/82,2	0,76/55,4	12,64/73,6	12,23/86,4	2,75/76,0
Июль						
10	0,20/2,22	0,55/12,2	0,34/24,9	4,06/23,6	1,79/12,7	0,63/17,4
20	0	0,25/5,6	0,20/14,6	0,48/2,8	0,11/0,8	0,22/6,1
31	0	0	0,07/5,1	0	0,02/0,1	0,02/0,5
Итого	0,20/22,2	0,80/17,8	0,61/44,6	4,54/26,4	1,92/13,6	0,87/24,0
Всего за сезон	0,90/100	4,50/100	1,37/100	17,18/100	14,15/100	3,62/100

* В числителе — величина прироста (см), в знаменателе — то же в процентах.

У подроста ели II группы, который в березняках и ельниках составляет более половины, а в сосняках 38 % общей численности, формирование прироста по высоте шло более равномерно, чем в I группе. И здесь кульминация наблюдалась во вторую неделю роста, когда сформировалось 30,8—48,6 % высоты. В последнюю декаду июня величина приростов сокращается, но высокой остается на контроле. За июнь на всех пробных площадях также образуется основная часть (74—85 %) прироста по высоте. В июле продолжается увеличение высоты, но темпы прироста резко снижаются, и к 20 июля практически завершается сезонное формирование высоты подроста и в этой группе.

Формирование прироста по высоте в III группе происходило иначе, чем в I и II группах. Прирост на контроле начал образовываться на неделю позже, чем на осушенных площадях. Однако отмечен резкий скачок прироста во вторую неделю—37,8 %. В дальнейшем формирование прироста шло высокими темпами и окончилось 20 июля. По остальным пробным площадям резкое различие налюдалось в первую неделю. Самыми низкими приростами отличались изучаемые экземпляры на пр. пл. 4, 7, 18 — всего 4—6 %. В дальнейшем на этих участках приросты резко возросли и в конце июня сравнялись с приростами остальных пробных площадей. И в этой группе также формирование прироста практически закончилось 20 июля на всех пробных площадях.

И наконец, в IV группе образование прироста по высоте осуществлялось несколько иначе, чем у менее высокого подроста. На контроле и на пробных площадях 2 и 7 прирост по высоте начал формироваться на неделю позже, чем на остальных объектах. Это, вероятно, результат неблагоприятных условий среды. Но с 12 июня на этих пробных площадях приросты резко увеличились и составили 43—51 %, превысив соответствующие показатели пробных площадей, на которых образование прироста началось на неделю раньше. В июне здесь формируется основная часть прироста по высоте. И в этой группе его образование тоже заканчивается к 20 июля.

Таким образом, формирование прироста по высоте у подроста ели под пологом осушенных древостоев происходит в течение июня—июля, и его продолжительность составляет 45—50 дней. Основная доля годичного прироста образуется в июне (52—90 %), поэтому к первой декаде июня необходимо обеспечивать норму осушения.

Не менее важно изучение изменений годичного прироста после осушения. Прирост по высоте — наиболее доступный для изучения признак, отражающий итоговое влияние положительных факторов, обусловленных осушением. Наиболее значимым является первое пятилетие после осушения, когда происходят резкое изменение условий среды и адаптация к ним древесной растительности.

