ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

СВЕРДЛОВСК 1991

УДК 630*182/187+581*1

Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.— ISBN 5-7691-0053-2.

Рассматриваются особенности состава и пространственной структуры насаждений в южнотаежных темнохвойных лесах Среднего Урала в связи с их восстановительной динамикой, ее взаимосвязь с продукционными процессами: приростом и структурой фитомассы древесного и травяно-кустарничкового ярусов, распределением фотоассимилятов и пигментов в древесных растениях, их сезонным ростом, а также с гидротермическим режимом почв и их инфильтрационными свойствами. Исследованы вопросы изменения гумусированности почв в лесных питомниках в зависимости от агротехники выращивания посадочного материала. Большая часть материалов получена при комплексном изучении на стационарных пробных площадях.

Сборник рассчитан на лесоведов и экологов, ботаников, почвоведов и географов, а также на практических работников лесного хозяйства.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **Б. А. Миронов**

Рецензент
доктор биологических наук **Л. Ф. Семериков**

ISBN 5-7691-0053-2 © УрО АН СССР, 1991

Э $\frac{40502-1672-73(89)}{055(02)7}$ 1991

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

Р. С. ЗУБАРЕВА

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

Особенности развития лесов во времени на Среднем Урале достаточно изучены, результаты используются в научных и практических целях. Менее разносторонни и глубоки оценки пространственной структуры лесов.

Изучение и классификация лесов на географо-генетической основе позволили получить лесотипологические спектры для всех подзонально-провинциальных лесорастительных округов Среднего Урала [11], а позднее конкретизировать данные региональными количественными оценками развития лесов в пространстве. При этом получены сравнительные характеристики пространственной структуры лесов в трех аспектах: распределение площадей типов лесов, их групп, формаций и лесорастительных условий различных рангов по регионам лесорастительного районирования; размеры и частота встречаемости лесотипологических выделов; особенности синузиальной неоднородности растительного покрова в типах леса.

Для анализа пространственной структуры лесов в статье использованы данные по территории широтной полосы Среднего Урала, проходящей по широколиственно-хвойной и южнотаежной подзонам (Красноуфимский, Бисертский, Висимский, Староуткинский, Билимбаевский и др. массивы). Наряду с достаточно детальным, в том числе стационарным, изучением лесов при работе вместе с лесоустройством в названных массивах выполнено картирование типов леса [2, 8, 9], позволившее существенно дополнить представления о пространственной неоднородности растительного покрова. Последние до настоящего времени ограничивались лишь показателями соотношения типов леса, получаемыми в процессе массовой таксации лесного фонда.

Неоднородность лесного растительного покрова широтной полосы Среднего Урала обусловлена специфичностью подзональных и провинциальных комплексов условий среды. Общие особенности геоморфологии, климата, микроклимата, почв и лесотипологической структуры этой территории известны [1—7,

9, 12—14]. Поэтому, не останавливаясь на характеристике эколого-географического фона, приведем материалы, отражающие собственно пространственную структуру лесной растительности регионов. Для ее оценки использованы в основном количественные показатели по лесничествам, расположенным на территории единиц лесорастительного районирования различных рангов. Объектами, особенно удобными для этого, оказались территории лесничеств Бисертского опытного леспромхоза и Билимбаевского лесхоза, расположенных в пределах широтной полосы Среднего Урала. Их можно использовать как модальные для характеристики крупных единиц ранга лесорастительных округов и выделенных нами [2, 7, 9] мелких, районного и подрайонного рангов. Поскольку четкие линейные границы между единицами лесорастительного районирования в природе редки, при установлении крупномасштабного ранга возникла необходимость выделения в числе подрайонов буферных, переходных территорий.

Лесничества или их совокупности, принятые модальными, соответствуют на изучаемой территории следующим единицам лесорастительного районирования: подрайонам в широколиственно-хвойных лесах западных предгорий территории — западные лесничества Бисертского леспромхоза; подрайону южнотаежных лесов в ландшафтах, переходных от западных предгорий к низкогорьям Среднего Урала,— западные лесничества Билимбаевского лесхоза; южнотаежному низкогорному подрайону — центральные лесничества Билимбаевского массива; подрайону южнотаежных лесов депрессии низкогорной полосы — лесничества, примыкающие к долине р. Чусовой; южнотаежным лесам подрайона, переходного от низкогорий к зауральским предгорьям,— восточные лесничества Билимбаевского лесхоза.

Из характеристики лесорастительной среды для подрайонов целесообразно привести данные распределения лесопокрытой площади (ЛПП) по условиям увлажненности почв (табл. 1). Они показывают, что в подрайонах западных предгорий и низкогорьях преобладает группа устойчиво свежих лесорастительных условий (ЛРУ), составляющая 56—63 %, с понижением распространенности до 36 % на восточном макросклоне, переходном к предгорному Зауралью. Последний характеризуется и минимальным распространением площади со свежими периодически влажными ЛРУ. Распространенность свежей периодически суховатой группы типов ЛРУ изменяется в обратном направлении: повышаясь с запада на восток с 1,6 до 54,3 %. Менее характерны подобные закономерности для слабо распространенных переувлажненных ЛРУ (группа влажных периодически сырых не превышает 5,0 % площади, устойчиво сырых — 1,9 и устойчиво влажных — 0,2 %).

Экологически согласуется с приведенными показателями пространственное распространение и лесного растительного

Таблица 1

Распределение ЛПП лесорастительных подрайонов территории широтного пересечения Среднего Урала по группам типов ЛРУ, %

Подрайон с приуроченностью к массивам	Группа типов ЛРУ					
	Свежие периодически суховатые (2) *	Устойчиво свежие (3)	Свежие периодически влажные (4)	Устойчиво влажные (5)	Влажные периодически сырые (6)	Устойчиво сырые (7)
Предуральский предгорный широколиственно-хвойный (Бисертский)	1,6	59,2	33,0	0,2	4,6	1,4
Переходный предурально-предгорный и низкогорный южнотаежный (Билимбаевский)	16,1	59,3	21,9	0,0	2,0	0,7
Низкогорный южнотаежный (Билимбаевский)	12,5	62,5	19,7	0,0	4,6	0,6
Низкогорный депрессионный южнотаежный (Билимбаевский)	30,0	55,8	10,6	0,0	1,8	1,8
Переходный низкогорный и зауральский предгорный южнотаежный (Билимбаевский)	54,3	35,6	3,4	0,0	4,8	1,9

* Индекс.

покрова (табл. 2). Так, лесопокрытая площадь коренной елово-сосновой формации составляет в широколиственно-хвойных лесах западных предгорий 12,0 %, а на восточных предгорьях повышается до 81,5 %. В обратной пропорции (с 87,0 до 10,0 %) изменяется распространенность с запада на восток лесов темнохвойной формации. Коренные сосновые леса, не представленные в широколиственно-хвойном массиве западных предгорий, на восточных составляют около 8 % площади.

Менее согласуется с особенностями оценки ЛРУ по группам влажности развитие в подрайонах на антропогенно измененных площадях производных березовых и осиновых насаждений. При этом березняки составляют 32—42 %, а осинники 7—14 % ЛПП подрайонов западных предгорий и низкогорий. Исключением является подрайон восточных предгорий. В доминирующих здесь елово-сосновых и сосновых лесах, благодаря ходу лесовосстановительных смен не только через лиственные поро-

Таблица 2

Распределение ЛПП лесорастительных подрайонов по формациям и доминирующим лесотипологическим группам, %

Подрайон с приуроченностью к массивам	Формации						Лесотипологические группы			
	Коренные			Производные						
	Темнохвойная	Елово-сосновая	Сосновая	Березовая	Осиновая	Липовая	Травяная	Липняковая	Ягодниковая	Заболоченная
Предуральский предгорный широколиственно-хвойный (Бисертский)	87,0	12,0	0,0	36,5	6,8	7,2	13,4	82,0	0,4	4,0
Переходный предурально-предгорный и низкогорный южнотаежный (Билимбаевский)	62,1	34,6	2,5	41,9	12,5	0,0	39,0	42,0	16,3	2,7
Низкогорный южнотаежный (Билимбаевский)	41,3	56,3	1,0	37,0	13,4	0,0	61,3	21,0	12,7	5,0
Низкогорный депрессионный южнотаежный (Билимбаевский) . .	29,3	65,3	4,0	31,7	7,8	0,0	48,0	20,0	30,3	3,0
Переходный низкогорный и зауральский предгорный южнотаежный (Билимбаевский) . .	10,0	81,5	8,0	13,4	4,8	0,0	39,0	1,5	53,0	6,5

ды, но и через сосну, распространенность березняков снижается до 13,4 %, а осинников — до 4,8 %. При региональной оценке лесовосстановительных смен необходимо отметить также возможность развития в подрайоне широколиственно-хвойных лесов предгорного Предуралья производных липняков. Здесь они составляют 7,2 % ЛПП при распространении менее чем на 0,1 % площади или практическом отсутствии в остальных подрайонах.