Таблица 3

Зависимость прироста по высоте (см) от осушения у подроста ели

Пробная площадь	Текущий годичный прирост										Средний периодический прирост	
	до осушения					после осушения					до осушения	после осушения
	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982		
I группа												
Контроль	2,2	2,4	2,3	2,5	1,9	2,2	3,2	3,0	4,0	1,8	2,26	2,84 (125,7)*
Суходол	2,5	2,1	1,8	3,9	3,9	3,5	4,4	4,9	5,4	4,3	2,84	4,50 (158,5)
1	1,7	1,6	2,0	1,6	1,8	2,4	2,7	3,9	5,1	2,9	2,08	3,40 (163,5)
2	1,6	1,5	2,2	1,8	1,5	1,9	2,2	1,9	1,5	2,9	1,72	2,08 (120,9)
4	1,2	1,8	1,4	2,0	2,5	2,4	2,8	2,3	2,9	4,1	1,78	2,92 (162,9)
5	1,6	1,7	1,8	1,6	1,6	2,0	2,3	2,2	2,5	4,1	1,66	2,62 (157,8)
7	3,5	3,3	3,1	3,4	3,2	3,4	4,2	6,2	5,2	5,7	3,30	4,94 (149,7)
II группа												
Контроль	3,5	3,7	3,2	3,0	3,7	3,0	3,7	3,1	3,2	1,8	3,42	2,96 (86,5)
Суходол	6,4	5,1	4,7	8,1	7,4	7,5	10,9	10,8	10,8	7,1	6,34	9,42 (148,6)
1	3,2	3,2	2,0	3,3	3,2	4,3	4,7	6,8	9,1	4,2	2,98	5,82 (194,6)
2	3,3	3,6	3,2	4,2	3,4	3,3	3,1	4,5	4,4	3,3	3,54	3,72 (105,1)
4	2,0	2,0	2,2	2,6	3,0	3,2	4,0	4,0	4,9	5,0	2,32	4,27 (184,1)
5	3,9	2,8	3,1	3,5	3,9	3,5	3,6	3,4	3,8	4,2	3,44	3,70 (107,6)
7	2,8	4,8	4,5	5,8	6,2	5,9	8,3	8,9	8,6	7,5	4,82	7,84 (162,7)
18	3,2	3,1	2,9	3,4	3,3	4,8	4,5	6,6	5,7	4,9	3,18	5,30 (166,6)
III группа												
Контроль	4,4	4,2	3,8	4,6	4,7	4,5	4,5	4,3	4,5	2,1	4,34	3,98 (91,7)
Суходол	7,4	8,0	9,2	13,0	12,6	14,0	16,6	19,4	19,6	16,2	10,04	17,18 (171,1)
1	2,9	3,2	2,9	3,0	3,0	4,3	4,7	6,8	9,1	4,3	3,00	5,84 (194,7)
2	4,3	3,3	3,9	4,6	4,3	4,5	4,4	3,8	4,5	4,8	4,08	4,40 (107,8)
4	4,0	3,0	2,9	3,6	4,0	5,7	6,4	6,7	9,8	6,6	3,50	7,04 (201,1)
5	3,6	2,5	3,0	3,5	4,0	4,4	5,0	4,1	5,6	5,7	3,32	4,96 (149,4)
7	5,8	5,4	6,8	6,5	7,0	9,3	7,9	10,1	8,1	7,5	6,30	8,59 (136,3)
18	3,4	3,1	3,2	4,2	4,8	5,6	6,8	6,3	5,3	6,8	3,54	6,16 (174,0)
IV группа												
Контроль	3,6	5,3	6,6	4,8	5,6	5,0	5,7	4,1	4,5	2,8	5,18	4,44 (85,7)
Суходол	9,5	8,2	12,7	14,4	16,8	15,8	19,2	20,6	23,8	20,9	12,32	20,06 (162,8)
1	5,4	4,8	5,8	6,2	6,2	8,4	7,6	9,6	10,3	8,1	5,68	8,80 (156,5)
2	5,4	4,0	4,9	4,6	4,9	5,5	5,6	6,1	5,1	8,2	4,76	6,10 (128,2)
4	6,6	7,0	6,4	5,8	6,7	8,4	13,8	12,8	17,8	12,2	6,50	13,00 (200,0)
5	3,1	3,5	3,2	4,0	4,0	4,4	5,4	4,4	4,4	5,8	3,56	4,88 (137,0)
7	6,2	7,0	6,8	5,6	6,4	7,4	9,8	12,0	9,2	7,0	6,40	9,08 (141,9)
18	6,4	8,8	7,8	9,6	10,1	12,4	21,2	14,0	11,6	10,0	8,54	14,84 (173,8)

* В скобках — процент к приросту до осушения.

Таблица 4

Статистические показатели обработки результатов измерения среднего периодического прироста подроста ели по высоте

Показатель	Пробные площади							
	Контроль	Суходол	1	2	4	5	7	18
I группа								
M, см	2,26*/2,84	2,84/4,50	2,08/3,40	1,72/2,08	1,78/2,92	1,66/2,62	3,30/4,94	—
σ, см	0,26/0,86	1,00/0,71	0,41/0,79	0,30/0,53	0,51/0,72	0,07/0,85	0,14/1,14	—
V, %	11,5/30,3	19,7/15,8	19,7/23,2	17,4/25,5	28,6/24,7	4,2/32,4	4,2/23,1	—
P, %	5,3/13,4	15,8/6,9	8,7/10,2	9,9/11,5	12,9/11,0	1,8/14,5	1,8/10,3	—
t	1,4	5,5	3,5	1,3	4,6	3,1	8,6	
II группа								
M, см	3,42/2,96	6,34/9,42	2,98/5,80	3,54/3,72	2,32/4,27	3,44/3,70	4,82/7,84	3,18/5,30
σ, см	0,30/0,70	1,45/1,94	0,55/1,11	0,40/0,67	0,44/0,74	0,49/0,32	1,33/1,22	0,20/0,85
V, %	8,8/23,7	22,9/20,6	18,5/19,1	11,3/18,0	19,0/17,3	14,2/8,7	27,6/15,6	6,3/16,0
P, %	3,8/10,5	5,5/9,2	8,1/8,4	5,1/8,1	8,6/7,7	6,4/3,8	12,2/6,9	2,8/7,2
t	1,39	3,3	9,4	1,5	5,1	1,1	4,7	5,6
III группа								
M, см	4,34/3,98	10,40/17,18	3,0/5,84	4,08/4,40	3,50/7,04	3,32/4,96	6,30/8,56	3,54/6,16
σ, см	0,36/1,05	2,56/2,36	0,14/2,10	0,51/0,37	0,53/2,08	0,58/0,71	0,68/1,08	0,77/0,68
V, %	8,3/26,4	25,5/13,7	4,7/36,0	12,5/8,4	15,1/29,6	17,5/14,3	10,8/12,6	21,8/11,0
P, %	3,7/11,8	11,4/6,1	2,0/16,1	5,6/9,6	6,9/13,2	7,8/6,5	4,8/5,6	9,6/4,9
t	0,4	4,4	3,1	1,4	11,4	4,1	4,2	5,9