Большую информацию содержат данные распределения ЛПП лесорастительных подрайонов широтной полосы Среднего Урала по лесотипологическим группам. Абсолютно преобладает (до 82 % ЛПП) липняковая группа типов леса при умеренном развитии (13,4 %) травяной и крайне незначительном ягодниковой в подрайоне западных предгорий с широколиственно-хвойными лесами (см. табл. 2). В южнотаежных лесах восточного подрайона площадь ягодниковой группы доходит до 53 %, а липняковой сокращается до 1,6 %. Травяные леса наиболее распространены в низкогорном южнотаежном подрайоне. Повсеместно невелики площади заболоченных лесов (от 2,7 до 6,5 %).

Данные, синтезирующие соотношение площадей типов леса (табл. 3), свидетельствуют о том, что в западных лесорасти-

тельных подрайонах широтной полосы Среднего Урала (предуральском предгорном широколиственно-хвойном и переходном от него к низкогорному южнотаежному) доминирующим типом леса является ельник травяно-липняковый, занимающий соответственно 47,0 и 33,4 % площади. В южнотаежных низкогорном, низкогорном депрессионном и переходном к зауральскому предгорному подрайонах преобладает (третья часть площади) ельник-сосняк травяной. Необходимо отметить, что почти половину площади последнего подрайона (47,2 %) составляет ельник-сосняк ягодниковый, существенно менее распространенный к западу: в низкогорном подрайоне его лишь 11,7 %, а в западном предгорном широколиственно-хвойном он составляет 0,4 % площади, встречаясь небольшими участками на придолинных склонах южной экспозиции.

Среди особенностей региональных лесотипологических спектров следует отметить также распространение в широколиственно-хвойном подрайоне ельника с широколиственными породами крупнотравного (15,7 % площади), отсутствующего в других подрайонах; наибольшую представительность ельников кислично-разнотравного и травяно-зеленомошникового[1], при отсутствии сосняков ягодниковых и ельников крупнопапоротниковых, систематически, хотя и на небольших площадях, встречающихся в остальных подрайонах.

Все приведенные закономерности распределения в пространстве типологических элементов лесного покрова получены при соответствующих группировке, систематизации и обобщении данных массовой таксации. Для более детальной пространственной оценки структуры лесов региона использованы карты типов леса, составленные по легендам автора совместно с лесоустроительной экспедицией [2, 7—9] по 16 модальным лесничествам. Однако отсутствие возможностей трудоемкой камеральной обработки картографических материалов не позволило получить все возможные итоговые результаты по каждому из лесничеств. Для широколиственно-хвойных лесов региона обобщение картографических данных было выполнено ранее [2]. Для южнотаежных массивов обработка карт проведена по Кузинскому и Крутихинскому лесничествам Билимбаевского лесхоза. Первое из них характеризует леса переходного от предуральско-предгорного к низкогорному лесорастительного подрайона, второе — подрайон собственно низкогорных лесов. Характеристика лесного фонда этих территорий по распределению в пространстве, полученная при обработке лесотипологических карт, приведена в табл. 4—6.

---

[1] Тип леса Е р. зм. (342), распространенный в южнотаежных низкогорных лесах, в широколиственно-хвойных массивах замещается биогеоценотически близким Е тр. зм. (334), являющимся его подзональным вариантом.

Распределение типов леса по лесорастительным подрайонам (в перечень не

Подрайон с приуроченностью к массивам	Тип леса (шифр),						
	С яг., 322	Е-С яг., 323	Е-С тр., 331	Е-С тг, лп., 331п	Е-С яг. лп., 332п	Е тр., 332	Е тр. лп., 333
Предуральский предгорный широколиственно-хвойный (Бисертский)	—	0,4	1,3	0,7	—	—	47,0
Переходный предурально-предгорный и низкогорный южнотаежный (Билимбаевский)	2,3	13,8	12,1	8,7	0,1	5,0	33,4
Низкогорный южнотаежный (Билимбаевский)	0,8	11,7	36,3	8,2	0,2	5,4	12,4
Низкогорный депрессионный южнотаежный (Билимбаевский) . .	3,8	26,2	34,2	9,1	0,3	2,8	9,4
Переходный низкогорный и зауральский предгорный южнотаежный (Билимбаевский)	7,1	47,2	33,1	0,4	0,4	1,2	0,5

* См. сноску на стр. 7.

Интенсивная современная эксплуатация лесов Крутихинского массива и более давнее активное промышленное использование Кузинских лесов определили повышенное участие в лесном фонде последних производных насаждений (соответственно 61 и 50 % ЛПП) и меньшие лесокультурные площади (6,1 при 9,7 % в Крутихинском лесничестве). Следует отметить также, что лесокультурные работы в Кузинском массиве чаще проводились с бóльшим учетом экологического фона. Свидетельствует об этом приуроченность сосновых культур преимущественно к свежим периодически суховатым и устойчиво свежим группам типов ЛРУ на местообитаниях сосновых или сосново-еловых типов леса, что менее характерно для лесокультурных площадей Крутихинского массива (см. табл. 6).

Материалы картирования отражают также особенности лесовосстановительных смен, характеризуя пространственное распределение и соотношение площадей временно и устойчиво производных типов леса. В массивах обоих лесничеств последние занимают площади почти в 2 раза большие, чем временно производные. Из табл. 4 и 5 видно, что при общем преобладании в производных лесах березняков осинники более характерны

Таблица 3

включены типы леса с площадью менее 0,1 % от лесопокрытой)

лесорастительные условия (индекс)							
Е крп., 341	Е-Шр крт., 341п	Е р. зм., 342	Е к. р., 342п	Е прч, 361	Е хв. мш., 362	С хв. мш., 371	Ол втр, 374п
—	15,7	12,6*	18,2	1,9	1,5	0,0	0,6
2,4	—	14,9	4,6	1,7	0,3	—	0,7
3,8	—	7,4	8,5	2,7	1,9	0,0	0,6
0,4	—	9,8	0,4	1,3	0,5	0,3	1,5
0,1	—	3,1	0,2	3,9	0,9	0,8	1,1

для устойчиво производных типов леса, где их площади составляют около 12 % (во временно производных 2—4 % от лесопокрытой). Анализ карт в сочетании с материалами изучения лесов в натуре показывает преимущественную приуроченность осинников к участкам, прошедшим через несколько оборотов рубки и подвергшихся влиянию огня.

Выполнение карт на черно-белой основе планов насаждений, при использовании системы окраски и штриховки, четко отражает на лесотипологических выделах не только динамику типов леса в пространстве, но и развитие их во времени (возрастные и восстановительные смены). При множественном сочетании таксационных выделов в пределах одного лесотипологического (проходящего к тому же нередко через несколько кварталов) подобную информацию могут дать только материалы типологических карт.

Карты позволяют получить сведения о размерах лесотипологических выделов и числе их в массиве для каждого из типов леса. Такие данные особенно необходимы при ведении хозяйства в лесу на типологической основе. Материалы карт показывают, что размеры выделов одноименных типов леса в различных лесорастительных регионах не одинаковы и отражают осо-

Распределение лесной площади Кузинского лесничества по типам леса

ЛРУ		Тип леса			
Группа типов	Тип, индекс	Шифр	S общ., % от ЛПП	Коренные, условно С	
				естеств.	культ. С/Е
Свежие периодически суховатые	322	С яг.	0,3	16,4	14,1/42,4
	323	Е-С яг.	9,6	17,4	21,8/—
Устойчиво свежие	331	Е-С тр.	23,8	6,8	7,6/7,6
	331п	Е-С тр. лп.	3,1	3,0	—/0,8
	332	Е тр.	6,9	—	—
	333	Е тр. лп.	32,8	—	—
Свежие периодически влажные	341	Е крп.	5,1	—	—
	342	Е р. зм.	12,7	—	—
	342п	Е к. р.	3,2	—	—
Влажные периодически сырые	361	Е прч.	2,0	—	—
	362	Е хв. м.	0,1	—	—
Сырые	374п	Ол втр.	0,4	—	—

бенности условий среды (см. табл. 6). При этом наряду с климатическим фоном особенно значительно влияние геоморфологических компонентов ЛРУ. Об этом убедительно свидетельствуют материалы о величине выделов, полученные в процессе обработки лесотипологических карт регионов, различных по природным условиям. Для этого использованы данные по двум лесорастительным подрайонам в массивах подзоны широколиственно-хвойных лесов [2] и двум подрайонам подзоны южной тайги (см. табл. 4—6).

Сведения о размерах выделов типов леса, доминирующих и являющихся индикаторами соответствующих подзон, показали, что наиболее крупные их площади располагаются обычно около центров подзональных ареалов типов леса, с уменьшением размеров выделов к границам региона. Так, Е тр. лп. занимает в Предуральском регионе широколиственно-хвойных лесов около 45 % ЛПП, в регионе южной тайги подрайона, пограничного с широколиственно-хвойными лесами (Кузинский массив),—33 %, а в собственно южнотаежных низкогорных лесах (Крутихинский массив) — лишь 14 %. Средняя величина

Таблица 4

с оценкой типологических выделов и лесовосстановительных смен, %

Тип леса							Оценка лесотипологических выделов	
коренные			Производные					
Е, П		Ол	Временно		Устойчиво		$S_{ср.}$, га	Общее число
естеств.	культ.		Б	Ос	Б	Ос		
—	—	—	—	—	27,1	—	10,8	5
19,2	—	—	7,5	1,1	23,2	9,8	31,2	29
6,8	—	—	10,0	1,7	35,0	24,5	99,8	24
41,4	—	—	36,3	6,2	7,6	5,0	42,4	10
29,0	—	—	29,4	6,0	18,9	16,7	19,0	31
27,9	—	—	22,9	8,4	26,0	14,8	156,7	20
67,5	—	—	27,5	—	4,1	0,9	23,4	21
44,1	1,3	—	22,7	3,0	23,0	5,9	38,0	37
63,8	—	—	16,0	—	20,2	—	29,0	11
59,0	—	—	11,0	—	30,0	—	13,9	16
100,0	—	—	—	—	—	—	4,5	4
—	—	100,0	—	—	—	—	9,0	6

выделов этого типа леса характеризуется понижением с запада на восток, составляя соответственно 201[2]; 157 и 68 га. Наряду с этим следует отметить и максимальную крупность выделов Е тр. лп. в подрайонах территории широколиственно-хвойных лесов по сравнению с выделами всех других типов леса подзонального спектра. Азональные в массивах этой подзоны типы леса (Е-С яг., Е прч., Ол тав. и др.), не занимая больших площадей, не отличаются и крупными размерами выделов. В южнотаежных лесах низкогорной части Среднего Урала наибольшая средняя величина выдела свойственна Е крп., характерному для горных темнохвойных лесов региона (около 104 га), при распространенности его на 11 % ЛПП (массив Крутихинского лесничества).

Связь крупности лесотипологических выделов с геоморфологией прослежена и в широколиственно-хвойных лесах западных предгорий. Здесь средние размеры выделов одноименных типов леса в подрайоне с пересеченным рельефом оказались в 2—4 ра-

[2] В регионах с менее пересеченным рельефом она превышала 800 га [2].

Распределение лесной площади Крутихинского лесничества по

ЛРУ		Тип леса			
Группа типов	Тип, индекс	Шифр	S общ., % от ЛПП	Коренные, условно С	
				естеств.	культ. С/Е
Свежие периодически суховатые	321	Е-С нг.	0,1	—	—
	322	С яг.	1,8	53,4	4,8/3,4
	323	С-Е яг.	5,4	45,2	11,1/2,4
Устойчиво свежие	331	Е-С тр.	35,0	32,3	4,1/13,9
	331п	Е-С тр. лп.	3,2	5,1	—/4,8
	332п	Е-С яг. лп.	0,4	70,8	—
	332	Е тр.	7,4	7,2	3,6/1,3
	333	Е тр. лп.	13,7	—	—/2,7
Свежие периодически влажные	341	Е крп.	11,2	0,0	2,8/1,9
	342	Е р. зм.	2,7	—	—
	342п	Е к. р.	14,5	—	—
Влажные	253	Е зм. ч.	0,5	—	—/45,2
Влажные периодически сырые	361	Е прч.	2,3	12,1	19,5/—
	362	Е хв. мш.	0,8	—	—/3,0
Сырые	371	С хв. мш.	0,3	—	55,4/—
	374п	Ол. втр.	0,3	—	—
	376п	Е ос. тр.	0,4	—	—

за меньшими, чем в подрайоне с более спокойным рельефом [2]. Повышение размеров выделов одноименных типов леса при меньшей расчлененности рельефа наблюдалось и в южнотаежных лесах (см. табл. 4—6). При этом общая усредненная площадь лесотипологического выдела на территории южнотаежного Кузинского массива составила около 55, а более пересеченного Крутихинского — 40 га. Отразился характер рельефа, наряду с площадью лесотипологических выделов, и на их количестве (общее число выделов в Кузинском массиве 214, а в Крутихинском — 447).

В целом в регионах исследований отмечается следующее распределение типов леса по величине выделов при расположении в сторону уменьшения средней площади: в массивах подзоны широколиственно-хвойных лесов соответственно — Е тр. лп., Е тр. зм., Е к р., Е-Шр. крт.; в массивах, переходных к южнотаежным,— Е тр. лп., Е-С тр., Е-С тр. лп., Е к. р; в южнотаежных массивах — Е крп., Е тр. лп., Е к. р., Е-С тр.

Таблица 5

типам леса с оценкой выделов и лесовосстановительных смен, %

Тип леса							Оценка лесотипологических выделов	
коренные			Производные					
Е. П		Ол	Временно		Устойчиво		$S_{ср.}$, га	Общее число
естеств.	культ.		Б	Ос	Б	Ос		
76,0	—	—	24,0	—	—	—	32,6	2
2,6	—	—	22,1	13,7	—	—	16,3	19
21,0	0,7	—	7,3	1,2	5,0	6,1	36,1	27
6,7	1,0	—	12,6	0,6	20,5	8,3	36,5	160
10,2	—	—	23,4	4,2	39,3	13,0	28,2	21
—	—	—	—	—	—	29,2	15,5	3
7,1	1,1	—	36,4	—	33,5	9,8	24,1	62
37,0	—	—	19,4	4,0	21,6	15,3	67,6	34
53,1	1,1	—	5,3	—	20,5	15,3	103,8	20
46,3	—	—	4,6	—	42,2	6,9	32,4	13
36,0	0,7	—	19,2	4,3	17,1	22,7	57,6	50
—	—	—	34,4	—	20,4	—	23,2	2
44,7	—	—	10,7	—	13,0	—	19,3	22
67,8	—	—	0,8	—	28,4	—	14,8	20
44,6	—	—	—	—	—	—	29,1	2
—	—	100,0	—	—	—	—	7,9	7
36,7	2,5	—	—	—	60,8	—	23,9	11

Конкретные размеры средней площади и количества типологических выделов, а также особенности лесовосстановительных смен, полученные при анализе карт модальных территорий, даны в табл. 4—6.

Помимо приведенных аспектов пространственной дифференциации лесов существенный интерес представляет распределение растительного покрова в пределах самих типов леса. Такие материалы получены при крупномасштабном картировании пробных площадей (1 : 100) в южнотаежных низкогорных лесах Висимского массива, соседствующего с Крутихинским лесничеством. Картирование синузий проведено здесь на модальных участках спелых и перестойных насаждений пяти коренных и условно коренных типов леса, приуроченных к одному топоэкологическому профилю [5]. Результаты синузиального картирования лесной растительности в насаждениях типов леса, расположенных соответственно от вершины возвышенности до межгорной депрессии, приведены в табл. 7.

Распределение ЛПП Кузинского (I) и Крутихинского (II) лесни

Группы типов ЛРУ			Лесовосстановительные	
			Коренные, условно	
			С	
Наименование	Лесничество	S от общей ЛПП	естеств.	культ. С/Е
Свежие периодически суховатые	I	9,9	17,4	21,5/2,3
	II	7,3	46,3	9,2/2,6
Устойчиво свежие	I	66,6	2,7	2,8/2,8
	II	59,7	19,8	2,9/9,0
Свежие периодически влажные	I	21,0	—	—
	II	28,4	0,0	0,9/0,6
Влажные	I	—	—	—
	II	0,5	—	—/45,2
Влажные периодически сырые	I	2,1	—	—
	II	3,1	7,1	11,5/1,2
Сырые	I	0,4	—	—
	II	1,0	—	8,6/—
Итого	I	—	3,4	3,8/2,1
	II	—	14,6	3,2/5,6

Материалы картирования показали, что пробные площади темнохвойных типов леса подразделяются чаще на три, реже — на две или четыре синузии. Все синузии — сложные по составу доминирующих видов всех ярусов растительного покрова.

Для типов леса на склоновых элементах рельефа в экотопах с тяжелыми почвами [10] постоянным компонентом растительного покрова является малина. Синузии с ее участием составили в П-Е п. втр. 59 %, Е тр. лп.— 100, а в Е крп.— 47 % площади (см. табл. 7). Сомкнутость крон деревьев в них около 0,5. Для всех типов леса характерными оказались и синузии с папоротниками. При этом синузии с участием крупных папоротников, составляющие 80—100 % площадей, распространены в склоновых типах леса с тяжелыми щебнистыми слабо водопроницаемыми почвами (П-Е п. втр., Е тр. лп., Е крп.). На пологих же участках нижней трети склона с более легкими и водопроницаемыми почвами (Е р. зм.) синузии с папоротниками составляли лишь 27 % площади, при большом участии в их покрове мелкопапоротниковых видов. Последние развиты и в К-Е хв. мш. заболоченной депрессии, однако площадь синузий с ними здесь не больше 5 %.