Окончание табл. 4

Показатель	Пробные площади							
	Контроль	Суходол	1	2	4	5	7	18
				IV группа				
M, см	5,18 / 4,44	12,32 / 20,06	5,68 / 8,80	4,76 / 6,10	6,50 / 13,00	3,56 / 4,88	6,40 / 9,08	8,45 / 14,84
σ, см	1,10 / 1,05	3,48 / 2,84	0,58 / 1,10	0,51 / 1,24	0,45 / 3,32	0,42 / 0,67	0,55 / 2,01	1,48 / 4,90
V, %	21,2 / 23,7	36,0 / 14,2	10,2 / 12,5	10,7 / 20,3	6,92 / 25,5	11,8 / 13,7	8,6 / 22,1	17,3 / 33,0
P, %	9,5 / 10,6	12,6 / 5,3	4,58 / 5,5	4,6 / 9,2	3,1 / 11,4	4,9 / 6,1	3,8 / 9,9	7,7 / 14,8
t	1,1	3,9	5,8	2,3	4,4	3,8	3,0	4,2

* Над чертой — показатель до осушения, под чертой — после осушения.

Для изучения прироста брали после окончания вегетации по 10—25 средних по высоте экземпляров подроста из каждой группы высот. По ним определялся ежегодный прирост за последние 10 лет (пять последних лет подрост находился в условиях осушения). Численность взятых моделей обеспечивала 8—12 %-ю точность определения.

Полученные таким образом данные (табл. 3) показали, что осушение привело к увеличению прироста по высоте. Однако реакция подроста ели на осушение была различной в зависимости от его возраста (см. табл. 1), состояния до осушения, новых условий среды. Нельзя отрицать, вероятно, и влияние формового и селекционного разнообразия ели, на что имеются указания в литературе [3]. Как и следовало ожидать, на контроле рост ели во всех группах в последнее пятилетие продолжал ухудшаться. Только в I группе прирост несколько увеличился. Однако это увеличение статистически недостоверно (табл. 4). Снижение прироста по высоте объясняется жесткими условиями произрастания и большим (более 40 лет) возрастом.

На суходоле под пологом сосновых древостоев подрост ели во всех группах в последнее пятилетие увеличил прирост в 1,4—1,7 раза. Это увеличение статистически достоверно и является закономерным (см. табл. 4).

Как уже отмечалось, увеличение прироста по высоте зависит в основном от возраста и состояния подроста до осушения. Чем относительно лучше условия до осушения, тем выше прирост после него. Так, в I группе прирост увеличился в результате осушения в 1,2—1,6 раза. Это увеличение статистически досто-

верно. Исключением в этой и во всех остальных группах является подрост ели на пр. пл. 2. Здесь произрастает высокополнотный спелый еловый древостой; подрост до осушения находился в очень угнетенном состоянии, однако и он увеличил прирост на 26 %. В остальных группах на этой пробной площади прирост увеличился на 5—28 %.

Подрост ели II группы в результате осушения увеличил прирост в 1,6—1,9 раза. В этой группе слабая реакция на осушение отмечена на пр. пл. 5. Здесь произрастает сосновый древостой, на котором подрост ели до осушения был в угнетенном состоянии. Подрост ели III и IV групп увеличил прирост в 1,4—2,0 раза и по темпам прироста приблизился к показателям ели, растущей на суходоле.

Касаясь вопроса о сроке адаптации подроста к изменившимся условиям среды вследствие осушения, отметим, что в условиях Урала, по нашим данным, он составляет пять лет. Угнетенный подрост приспосабливается к новым условиям среды дольше, его адаптация закончится, вероятно, в ближайшие один-два года. На это указывает, в частности, Б. В. Бабиков [2], который считает, что приспособление древостоев к новым условиям среды после осушения происходит в первые пять-семь лет.

Таким образом, осушение в условиях Урала приводит к увеличению прироста по высоте у подроста ели предварительной генерации в 1,2—1,9 раза и обеспечивает его приспособление к новым условиям среды в течение первых пяти лет осушения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артемьев А. И., Боголепов В. П., Тараканов А. М. К вопросу о предварительном лесовозобновлении на осушенных лесных площадях.— В кн.: Перспективы развития осушительных мелиораций в Западной Сибири. Тюмень, 1980, с. 82—84.

2. Бабиков Б. В. Изменение стока с осушенных болот под влиянием древостоя.— В кн.: Гидролесомелиорация и рациональное природопользование. Л., 1982, с. 37—39.

3. Вомперский С. Э. Биологические основы эффективности лесоосушения. М.: Наука, 1968. 312 с.

4. Леонтьев Н. Л. Техника статистических вычислений. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 250 с.

5. Маковский В. И., Чиндяев А. С., Мухина Н. С. Почвенно-экологические условия, породный состав и продуктивность болотных лесов.— В кн.: Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981, с. 96—109.