Таблица 6

чества по группам типов ЛРУ и лесовосстановительным сменам, %

смены в типах леса по группам ЛРУ						
коренные		Ол	Производные			
Е, П			Временно		Устойчиво	
естеств.	культ.		Б	Ос	Б	Ос
18,1 18,0	— 0,5	— —	7,0 11,2	1,0 4,1	23,5 3,6	9,2 4,5
21,4 13,9	— 0,7	— —	19;7 18,2	5,5 1,5	27,3 23,5	17,8 10,5
52,1 43,2	0,8 0,8	— —	22,8 13,0	1,9 2,4	18,4 20,3	4,0 18,8
— —	— —	— —	— 34,4	— —	— 20,4	— —
61,4 54,3	— —	— —	10,4 6,6	— —	28,2 19,3	— —
— 35,2	— 1,8	100,0 11,9	— —	— —	— 42,5	— —
28,9 25,2	0,2 0,7	0,5 0,2	18,8 15,3	4,1 1,9	24,8 21,4	13,4 11,9

Типичны для всех склоновых типов леса, за исключением Е тр. лп., синузии с участием вейника. Следует отметить, что в почвенном покрове пробных площадей этих типов леса встречены включения угольков, свидетельствующие о давних пожарах, вызвавших повышение участия в напочвенном покрове вейника, в древостое — пихты, березы, а в Е р. зм. еще и сосны.

В дополнение к приведенным общим особенностям развития синузий в темнохвойных типах леса для каждого из них можно отметить следующее. В П-Е п. втр., расположенном на верхних элементах рельефа, к участкам с наиболее разреженным древостоем (сомкнутость крон 0,19) приурочены высокотравно-звездчатковые синузии, занимающие около 20 %, при господстве на остальной площади вейниково-крупнопапоротниковых и вейниково-крупнопапоротниково-малиновых синузий.

В Е тр. лп. при господстве синузий из различных сочетаний разнотравья, папоротников, малины почти половину площади составляют синузии с доминированием липы, широко развитой в подлеске. При этом следует отметить, что в составе древостоя липа распространена почти во всех синузиях (суммарная площадь их превышает 90 %).

Таблица 7

Характеристика синузий на пробных площадях коренных (условно коренных) типов леса Висимского массива

Тип леса, состав и полнота древостоя	Синузия	Площадь, %	Древостой	
			Сомкнутость крон	Состав (по числу особей)
П-Е п. втр.	Вейниково-крупнопапоротниково-малиновая	59,0	0,43	4,5Е5,5П
6Е4Пед. Рб	Высокотравно-звездчатковая	19,9	0,19	5,4Е4,6П
0,8	Вейниково-крупнопапоротниковая	21,1	0,75	4,0Е5,8П0,2Рб
Е тр. лп.	Разнотравно-малиново-папоротниковая	11,9	0,48	8,2Е1,8П
6Е3П1Лп ед. Рб	Малиново-папоротниково-разнотравная	41,8	0,50	4,4Е4,0П1,6Лп
1,0	Малиново-папоротниково-разнотравная с липой	46,3	0,52	4,8Е4,1П1,1Лп
Е крп.	Вейниково-крупнопапоротниково-малиновая	47,1	0,51	5,1Е4,6П0,2К0,1Б
6Е3П1Кед. Б, Рб	Вейниково-мелкопапоротниковая	38,2	0,72	4,7Е4,9П0,4К
1,1	Вейниково-крупнопапоротниковая	14,6	0,43	6,0Е4,0П
Е р. зм.	Папоротниково-высокотравная	27,0	0,56	2,7Е7,3П
5Е3П1С1Б 1,0	Разнотравно-вейниковая	73,0	0,64	3,5Е5,2П1,1Б0,2С
К-Е хв. мш. 7Е2К1Бед. П 1,1	Мелкотравно-мшисто-хвощово-сфагновая	11,1	0,68	8,3Е0,6П0,5К0,6Б
	Хвощово-сфагново-мелкотравная	66,7	0,48	7,5Е1,5П0,5К0,5Б
	Мелкотравно-мшистая	16,9	0,59	6,1Е1,8П0,8К1,2Б
	Хвощово-сфагново-мелкопапоротниково-вейниковая	5,1	0,36	6,6Е1,7П1,7Б

В Е крп. на участках с наибольшей сомкнутостью крон (0,72) развиваются синузии с господством мелких папоротников, составляющие более трети площади, при преобладании на остальной ее части вейниково-крупнопапоротниковых или вейниково-крупнопапоротниково-малиновых синузий.

Для условно коренных Е р. зм., экотопы которых чаще других типов темнохвойных лесов региона подвержены огневым воздействиям, характерны наименьшая расчлененность напочвенного покрова на синузии (на 73 % площади — разнотравно-вейниковая синузия) и уменьшение роли мхов.

Основу напочвенного покрова К-Е хв. мш. составляют хвощово-сфагново-мелкотравные и мелкотравно-мшистые синузии. Однако существенная зависимость развития растительного покрова этого заболоченного типа леса от микрорельефа определяет сложную конфигурацию синузий и повышение их численности.

Количественные оценки синузиальной структуры типов леса, помимо научного, имеют практическое значение. Растительный покров синузий существенно влияет на лесовосстановление, определяя потенциальные возможности развития лесов. Материалы по синузиальной структуре лесов дают возможность детальнее оценить растительные ресурсы для целей побочного пользования. Так, в липняковых типах леса выделение синузий с липой позволяет уточнить возможности развития пчеловодства. Данные о пространственном размещении синузий с малиной определяют потенциальное использование малинников. Распределение синузий с разнотравьем, злаками, бобовыми видами показывает направление использования напочвенного покрова как кормовой базы и т. д.

Существенной задачей при оценке пространственной структуры растительного покрова в пределах типов леса Среднего Урала является изучение синузиального сложения насаждений не только коренных генераций, но и широко представленных в современных массивах производных лесов различных стадий восстановительных и возрастных смен.

Отмеченные аспекты пространственной неоднородности лесной растительности отражают существенные различия лесорастительных регионов широтной полосы Среднего Урала по многим биоценотическим показателям оценки лесного фонда, соотношению площадей типов леса, размерам и численности лесотипологических выделов, синузиальной структуре растительного покрова в пределах типов леса. Материалы показывают необходимость дифференцированного подхода при научной оценке природы лесов различных регионов, разработке рекомендаций по практическому использованию в них лесных ресурсов и ведению хозяйства, особенно при современной его интенсификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 13—87.

2. Зубарева Р. С. Ландшафтно-типологические комплексы как элемент лесорастительного районирования (на примере широколиственно-хвойных лесов Среднего Урала) // Проблемы типологии и классификации лесов. Свердловск, 1972. С. 64—77.

3. Зубарева Р. С. Микроклимат на северо-восточных рубежах подзоны смешанных лесов // Материалы Всесоюзного совещания по биогеоценологии и методам учета первичной продукции в еловых лесах. Петрозаводск, 1973. С. 118—119.

4. Зубарева Р. С. Классификация типов смешанных лесов предгорного Предуралья // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1975. С. 3—53.

5. Зубарева Р. С. Лесообразующая роль микроклимата в темнохвойных типах леса Висимского заповедника // 10 лет Висимскому государственному заповеднику. Свердловск, 1981. С. 12—14.

6. Зубарева Р. С. Экологическая оценка микроклимата в типах леса южной тайги предгорного Зауралья // Взаимодействие среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981. С. 58—81.

7. Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы лесов Бисертского лесного массива // Научные основы комплексного ведения лесного хозяйства (на примере Бисертского опытного леспромхоза). Свердловск, 1984. С. 5—29.

8. Зубарева Р. С. Аспекты взаимосвязей типологической структуры таежных лесов и лесорастительного районирования // Современные проблемы лесной типологии. М., 1985. С. 59—62.

9. Зубарева Р. С. Пространственная дифференциация и классификация типов леса Билимбаевского массива // Научные основы использования и воспроизводства таежных лесов Среднего Урала (на примере Билимбаевского лесхоза). Свердловск, 1986. С. 16—44.

10. Зубарева Р. С., Сумароков В. В., Горячев В. М. О физических особенностях почв и их лесообразующей роли в горных темнохвойных лесах Среднего Урала // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1976. С. 114—123.

11. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: Практическое руководство. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.

12. Прокаев В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск: Изд. Свердл. пед. ин-та, 1976. 136 с.

13. Фирсова В. П. Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М.: Наука, 1977. 186 с.

14. Фирсова В. П. Почвенный покров Бисертского леспромхоза // Научные основы комплексного ведения лесного хозяйства (на примере Бисертского опытного леспромхоза). Свердловск, 1984. С. 30—47.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

Е. Г. ПОЗДЕЕВ, В. А. ПОМАЗНЮК

ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ НА СПЛОШНЫХ ВЫРУБКАХ В ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ПРИ РАЗРАБОТКЕ ЛЕСОСЕК МНОГООПЕРАЦИОННЫМИ МАШИНАМИ

Восстановление лесов после промышленных рубок — основной вопрос лесохозяйственного производства. На Урале, где леса имеют очень важное экономическое, почвозащитное и водоохранное значение, определяемое географическим положением и народнохозяйствнной ролью региона, он стоит особенно остро. При современном уровне эксплуатации лесов, в условиях комплексной механизации и машинизации лесозаготовок, когда основным способом рубок главного пользования продолжает оставаться сплошной способ рубки концентрированными лесосеками, лесовосстановление вырубок по-прежнему будет ориентироваться на естественное возобновление.

Общие закономерности лесовосстановительного процесса на вырубках в подзонах южной тайги и темнохвойно-широколиственных лесов Среднего Урала к настоящему времени в основном выявлены [3—5]. Для сплошных вырубок характерно значительное ослабление восстановительной способности хозяйственно ценных древесных пород. Неудовлетворительное возобновление ели и пихты на большей части концентрированных вырубок обусловлено теми изменениями среды, которые произошли в процессе лесозаготовок. При использовании современной лесозаготовительной техники (валочно-пакетирующих машин и бесчокерных трелевщиков) эти изменения часто столь велики, что могут привести к необратимому разрушению лесных экосистем: уничтожению подроста и подлеска, существенному изменению живого напочвенного покрова и сложения профиля почвы, ее водного, воздушного, теплового и питательного режимов [1, 2, 9, 15]. Многооперационная лесозаготовительная техника, таким образом, превращается в еще один техногенный фактор, определяющий ход лесообразования на вырубках.

Цель настоящего исследования — выявить влияние техноло-

гического процесса лесозаготовок с использованием многооперационных лесосечных машин на изменение лесорастительных условий на вырубках и возобновление древесной растительности. Наблюдения вели на опытно-производственных участках и сплошных концентрированных вырубках промышленного характера в наиболее распространенных типах темнохвойных лесов — ельниках травяном и липняковом. По лесорастительному районированию [6] территория, на которой производили исследования, находится в среднеуральской низкогорной провинции в подзоне южной тайги (Нижнетагильский лесхоз) и предуральской предгорной провинции в подзоне темнохвойно-широколиственных лесов (Шамарский лесхоз, Бисертский леспромхоз). Изучение хода лесовосстановления проводили на основе методических указаний А. В. Побединского [10]. Возобновление древесных пород учитывали на площадках размером 2×2 м, а также на лентах шириной 2 м и длиной 100—150 м. Ленты располагали перпендикулярно стенам леса, нумерацию площадок производили в направлении от обсеменителей.

Влияние экологических условий вырубки в ювенильный период жизни подроста изучали путем искусственного подсева семян ели (лабораторная всхожесть — 75 %, энергия прорастания — 59 %). На участках лесосеки с неповрежденной и в различной степени минерализованной почвой закладывали учетные площадки, на которых в десятикратной повторности высевали без заделки по 200 шт. семян.

При оценке степени повреждения почвы на вырубке выделяли следующие категории: слабую степень изменения поверхности почвы (сдирание травяного покрова, разрыхление подстилки и частичное перемешивание ее с почвой), среднюю (смешивание подстилки и верхних слоев почвы), сильную (смешивание верхних слоев почвы на глубину более 10 см), неповрежденную поверхность.

Исследовали также изменение водно-физических свойств почвы (плотности, пористости, водопроницаемости). При изучении напочвенного покрова на вырубке руководствовались методическими указаниями И. С. Мелехова с соавт. [8].

При освоении валочно-пакетирующих машин применяли технологию лесосечных работ, при которой валочные и трелевочные машины перемещали по всей площади разрабатываемой лесосеки. Поваленные деревья за комель трелевали на погрузочную площадку, где с помощью сучкорезной машины обрезали сучья [11]. При этом происходило почти полное уничтожение подроста предварительной генерации (89 %). Минерализация поверхности почвы на вырубке при летней заготовке леса достигала 80—90 % ее площади. Участки со слабой и средней минерализацией составляли 22—37 % площади лесосеки, сильной — 40—65 %. Плотность почвы под влиянием лесозаготовительной техники достигла на участках со слабой и сред-

ней степенями минерализации 0,81—1,02, с сильной — 1,19—1,27 г/см³ (табл. 1). Известно [13], что в тех случаях, когда минерализация почвы сопровождается ухудшением физических свойств, особенно начиная с плотности 1,15 г/см³, сохранность и рост сеянцев сосны и ели резко уменьшаются. Уплотнение верхних горизонтов почвы при движении лесозаготовительной техники по лесосеке влечет за собой снижение ее пористости в 1,2—1,4 раза, а водопроницаемость уменьшается в десятки раз по сравнению с участком, не тронутым трелевкой. Столь резкое изменение водно-физических свойств почвы на вырубках ведет не только к ухудшению экологических условий для естественного или искусственного возобновления древесных пород, но и к утрате водоохранно-защитного значения лесных площадей.

После сплошных рубок уже в первые годы коренным образом меняется живой напочвенный покров. Для большинства типичных лесных трав создаются неблагоприятные условия из-за резкого изменения микроклимата, разрушения подстилки и уплотнения верхних горизонтов почвы. В этих случаях наблюдается буйное развитие на вырубке светолюбивых растений, присутствующих под пологом леса в угнетенном состоянии. Флористический состав травостоя обогащается за счет появления растений открытых лесных пространств. Кроме смены доминантов, изменения численности, обилия и встречаемости видов в травостое, происходит увеличение его биомассы. На однолетней вырубке масса травостоя в абсолютно сухом состоянии увеличилась по сравнению с контролем (лес) в 2,2 раза, на двухлетних — в 6,3 раза. Полученные данные свидетельствуют о значительной величине массы надземных органов растений, поступающих на поверхность почвы после их отмирания. Если на 1 м² лесных участков каждый год поступает в среднем 22—48 г органического вещества (в воздушно-сухом состоянии), то на одно-двухлетней вырубке этот показатель достигает 155—178 г. Увеличение массы травостоя приводит к повышению проективного покрова на однолетней вырубке в 2,2 и двухлетней в 3,2 раза по сравнению с контролем (под пологом леса).

Основу травостоя на вырубке с неповрежденной поверхностью почвы слагают травянистые растения, существовавшие под пологом леса. Однако максимального развития и обилия достигают светолюбивые растения, из которых преобладает вейник лесной (проективное покрытие — до 20 %, общее покрытие травостоем — 80—90 %). Участки лесосеки со слабой и средней минерализацией почвы также зарастают в основном вейником лесным (проективное покрытие на однолетней вырубке — 30—40 %, вплоть до полного задернения в последующие годы). Судя по видам-доминантам, на данных фрагментах лесосеки формируются разнотравно-вейниковые и вейниковые типы вырубок, в понимании И. С. Мелехова [7].

Таблица 1

Изменение водно-физических свойств поверхностного слоя почвы под влиянием лесозаготовительной техники (ЛП-19, ЛП-18, ЛТ-154)

Степень минерализации почвы	Плотность, г/см³	Пористость, %	Водопроницаемость, мм/мин
Кв. 89, Бисертский леспромхоз, Первомайское лесничество (ельник липняковый, почва бурая лесная подзолистая свежая суглинистая)			
Неповрежденная	0,56	76,6	Нет свед.
Слабая и средняя	0,93	62,8	»
Сильная	1,19	53,9	»
Кв. 63, Шамарский лесхоз, Козьяльское лесничество (ельник травяной, почва серая лесная оподзоленная свежая суглинистая)			
Неповрежденная	0,69	58,9	3,856
Слабая и средняя	1,02	50,2	0,176
Сильная	1,27	42,9	0,149
Кв. 66, Бисертский леспромхоз, Бисертское лесничество (ельник липняковый, почва бурая лесная, оподзоленная свежая суглинистая)			
Неповрежденная	0,52	68,8	4,647
Слабая и средняя	0,81	58,7	0,196
Сильная	1,12	52,6	0,130

Таблица 2

Количество самосева древесных пород на вырубке в зависимости от расстояния от стен леса (тип вырубки разнотравно-вейниковый), %

Лесообразующие породы	Расстояние от стен леса, м						Всего
	0—20	20—40	40—60	60—80	80—100	100—120	
Вырубка однолетней давности (кв. 89, Первомайское лесничество, Бисертский леспромхоз)							
Хвойные	34,1	19,2	13,6	17,8	5,6	9,7	100
Лиственные	8,7	2,1	10,7	30,6	41,3	6,6	100
Итого . . .	25,9	13,7	12,7	21,9	17,1	8,7	100
Вырубка двухлетней давности (кв. 53, Первомайское лесничество, Бисертский леспромхоз)							
Хвойные	47,0	11,8	29,4	—	11,8	Нет свед.	100
Лиственные	7,7	—	—	49,2	43,1	»	100
Итого . . .	15,9	2,4	6,1	39,0	36,6	»	100

На той части лесосеки, где полностью уничтожена лесная растительность и нарушены верхние горизонты почвы, доминируют виды, считающиеся дигрессивными эдификаторами вырубок [14]: кипрей узколистный, малина, вейники лесной и тупочешуйный. Магистральные волока и погрузочные площадки зарастают в основном кипреем (проективное покрытие — 30—40 %), к которому чаще всего примешивается вейник лесной. Видовой состав обогащается новыми растениями, проникшими на минерализованную поверхность волоков. Среди них можно отметить подмаренник цепкий, осот желтый, ожику волосистую, лабазник вязолистный, цицербену уральскую, в колеях волокв и микропонижениях — осоки, мхи-гигрофиты. Проективное покрытие трав достигает 70—90 %. Таким образом, на участках с сильно минерализованной поверхностью почвы складываются кипрейные, вейниковые, разнотравно-вейниковые группировки.