6. Чиндяев А. С. Естественное возобновление под пологом болотных древостоев Среднего Урала.— В кн.: Гидролесомелиорация и рациональное природопользование. Л., 1982, с. 91—93.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ УРАЛА · 1986

П. И. ЮШКОВ

ДЕЙСТВИЕ ГАММА-ОБЛУЧЕНИЯ НА ПОБЕГИ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ В ПЕРИОД ЗИМНЕГО ПОКОЯ

Известно, что в течение первой половины зимы побеги древесных растений умеренных широт переходят из глубокого покоя в состояние вынужденного покоя, которое отличается от первого тем, что почки на побегах в этот период приобретают способность переходить к активному росту, если для этого будут созданы благоприятные условия. Показано также, что время, необходимое для перехода почек из состояния покоя к росту, может измениться под влиянием ряда физических и химических воздействий [4—6]. Задача настоящей работы состояла в изучении реакции на гамма-облучение покоящихся побегов такого сравнительно радиоустойчивого вида, как береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. [2,3].

Методика

Для опытов в начале января 1980 г. были взяты побеги с двух 20—25-летних деревьев березы пушистой и в тот же день подвергнуты облучению гамма-квантами ^{60}Co на установке «Исследователь». Дозы облучения: 25, 50, 100, 200, 400, 600 и 800 Гр при мощности дозы 51 Гр/мин. Контроль — необлученные черенки. Температура в камере облучателя 28° С.

Перед облучением черенки разделили на восемь пучков. В каждом пучке было по четыре побега от первого и второго деревьев. Длина черенков (24 см) соответствовала высоте камеры облучателя.

Сразу после облучения пронумерованные черенки помещали в стеклянные сосуды с водопроводной водой. На каждом черенке было подсчитано число почек. В течение опыта сосуды с черенками находились в условиях естественного освещения при температуре воздуха 18—23° С. На 20-е сутки опыта вода в сосудах была заменена раствором Кнопа.

Во время опытов ежесуточно учитывали количество разверзшихся почек, развернувшихся листочков, число листочков, по-

явившихся из каждой почки, а также отмирание почек и листочков. При наблюдениях за распусканием почек отмечали две фазы: их разверзание и развертывание листьев. Наступление фаз определяли по следующим признакам: разверзание почек — верхушки почечных чешуй слегка раздвинуты, кончики листьев видны и могут при этом выходить либо не выходить за пределы почечных чешуй; развертывание листьев — листовая пластинка вышла за пределы почечных чешуй и начинает расправляться.

Результаты

Среднее число почек на побегах березы пушистой в зависимости от дозы гамма-излучения в разных вариантах опыта было следующее, шт. на черенок:

Доза облучения, Гр .	0	25	50	100
Число почек	10,6±2,4	9,8±1,5	8,2±2,0	8,1±2,0
Доза облучения, Гр .	200	400	600	800
Число почек	8,4±2,3	11,4±2,0	8,8±1,3	9,3±2,4

Как видно, среднее число почек на облученных черенках колебалось от 8,1 до 11,4 шт. и было сходно с таковым на необлученных (контрольных) черенках.

Побеги березы перед началом опыта находились в состоянии вынужденного покоя. Почки необлученных черенков начали разверзаться через 13—14 сут после помещения их в воду.

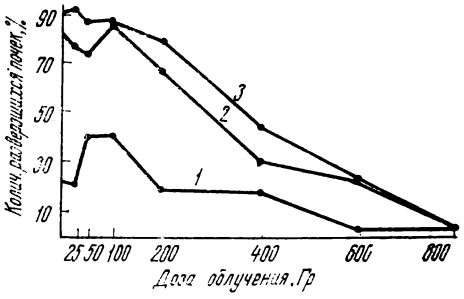
Продолжительность периода перехода почек березы пушистой к распусканию в зависимости от дозы гамма-облучения следующая, сут:

Доза облучения, Гр.	0	25	50	100
Начало разверзания почек .	13—14	12—14	8	11
Начало развертывания листьев	15—18	13—17	10—11	15—21
Доза облучения, Гр.	200	400	600	800
Начало разверзания почек .	10—11	11—18	11	11
Начало развертывания листьев	17—22	—	—	—

Из приведенных данных видно, что гамма-облучение ускоряет переход почек березы к разверзанию. Особенно сильное действие оказало облучение дозой 50 Гр, под влиянием которого почки на побегах начали разверзаться на пять-шесть суток раньше, чем в контроле. На этих побегах и развертывание листьев началось в среднем на шесть суток раньше, чем на необлученных. У побегов, получивших облучение дозой 25 Гр, переход к развертыванию листьев начался на двое суток раньше, чем в контроле. Доза облучения 100 Гр вызвала у некоторых черенков замедление развертывания листьев. Так, если время от на-

Рис. 1. Динамика разверзания почек у черенков березы пушистой в зависимости от дозы гамма-облучения.

Время разверзания, сут: *1* — 1-е, *2* — 5-е, *3* — 10—15-е (завершение).



чала разверзания почек до начала развертывания листьев в контроле составило двое — четверо суток, то при дозе 100 Гр — 4—10 суток.

Доза облучения 200 Гр приводила не только к еще большему замедлению перехода почек к развертыванию листьев, но и к полному торможению роста листьев после разверзания почек. Дозы облучения в интервале 400—800 Гр полностью подавляли развертывание листьев, а раскрывшиеся почки погибли через 8—10 сут.