Результаты учета возобновления на одно-двухлетних вырубках в рассматриваемых лесорастительных районах и типах леса показали, что оно идет с преобладанием лиственных, участие главных пород (ели, пихты) представлено двумя — четырьмя единицами. Встречаемость всходов древесных пород на учетных площадках составила 38—52 %. По общему количеству возобновления всех пород течение лесовосстановительного процесса оценивается как неудовлетворительное.

О характере пространственного распределения возобновления на вырубке можно судить по данным, приведенным в табл. 2. Последующее возобновление хвойных происходит в основном около стен леса. Примерно 50—60 % всходов ели и пихты находятся на расстоянии до 40 м от обсеменителей. В закономерном уменьшении количества самосева хвойных пород по мере удаления от стен леса наблюдается некоторое отклонение. Оно объясняется в первую очередь неодинаковым возобновлением на участках с разной степенью минерализации поверхности почвы. Так, на однолетней вырубке самосев хвойных пород приурочен главным образом к участкам со слабой и средней минерализацией, на которых представлено 35 и 47 % всходов. На участках с сильной минерализацией сосредоточено 16, а на неповрежденной поверхности почвы — лишь 2 % всходов хвойных пород.

Лиственные породы, обладая более легкими семенами, распространяются на бо́льшую площадь вырубки, чем хвойные. Как видно из табл. 2, от 79 до 92 % всходов лиственных пород сосредоточено не у стен леса, а на расстоянии от них 60—120 м. Возобновление лиственных пород послерубочной генерации, так же как и хвойных, приурочено к участкам со слабой и средней минерализацией почвы. На неравномерность распределения возобновления лиственных пород по площади вырубки оказало влияние и то обстоятельство, что экземпляры порослевого про-

исхождения появляются только на той части лесосеки, где поверхность почвы не повреждена.

Избирательная способность возобновления хвойных (ели) в зависимости от степени нарушения целостности поверхности почвы доказана специальными опытами (грунтовая всхожесть семян, %):

Давность вырубки	Степень минерализации поверхности почвы			
	Неповрежденная	Слабая	Средняя	Сильная
Однолетняя	2,0—4,1	3,0—9,2	1,6—7,1	0,0—0,2
Двулетняя	0,0—0,2	0,0—0,2	0,0—0,1	0,0

На фоне низкой грунтовой всхожести, отражающей складывающиеся неблагоприятные экологические условия для последующего возобновления на лесосеках, выявляется некоторое стимулирующее влияние слабой и средней степени минерализации поверхности почвы на появление самосева на свежих вырубках. Однако это влияние не является определяющим в силу того, что уже на второй год после рубки леса бурное развитие травяного покрова приостанавливает возобновление хвойных пород. Результаты исследований позволяют сделать некоторые обобщения.

Использование многооперационных лесосечных машин без организации процесса лесозаготовок, направленной на соблюдение лесоводственных требований, приводит к значительным нарушениям лесной среды: в первую очередь, к уничтожению подроста и подлеска, живого напочвенного покрова, изменению сложения профиля и водно-физических свойств верхних горизонтов почвы. С неоднородностью поверхности почвы на лесосеке тесно связано формирование специфических травянистых группировок (парцелл), оказывающих эдификаторное воздействие на лесообразовательные процессы на вырубках. Последующее возобновление от обсеменителей с одновременной минерализацией почвы при лесосечных работах в типах леса с устойчиво свежими лесорастительными условиями (ельниках липняковом и травяном) в первые два года не может обеспечить восстановления хвойных древостоев. Применение новой лесозаготовительной техники с учетом создания благоприятных условий для естественного возобновления вырубок возможно только путем совершенствования технологии лесосечных работ, направленного на уменьшение отрицательного воздействия механизмов на лесную среду и сохранение подроста предварительной (подпологовой) генерации. Дальнейшие наши исследования [12] показали правильность выбранного направления повышения эффективности естественного восстановления лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Данилик В. Н. Влияние техники и технологии лесозаготовок на водоохранно-защитную роль лесов // Лесн. хоз-во. 1979. № 1. С. 24—25.

2. Дедков В. С. Восстановление свойств горных почв Среднего Урала, нарушенных сплошными рубками // Экологическая роль горных лесов: Тез. докл. Всесоюз. конф. Бабушкин, 1986. С. 98—100.

3. Зубарева Р. С. О лесовосстановлении концентрированных вырубок в темнохвойных лесах горной части Среднего Урала // Сборник по обмену опытом на предприятиях лесного хозяйства Свердловской области. Свердловск, 1959. С. 81—88.

4. Исаева Р. П., Луганский Н. А. Естественные лесовосстановительные процессы в подзоне южной тайги и темнохвойно-широколиственных лесов Урала // Лесообразовательные процессы на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1975. С. 94—128.

5. Колесников Б. П. Основные итоги изучения естественного возобновления на концентрированных вырубках в лесах Свердловской области // Труды Института биологии УФАН СССР. 1960. Вып. 14. С. 3—21.

6. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 174 с.

7. Мелехов И. С. Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 3—37.

8. Мелехов И. С., Корконосова Л. И., Чертовский В. Г. Руководство по изучению концентрированных вырубок. М.: Изд-во АН СССР, 1965. 180 с.

9. Обыденников В. И. Новая лесозаготовительная техника и возобновление леса. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 54 с.

10. Побединский А. В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.

11. Помазнюк В. А., Смердов В. В. Об освоении агрегатных машин на Урале // Лесн. хоз-во. 1979. № 1. С. 26—27.

12. Помазнюк В. А., Поздеев Е. Г. Лесоводственная оценка пасечной технологии лесосечных работ на базе новой техники // Лесн. хоз-во. 1985. № 2. С. 28—30.

13. Соколовская Н. А., Ревут И. Б., Маркова И. А. Роль плотности почвы при лесовосстановлении // Лесоведение. 1977. № 2. С. 44—50.

14. Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию) // Избр. труды. Т. 3. М., 1975. С. 145—278.

15. Яковлев Г. В., Увакин М. И. Влияние лесозаготовительной техники на водно-физические свойства почвы // Лесн. хоз-во. 1985. № 2. С. 30—32.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

Б. А. МИРОНОВ

ИЗМЕНЕНИЯ ГИДРОТЕРМИЧЕСКОГО РЕЖИМА ПОЧВ В СВЯЗИ СО СМЕНАМИ ПОРОД В ЛЕСАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Средообразующий и средозащитный потенциал горных лесов под влиянием многих факторов, в основном антропогенного характера, в последние десятилетия существенно снижается. В то же время нет достаточной научной информации для количественной оценки этих процессов, несмотря на то, что горные леса имеют гораздо большее значение, чем равнинные, в выполнении многообразных биосферных функций и их воздействие носит более трансгрессивный характер, охватывая и прилегающие равнинные территории.

В таежных лесах Среднего Урала широко распространена послерубочная смена хвойных пород лиственными. Близкие к коренным насаждения в преобладающих по площади типах лесорастительных условий по составу или чисто хвойные, или имеют незначительную примесь лиственных пород. Применяемые технологии рубок главного пользования не позволяют сохранить достаточное количество подроста хвойных пород. Особенно много подроста уничтожается при использовании современных многооперационных машин. Большая часть лесов промышленной зоны Урала прошла в среднем через три оборота рубки, что привело к существенному снижению участия хвойных пород в составе насаждений. Этот процесс резко усилился после того, как распространение получили концентрированные сплошнолесосечные рубки с применением механизированной трелевки и вывозки древесины. Так, на территории Билимбаевского лесхоза Свердловской области большие площади вырубок послевоенных лет возобновились лиственными породами с небольшой примесью хвойных.

Новыми правилами рубок главного пользования практически во всех горных районах предусмотрены постепенные и выборочные рубки леса, направленные на сохранение окружающей среды. Однако их применение ограничено площадями с большими уклонами, технологии не отработаны и часто не

соблюдаются. К тому же не разработан комплекс высокопроизводительных и в то же время сохраняющих почву и подрост лесозаготовительных машин для горных условий. Следствием всего этого в горных лесах Среднего Урала является весьма существенное изменение среды после рубок главного пользования. Так, по данным, приводимым А. В. Побединским [9], при рубке в летний период подрост уничтожается почти полностью, а на большей части площади лесосеки почва повреждается до такой степени, что ее инфильтрационные показатели снижаются на два порядка величин [17]. Это означает, что применяемые в настоящее время технологии лесосечных работ сказываются на средообразующих функциях леса в большей степени, чем сам способ рубок (сплошных, выборочных, постепенных).

Из средообразующих функций горных лесов в условиях Среднего Урала одна из наиболее важных — водоохранно-водорегулирующая, которая к тому же подвергается в процессе лесозаготовок наиболее существенным изменениям. Эта функция тесно связана с гидротермическим режимом почв. В предлагаемой работе поставлена задача оценить изменения гидротермического режима почв в процессе восстановительной послерубочной динамики в южнотаежных темнохвойных лесах Среднего Урала и в связи со сменами пород в пределах одного наиболее распространенного типа леса — ельника травяно-липнякового.

Оценка степени изменения гидрологических функций лесов под влиянием хозяйственных мероприятий требует выработки единых оценочных критериев и методов их установления. По мнению большинства исследователей, работавших в этой области [7, 10, 12, 14], для такой оценки необходимо определение хотя бы основных статей водного баланса различных лесных и безлесных площадей, что требует весьма трудоемких многолетних стационарных наблюдений на соответствующим образом оборудованных водосборах. В то же время известно, что основная гидрологическая роль леса состоит в переводе разрушительного поверхностного стока в медленный внутрипочвенный. Это достигается за счет более высокой некапиллярной скважности лесных почв, связанной с наличием на поверхности почвы лесной подстилки, и рыхлящего действия корней лесной растительности и почвенных животных. Другими словами, наиболее существенная функция лесов непосредственно зависит от инфильтрационной способности лесных почв, чем мы и руководствовались при проведении исследовательских работ.

Исследования вели на территории Билимбаевского лесхоза Свердловской области. По лесорастительному районированию Б. П. Колесникова [5], на территории лесхоза произрастают южнотаежные леса Уральской горно-лесной области Среднеуральской низкогорной провинции. В. И. Прокаев [11] также

относит территорию лесхоза к провинции низкогорной полосы Среднего Урала, а леса — к южнотаежным. Гидрологическая сеть на территории лесхоза хорошо развита, основная река — Чусовая Волжско-Камского бассейна. Коэффициент стока в бассейне р. Чусовой равен 0,5, для нее характерны летние паводки, нередко превышающие весеннее половодье. В целом преобладает весенний паводковый сток, составляющий до 60 % годового. Весенний паводок продолжается от 20 до 30 дней. Растянутости паводка способствуют более позднее таяние снега на горных участках бассейна по сравнению с равнинными и в пределах однородных по рельефу участков — запаздывание в снеготаянии на лесных площадях по сравнению с открытыми. Лесистость района около 70 %. Помимо облесенности значительной части водосборных площадей, сглаживающее влияние на режим стока р. Чусовой оказывает и зарегулированность заводскими водохранилищами и прудами, расположенными на ее притоках. Характерны для р. Чусовой и ее притоков — Бол. Шишима, Утки, Шайтанки и других речек — высокие летне-осенние дождевые паводки, которые возникают при значительных, продолжающихся несколько дней осадках, приводящих к полному насыщению почвенного слоя влагой. Такие осадки на безлесных площадях приводят к образованию более или менее интенсивного поверхностного стока, а на лесных участках формируют растянутый по времени почвенно-грунтовый сток. Расход взвешенных частиц р. Чусовой и ее притоков невелик, и эрозионные процессы в ее бассейне развиты слабо, о чем говорит и непосредственное обследование водосборных площадей на территории лесхоза, не выявившее более или менее значительных эродируемых территорий и неправильно используемых с точки зрения выполнения водоохранно-защитной роли площадей.

В соответствии с поставленной задачей в Кузинском лесничестве были заложены три постоянные пробные площади размером 80×100 м на возобновившихся лесосеках 26-, 34- и 45-летней давности. В качестве контрольного использовалось спелое условно-коренное насаждение с преобладанием в составе ели и пихты. Пробные площади разбивали на четыре секции с тем, чтобы проследить пространственную неоднородность насаждений, а в дальнейшем и воздействие хозяйственных мероприятий (рубки ухода, например) на функционирование этих лесных экосистем. На каждой пробной площади произведены сплошной перечет деревьев по односантиметровой шкале и их нумерация, начиная с диаметра 6 см, замеры высот с точностью до 0,1 м (по нескольку деревьев от каждой ступени толщины), а на одной из секций — сплошное картирование древостоя и живого напочвенного покрова. Почвенный покров характеризовался с помощью закладки почвенных разрезов и прикопок. Почвы на всех пробных площадях горно-лесные буропод-

золистые среднесуглинистые с большим количеством дресвы в нижних горизонтах.

Таксационная характеристика древостоев приведена в табл. 1. Из общих характерных особенностей древостоев на пробных площадях следует отметить куртинное расположение хвойных пород. Ель и пихта преимущественно предварительного возобновления возраста 56—60 лет, независимо от года рубки материнского насаждения. Деревья лиственных пород почти исключительно порослевые, и лишь незначительное количество берез семенного происхождения. Пробная площадь 1 почти сплошь была пройдена пожаром, и в горизонте А1 часто встречаются угли. По-видимому, этим объясняется значительно меньшее участие на ней в составе древостоя хвойных пород.

Определение водно-физических свойств почв (объемного веса и коэффициента фильтрации) вели на ненарушенных образцах почвы, взятых с пятикратной повторностью, с помощью стандартной полевой лаборатории марки ПЛЛ-9 для определения водно-физических свойств почвогрунтов. Режимные наблюдения за влажностью и температурой почв проводили в течение вегетационного периода по общепринятым методикам. Влажность почв определяли до глубины 60 см (основной корнеобитаемый слой) термовесовым способом. Образцы отбирали буром по 10-сантиметровым слоям в пятикратной повторности с интервалом между определениями в 10 дней. Все данные обработаны методами вариационной статистики. Наблюдения за температурой почв вели на глубинах 5, 10, 20 и 30 см с помощью метеорологических стеклянных ртутных термометров ТМ-5, установленных отдельно в хвойных и лиственных куртинах. Замеры производили одновременно со взятием образцов на влажность почвы. Периодически предпринимали многоточечные (25—30 точек) измерения температуры верхнего 10-сантиметрового слоя почвы с помощью электротермометров АМ-29М и ТЭТ-2.

Как уже говорилось, важнейшей интегральной характеристикой почв, влияющей на процессы формирования стока, является ее водопроницаемость. Ранее нами показано [6], что лесные почвы рассматриваемого района отличаются сравнительно низкой водопроницаемостью. При этом буроподзолистые почвы, характерные для ельников травяно-липняковых, по сравнению с другими типами почв отличаются довольно высокими инфильтрационными свойствами. В то же время для них характерна уплотненность нижних горизонтов почвенного профиля. Определения объемного веса (табл. 2) показали, что уже через 25 лет после рубки леса плотность почв становится близкой к исходной, в то время как на свежей лесосеке верхние слои сильно уплотнены. Уплотнение происходит не только вследствие непосредственного воздействия на почву лесозаготовительной техники, но и в результате отмеченного В. С. Дедковым

Таблица 1

Таксационная характеристика пробных площадей

№ пр. пл.	Состав	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Возраст, лет	Сумма площадей сечений, м²/га	Запас, м³/га
1	+Е	8,3	8,4	56	0,74	3,2
	1Пх	7,3	7,5	56	1,51	7,0
	6Б	9,4	10,7	26	12,2	61,7
	2Ив	9,2	9,6	26	3,43	21,2
	1Ос	10,9	11,5	26	3,24	15,1
	+Лп, Рб	6,9	7,0	26	0,88	3,0
				Итого	21,92	111,2
2	1Е	9,7	9,6	60	1,59	9,1
	3Пх	8,0	7,5	60	6,23	27,2
	3Лп	6,8	7,7	34	5,99	32,4
	2Б	12,1	11,9	34	5,52	31,4
	1Рб	5,7	6,0	34	1,46	8,1
	Ед, Ив, Ос				0,61	
				Итого	21,80	108,2
3	2Е	9,8	10,9	60	4,57	28,0
	2Пх	8,7	9,3	60	5,80	29,9
	4Б	9,6	11,8	45	10,74	59,9
	2Ос	12,5	14,5	45	3,54	23,8
	+Лп	7,1	8,7	45	0,71	3,1
	+Ив	8,5	9,0	45	0,53	2,2
				Итого	26,00	146,9
4 (контроль)	5Е1Пх3Б1Лп	26	23	140	—	276

Примечание. Сомкнутость крон на пр. пл. 1—0,9; пр. пл. 2,3—0,8; пр. пл. 4—0,7.