Изучение динамики разверзания почек на побегах, подвергнутых облучению, показало, что дозы 50 и 100 Гр не только сокращали период покоя у почек, но и способствовали более дружному их переходу к распусканию. Так, среднее количество почек, разверзшихся в первый день их раскрывания, составило в этих вариантах опыта 40 %, что приблизительно в два раза выше, чем в контроле и у побегов, облученных дозой 25 Гр (рис. 1).

У побегов, получивших по 200 и 400 Гр, количество разверзшихся почек в тот момент совпадало с контролем. Дозы облучения 600 и 800 Гр сильно подавляли ростовые процессы в почках, и среднее количество раскрывшихся почек составило в это время 4,2 %.

На рис. 1 также видно, что во всех вариантах, включая контроль, в течение первых пяти суток с начала разверзания все или почти все почки, способные раскрыться, разверзлись. На 10—15-е сутки процесс разверзания практически завершился. Облучение не оказало существенного влияния на время от начала до окончания периода разверзания почек.

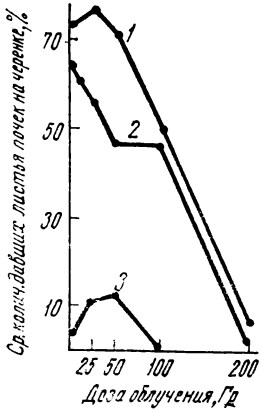


Рис. 2. Зависимость появления листьев на черенках березы пушистой от дозы гамма-облучения.

1 — общее количество почек, давших листья; *2* — количество почек, давших по два листа; *3* — количество почек, давших по три листа.

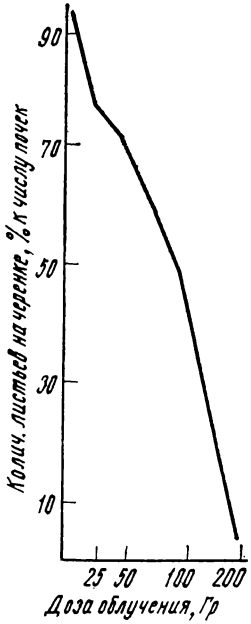


Рис. 3. Зависимость облиственности побегов от дозы гамма-облучения.

Следует отметить, что в условиях лабораторного опыта дозы облучения 25, 50 и 100 Гр не подавляли процесс разверзания почек. Доза 200 Гр вызвала у небольшой части почек торможение разверзания, а при дозе 400 Гр было вдвое меньше, чем в контроле, разверзшихся почек. Количество раскрывшихся почек у побегов, облученных в дозе 600 Гр, было почти в четыре раза ниже, чем у необлученных. При дозе 800 Гр разверзлись лишь несколько почек на двух побегах из восьми, использованных в опыте.

Данные о влиянии облучения на появление листьев из почек (рис. 2) показывают, что у черенков, которые подвергались облучению в дозах 25 и 50 Гр, среднее количество почек, из которых развились листья, было сходно с таковым у необлученных побегов. При дозе облучения 100 Гр количество почек, давших листья, оказалось ниже, чем в контроле, в 1,5 раза, а при дозе 200 Гр — в 11 раз. Облучение в дозах 400—800 Гр, как отмечалось выше, препятствовало развертыванию листьев.

На рис. 2 также видно, что из почек развивалось от одного до трех листочков. Так, по два листа дали 64 % всех почек у побегов, облученных в дозах 25 и 50 Гр. У побегов, которые облучили в дозе 100 Гр, почти из всех жизнеспособных почек образовалось по два листа. Доля почек с тремя развернувшимися листьями составила в контроле 4 %, а при дозах облучения 25 и 50 Гр — соответственно 11 и 13 %. Доза 100 Гр подавила формирование в почках третьего листа.

Для характеристики реакции побегов березы на облучение использовали также показатель «облиственность», за которую принимали общее число листьев на черенке. Из рис. 3 видно, что облиственность побегов снижалась с увеличением дозы облучения. Так, если облиственность черенков при дозе 25 Гр составила 84 % к контролю, то при дозе 200 Гр — 6 %. Данные, приведенные на рис. 3, показывают, что облиственность черенков березы может быть использована в качестве достаточно чувствительного показателя реакции побегов березы на облучение в лабораторных опытах.

Таким образом, облучение в диапазоне доз 50—200 Гр срезанных побегов березы пушистой, находившихся в состоянии

вынужденного покоя, привело к более раннему раскрыванию почек по сравнению со сроками раскрывания почек у необлученных побегов. Наиболее сильное ускорение (на 5—6 сут) перехода покоящихся почек к раскрыванию вызвало гамма-облучение в дозе 50 Гр. Облучение черенков березы в дозах 400—800 Гр также ускорило переход отдельных почек к раскрыванию, но только у некоторых побегов. При этом у разных побегов начало разверзания почек растягивалось на 7 сут и более.

Облучение в дозе 50 Гр вызвало ускорение развертывания молодых листочков и роста их черешков и пластинок. При дозе облучения 100 Гр развертывание листьев протекало несколько медленнее, чем у необлученных побегов. При этом листочки имели длинный черешок и листовую пластинку, сложенную в виде паруса, т. е. не полностью раскрывшуюся. При дозе облучения 200 Гр лишь у некоторых черенков появились единичные листья, но они были сильно недоразвиты и вскоре отмерли.

Из большинства почек у необлученных черенков, а также у черенков, облученных в дозах 25, 50 и 100 Гр, появилось по два листа, что указывает на достаточно высокую жизнеспособность меристем вегетативных почек у облученных в этих дозах побегов березы пушистой.

Наблюдения за распусканием почек у подопытных черенков березы пушистой, помещенных в воду при комнатной температуре, показали, что побеги к началу опыта находились в состоянии вынужденного покоя. Было установлено, что у таких черенков с помощью гамма-облучения можно ускорить выход почек из состояния покоя. Хотя уменьшение продолжительности периода перехода почек из состояния покоя к разверзанию в той или иной степени наблюдалось при облучении в широком интервале доз от 50 до 800 Гр, наиболее эффективной оказалась доза 50 Гр, при которой длительность этого процесса сократилась почти вдвое. На стимуляцию гамма-облучением процессов, связанных с разверзанием почек, указывают и более высокие начальные темпы раскрытия почек у черенков, облученных в дозах 50—100 Гр.

Наступление следующей фазы распускания почек — развертывание листьев — также заметно стимулировалось облучением в дозе 50 Гр. Слабый положительный эффект наблюдался и при дозе 25 Гр. Дозы облучения 100 и 200 Гр уже оказывали угнетающее действие на развертывание листьев. Более высокие дозы полностью подавляли развертывание листьев и оказались летальными.

Различия в реакции на облучение разверзания почек и развертывания листьев свидетельствуют о том, что, очевидно, разверзание почек в основном обусловлено растяжением клеток, а развертывание листьев — также и делением клеток. Известно, что растяжение клеток — процесс очень радиоустойчивый, а деление клеток — высокорадиочувствительный [1].

Следует отметить, что облучение в дозе 25 и 50 Гр, оказавшее стимулирующее действие на некоторые процессы в покоящихся почках березы пушистой, в то же время привело к снижению числа развернувшихся листьев на черенках, хотя и в значительно меньшей степени, чем дозы 100 и 200 Гр. Возможно, что такое двоякое действие доз 25 и 50 Гр обусловлено тем, что ткани, из которых развивались листья разных порядков в момент облучения, были в разном физиологическом состоянии.

Учитывая изменчивость реакции различных побегов к облучению в одной и той же дозе, полагаем, что диапазон доз облучения 25—100 Гр является перспективным для использования гамма-облучения при изучении индивидуальной изменчивости надземных вегетативных органов березы пушистой.

Выводы

1. Изучено влияние облучения гамма-квантами ^{60}Co в диапазоне доз 25—800 Гр при мощности дозы 51 Гр/мин на разверзание почек и появление листьев у срезанных зимой побегов березы пушистой.

2. Установлено, что у побегов березы, находящихся в состоянии вынужденного покоя, гамма-облучение в диапазоне доз 50—800 Гр ускоряло переход почек к развертыванию. Наиболее эффективной была доза 50 Гр, которая вдвое сокращала длительность перехода почек от состояния покоя к разверзанию.

3. Облучение в дозах 25 и 50 Гр стимулировало появление листьев. Доза 100 Гр задерживала появление листьев и расправление листовых пластинок. Доза облучения 200 Гр тормозила формирование листьев и оказалась летальной, как и более высокие дозы облучения.

4. Процессы, обусловливающие развертывание листьев у березы пушистой, являются, видимо, более радиочувствительными, чем процессы, обеспечивающие разверзание почек.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дэвидсон Д. Защита и восстановление при воздействии ионизирующего излучения. Механизмы, действующие в семенах и корнях растений.— В кн.: Радиационная защита и восстановление. М., 1964, с. 182—221.

2. Киселева В. Н., Юшков П. И. О сравнительной радиоустойчивости семян березы пушистой и бородавчатой.— Радиобиология, 1977, т. 17, вып. 1.

3. Привалов Г. Ф. Чувствительность семян некоторых видов древесных растений к ионизирующим лучам.— Радиобиология, 1963, т. 3, вып. 5.

4. Сергеев Л. И. Зимостойкость древесных растений в свете современной биологии.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 43, с. 91—98.

5. Сергеев Л. И. Годичные морфофизиологические ритмы и зимостойкость древесных растений.— Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 62, с. 9—15.

6. Сергеев Л. И. Биологические ритмы и зимостойкость древесных растений.— В кн.: Физиология и биохимия зимостойких древесных растений. Уфа, 1974, с. 3—13.

СОДЕРЖАНИЕ

А. К. Махнев. О внутривидовой изменчивости и популяционной структуре белых берез на Урале 3
В. И. Юшков. Реутилизация фотоассимилированного радиоуглерода у лиственных древесных растений 15
С. А. Мамаев, В. А. Таренков. Феноритмика и зимостойкость древесных растений в условиях Нижнего Поволжья 25
Ю. А. Терешин. Многолетние изменения продолжительности жизни хвои сосны обыкновенной 32
З. Г. Щенникова. Сезонная динамика опада хвои сосны обыкновенной в условиях Среднего Урала 40
З. Н. Арефьева, Н. С. Мухина. Влияние экологических факторов на азотный режим почв в борах восточноуральского предлесостепья 45
Ю. А. Терешин, Н. С. Завьялова, В. И. Юшков. Влияние затенения на ассимиляционный аппарат и рост сосны обыкновенной 54
Н. С. Завьялова, В. И. Маковский, Н. С. Мухина. Влияние лесоосушения на состояние хвои подроста и древостоя болотных сосняков 72
А. С. Чиндяев. Влияние осушения на прирост по высоте у подроста ели предварительной генерации в условиях Среднего Урала 77
П. И. Юшков. Действие гамма-облучения на побеги березы пушистой в период зимнего покоя 87

УДК 574.32:575.2:582.632.1

О внутривидовой изменчивости и популяционной структуре белых берез на Урале. Махнев А. К.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

На примере берез подтвердилась универсальность закономерностей внутривидовой изменчивости древесных растений. Количественная оценка структуры внутривидовой изменчивости с помощью иерархического дисперсионного анализа показала, что по признакам листьев в высотном экологическом и географическом комплексе основную долю суммарной (фенотипической) дисперсии составляет эндогенная изменчивоть (от 31 до 92 % по отдельным признакам). Далее, по мере снижения вклада, следуют индивидуальная, межпопуляционная (в связи с широтной зональностью и высотной поясностью) и межпопуляционная (в связи с принадлежностью к разным странам). По признакам семянок и плодовых чешуй основная часть дисперсии приходится на долю индивидуальной изменчивости. Комплексный анализ внутривидовой изменчивости и структуры популяций (в первую очередь полиморфизма) в низкогорно-, высотно-экологическом и географических рядах позволил выделить основные хорологические единицы вида — ценопопуляции, популяции и группы популяций — и дать их определение, а также установить тесную скоррелированность популяционной структуры вида с естественно-историческими факторами. В Уральском регионе выделено и описано 26 групп популяций белых берез.

Табл. 4. Ил. 1. Библиогр. 23 назв.

УДК 581.132.4+630*.161.3

Реутилизация фотоассимилированного радиоуглерода у лиственных древесных растений. Юшков В. И.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

У молодых растений березы пушистой, рябины обыкновенной, осины, тополя обыкновенного, черемухи обыкновенной и лиственницы сибирской изучалось распределение фотоассимилированного радиоуглерода. Показано, что у березы, рябины, осины и лиственницы ассимилированный ^{14}C в течение трех лет после подкормки $^{14}CO_2$ многократно использовался в процессах новообразования органов. Перераспределение ^{14}C происходит преимущественно через корневую систему. Изученные виды существенно не отличаются друг от друга по темпам оттока ^{14}C-ассимилятов из подкормленных листьев.

Показано, что у черемухи и тополя радиоуглерод из подкормленных $^{14}CO_2$ ветвей в течение этого же вегетационного периода поступает не только в ствол и корни, но и в неподкормленные боковые побеги.

Табл. 8. Библиогр. 9 назв.

УДК 634.017:631.529

Фенoритмика и зимостойкость древесных растений в условиях Нижнего Поволжья. Мамаев С. А., Таренков В. А.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Изучены сроки прохождения фенофаз у 210 видов деревьев, кустарников и лиан, произрастающих в дендрарии НИИСХ Юго-Востока в г. Саратове. Установлено наличие четырех групп по характеру начала и завершения вегетации. Показана связь зимостойкости вида с его принадлежностью к той или иной группе. В условиях Нижнего Поволжья наиболее перспективны деревья и кустарники с ранним окончанием вегетации и соответствием ритма развития сезонным изменениям погоды в районе интродукции.

Табл. 4. Библиогр. 8 назв.

УДК 581.132.4

Многолетние изменения продолжительности жизни хвои сосны обыкновенной. Терешин Ю. А.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Изучение многолетней динамики средней и максимальной продолжительности жизни хвои и ее возрастной структуры проводилось на девяти пробных площадях (около 500 экземпляров подроста сосны) экологического ряда в течение 1972—1980 гг.

Выявлены два типа изменений длительности жизни хвои в лесных ценопопуляциях: сукцессионный и флюктуирующий. Первый связан со значительными перестройками ассимиляционного аппарата, существенными изменениями длительности его жизни и характерен для поступательных изменений самих ценопопуляций (реакция подроста на осветление при рубках главного пользования, процесс смыкания крон в молодняках и др.). Флюктуирующий тип обусловлен в основном многолетней динамикой погодных условий и запасов доступной влаги в почве.

Табл. 2. Ил. 3. Библиогр. 11 назв.

УДК 630*.181.8

Сезонная динамика опада хвои сосны обыкновенной в условиях Среднего Урала. Щенникова З. Г.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Изучение сезонной динамики хвоепада проводилось в течение трех летних сезонов (1974—1976 гг.) на двух различных по условиям освещения участках на территории Уральского учебно-опытного лесхоза УЛТИ (ст. Северка, западнее г. Свердловска). Хвоепад 10—15-летнего подроста исследовался методом учетных площадок В. А. Батманова.

Установлено, что хвоепад сосны длится около трех месяцев. Начинается он в конце июля и затем постепенно ускоряется. К середине августа опадает 20 % хвои. Последующие 50 % опадают в период с середины августа до середины сентября, а последние 30 % — до 20 октября. В более сухие годы хвоепад начинается раньше. По эмпирическим кривым можно установить срок наступления любого периода хвоепада.

Табл. 3. Ил. 4. Библиогр. 6 назв.

УДК 631.416.1

Влияние экологических факторов на азотный режим почв в борах Восточно-Уральского предлесостепья. Арефьева З. Н., Мухина Н. С.— В кн.: Экология и физиология основных

лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Изучался азотный режим в сезонной динамике и факторы, определяющие поведение подвижных форм азота (аммиачного, нитратного и легкогидролизуемого) в почвах сосновых лесов, сформированных на элюво-делювии гранитов. Исследованы почвы четырех пробных площадей, отличающиеся по характеру лесорастительных условий.

Установлено, что наиболее устойчивая форма минерального питания в почве — аммиачный азот, нитрификация является временной стадией, выраженной лишь в летний период. В содержании подвижного азота отмечено три максимума: летний, осенний и зимний. Наибольшее количество подвижного азота во все сезоны отмечено в лесной подстилке. Определен средний запас аммиачного и легкогидролизуемого азота в профиле почв. Установлено, что запасы подвижного азота в почве увеличиваются от сухих типов леса к свежим.

Табл. 2. Ил. 1. Библиогр. 21 назв.

УДК 581.132.4.

Влияние затенения на ассимиляционный аппарат и рост сосны обыкновенной. Терешин Ю. А., Завьялова Н. С., Юшков В. И.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

В течение 1972—1983 гг. проводился эксперимент по изучению влияния искусственного хронического затенения на формирование анатомо-морфологических структур хвои сосны обыкновенной и ее функционирование, а также на рост отдельных органов дерева. Значительное внимание было уделено процессам старения хвои и длительности ее жизни.

Установлено, что 40 и 60%-е затенение отрицательно сказывается на размерах хвои, формировании в ней смоляных ходов, увеличивает концентрацию зеленых и желтых пигментов, значительно снижает интенсивность ростовых процессов и продуктивность саженцев, вызывая их постепенный отпад; 20 %-е затенение оказывает меньшее неблагоприятное воздействие. В 1982—1983 гг. в вариантах с затенением наблюдалось снижение средней продолжительности жизни хвои при одновременном увеличении ее максимального долголетия.

Табл. 11. Ил. 2. Библиогр. 18 назв.

УДК 581.174+581.52+58.02

Влияние лесоосушения на состояние хвои подроста и древостоя болотных сосняков. Завьялова Н. С., Маковский В. И., Мухина Н. С.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Приводятся результаты определения содержания пигментов, зольности хвои разного возраста и ее размеров в зависимости от уровня почвенно-грунтовых вод в избыточно увлажненном и осушенных болотных сосняках. Показано, что уже на второй год после осушения в разновозрастной хвое сосны и елового подроста изменилось содержание хлорофиллов и каротиноидов. На пятый год после осушения сосновые древостои еще не полностью адаптировались к новым условиям про-

израстания, связанным с резким изменением режима увлажнения.

Переосушение также отрицательно сказывается на ассимиляционном аппарате хвои, как и избыточное увлажнение. В этом отношении содержание пигментов может быть индикационным показателем эффективности гидролесомелиорации.

Табл. 3. Библиогр. 7 назв.

УДК 630*.181.65+630*.116.69

Влияние осушения на прирост по высоте у подроста ели предварительной генерации в условиях Среднего Урала. Чиндяев А. С.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Впервые на Урале изучены особенности сезонного и годичного роста подроста ели предварительной генерации на осушенных площадях.

Установлено, что формирование прироста по высоте у подроста ели происходит в июне-июле и его продолжительность не превышает 45—50 дней. Основная часть (52—90 %) сезонного прироста образуется в июне, а во второй декаде июля рост в высоту заканчивается. В результате осушения подрост ели всех групп высот увеличивает прирост в 1,2—1,9 раза и заканчивает адаптацию в первые пять лет после осушения.

Табл. 4. Библиогр. 6 назв.

УДК 577.391.581.1

Действие гамма-облучения на побеги березы пушистой в период зимнего покоя. Юшков П. И.— В кн.: Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986.

Изучено действие облучения гамма-квантами ^{60}Co в интервале 25—800 Гр при мощности дозы 51 Гр/мин на побеги березы пушистой, находящиеся в состоянии вынужденного покоя. Установлено, что облучение черенков березы в начале января в диапазоне доз 50—200 Гр ускоряло наступление фаз разверзания почек и появления листьев. Однако доза 100 Гр задерживала развертывание листовой пластинки, а при 200 Гр появившиеся листочки вскоре погибали. Облучение побегов в дозах 400, 600 и 800 Гр нарушало состояние покоя зимующих почек и индуцировало их разверзание, но вызывало при этом летальное поражение листовых меристем.

Ил. 3. Библиогр. 6 назв.