Таблица 2

Объемная масса почв на разных стадиях восстановительной динамики, г/см³

Глубина взятия образца, см	№ пр. пл.			
	1	2	3	4 (контроль)
0—10	0,55	0,61	0,62	0,58
10—20	0,75	0,90	0,86	0,87
20—30	1,50	1,51	1,49	1,45
30—40	1,51	1,51	1,51	1,50
40—50	1,56	1,52	1,53	1,50
50—60	1,66	1,62	1,63	1,58

Таблица 3

Водопроницаемость буроподзолистых почв на разных стадиях восстановительной динамики в ельнике травяно-липняковом

Категория площадей	Водопроницаемость верхнего минерального горизонта, мм/мин		
	Средняя	Хвойная куртина	Лиственная куртина
Свежая вырубка	0,2±0,04	—	—
Насаждение на вырубке			
26-летней (пр. пл. 1) .	1,3±0,06	1,5±0,01	1,1±0,05
34-летней (пр. пл. 2) .	1,5±0,06	1,6±0,10	1,4±0,11
45-летней (пр. пл. 3) .	1,7±0,10	1,7±0,10	1,6±0,11
Условно коренное спелое насаждение при полноте:			
0,8	1,7±0,11	1,8±0,09	1,6±0,10
0,6	1,5±0,10	—	—
0,4	1,2±0,10	—	—

с соавт. [2] развития в первые годы после рубки дернового процесса и образования под влиянием густого травяного и особенно злакового покрова слабо оструктуренного и уплотненного дернового горизонта. По-видимому, этими причинами объясняется и то обстоятельство, отмечаемое для горных лесов Грузии [4], что основное ухудшение водно-физических свойств почв на вырубках происходит спустя 5—6 лет после вырубки, а максимальное отмечается в промежутке 8—15 лет. В. С. Дедков с соавт. [2] показали, что дерновый процесс подавляется через 15 лет после рубки и начинают преобладать элювиальные процессы. Сильную зависимость плотности почв от характера живого напочвенного покрова отмечает и Л. О. Карпачевский [3]. Если учесть, что в наших условиях восстановление исходной плотности почв происходит примерно в течение 10 лет после подавления дернового процесса, то можно говорить о весьма высокой трансформирующей способности лесной растительности.

Определения водопроницаемости верхнего минерального горизонта почв (табл. 3) показали, что она становится близкой к исходной только через 35 лет после вырубки леса, а полностью восстанавливается через 45 лет. Так как плотность почв, от которой в значительной степени зависят ее инфильтрационные свойства, восстанавливается в более ранние сроки, то эту разницу можно объяснить запаздыванием в восстановлении исходной структуры почв. Полученные данные говорят и о том, что под хвойными деревьями формируется почва с несколько более высокой водопроницаемостью, чем под лиственными. Сле-

довательно, смена хвойных насаждений на лиственные ведет и к снижению водоохранно-водорегулирующих свойств лесов. К такому же выводу пришли Р. И. Ханбеков, А. В. Письмеров [15] и О. В. Чубатый [16]. Показательно также существенное (до 30 %) уменьшение водопроницаемости почв под спелыми насаждениями при снижении их полноты с 0,8 до 0,4. Оно может быть объяснено сильным развитием под пологом низкополнотных насаждений травянистой, преимущественно злаковой, растительности, формирующей почвенные горизонты с низкой водопроницаемостью. Наиболее существенные изменения инфильтрационных свойств почвы происходят сразу же после вырубки леса. Так, на двухлетней лесосеке, где повреждено не более 20 % поверхности почвы, водопроницаемость упала почти на порядок величин.

После вырубки леса из расходной части водного баланса выпадает такая существенная статья, как транспирация древесной растительностью. Однако следует учитывать, что это выпадение в значительной мере компенсируется транспирацией быстро развивающегося на лесосеке травяного покрова и поросли лиственных пород, а также увеличением испарения с поверхности почвы. Поэтому наблюдающееся в изучаемом районе переувлажнение свежих вырубок объясняется не столько исключением десукции древесным пологом, как это утверждают В. С. Дедков с соавт. [2], сколько значительным снижением водопроницаемости почв под воздействием лесозаготовительной техники, а также вследствие зарастания лесосеки злаками и развития дернового процесса.

А. В. Побединский [10] и В. Н. Данилик [1] отмечают, что даже несмотря на успешное возобновление вырубок лиственными породами, в ряде районов Урала имеет место стабильный повышенный сброс талых вод с оголенных рубками водосборов в течение длительного времени. Наши данные служат подтверждением этого вывода. Кроме того, в лиственных молодняках интенсивность снеготаяния на 80 % выше, чем в спелых исходных лиственно-хвойных насаждениях, что приводит к заключению о снижении в результате смены пород стокорегулирующего воздействия леса в период весеннего снеготаяния. В. С. Олийник [8] пришел к выводу, что в условиях северо-восточного мегасклона Украинских Карпат резкое увеличение площади молодняков приводит к уменьшению стока и водности рек. Он же отмечает, что преобладание на водосборной площади лиственных пород также имеет следствием сокращение стока рек. В то же время В. В. Рахманов [13] считает, что гидрологические свойства присущи в среднем всем лесам, и при подборе пород для посадки следует руководствоваться лесоводственными требованиями, так как породы, ценные в лесоводственном отношении, будут хорошо выполнять и гидрологическую роль. С этим утверждением можно согласиться, если при

оценке гидрологических функций того или иного ландшафта прежде всего принимать во внимание тип угодий (лес, луг, пашня). Однако и в пределах лесного типа формационная и возрастная структуры насаждений также оказывают существенное влияние на степень проявления водоохранно-водорегулирующей функции леса.

Анализ имеющихся материалов показывает, что в южнотаежных темнохвойных лесах Среднего Урала нежелательно применение сплошнолесосечных концентрированных рубок, приводящих к возникновению на месте условно коренных лиственно-хвойных насаждений больших площадей лиственных молодняков с незначительной долей участия хвойных пород. Это приводит к некоторому, хотя и не столь существенному, снижению водоохранно-водорегулирующих свойств леса. Смена хвойных пород на лиственные нежелательна и с лесоэксплуатационной точки зрения, так как народное хозяйство остро нуждается в первую очередь в хвойной древесине.

Особенно неблагоприятно на водоохранно-водорегулирующих свойствах сказывается сильное повреждение почвы при летних сплошных рубках с применением механизированной трелевки и вывозки древесины. Резкое снижение инфильтрационных свойств почв приводит в этом случае к заметному изменению характера формирования стока. Если под пологом насаждений при неповрежденной лесной подстилке и живом напочвенном покрове поверхностный сток практически отсутствует, то на свежих лесосеках летних рубок он достигает значительного развития. Кроме того, такие рубки ведут к почти полному уничтожению подроста хвойных пород, что также крайне нежелательно. Вследствие этого летние сплошнолесосечные концентрированные рубки с применением имеющихся в настоящее время лесозаготовительных машин должны быть безусловно запрещены. Первоочередной задачей в связи с этим должны стать в настоящее время разработка технологий рубок, обеспечивающих сохранение почвы и подроста хвойных пород, и создание удовлетворяющего этим требованиям комплекса лесозаготовительных машин для горных условий.

Существенным изменениям в ходе восстановительных смен подвергается и водный режим лесных почв. Наблюдения за динамикой их влажности (рис. 1) показали, что увлажненность в течение вегетационного периода в разные годы подвержена значительным колебаниям. Так, 1982 г. был сравнительно засушливым, 1983 г.— избыточно увлажненным, а 1984 и 1985 гг. по этому показателю близки к средним. В общем для хода влажности почвы всех лет наблюдений характерны насыщение влагой в период весеннего снеготаяния до состояния, близкого к полевой влагоемкости, падение влагосодержания с началом вегетации растительности и повышение его после окончания периода интенсивного роста деревьев и травяно-кустарникового

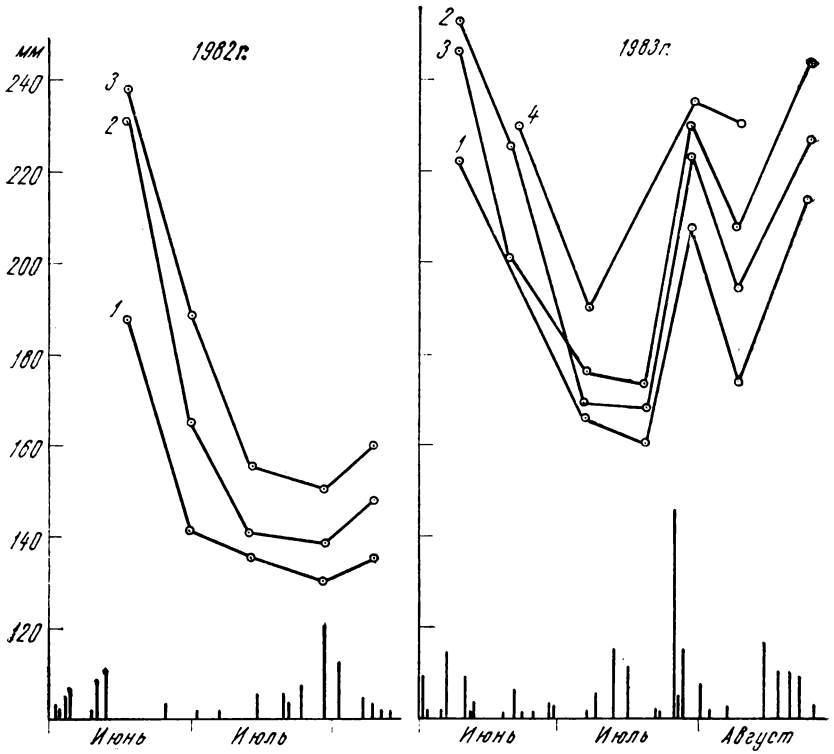
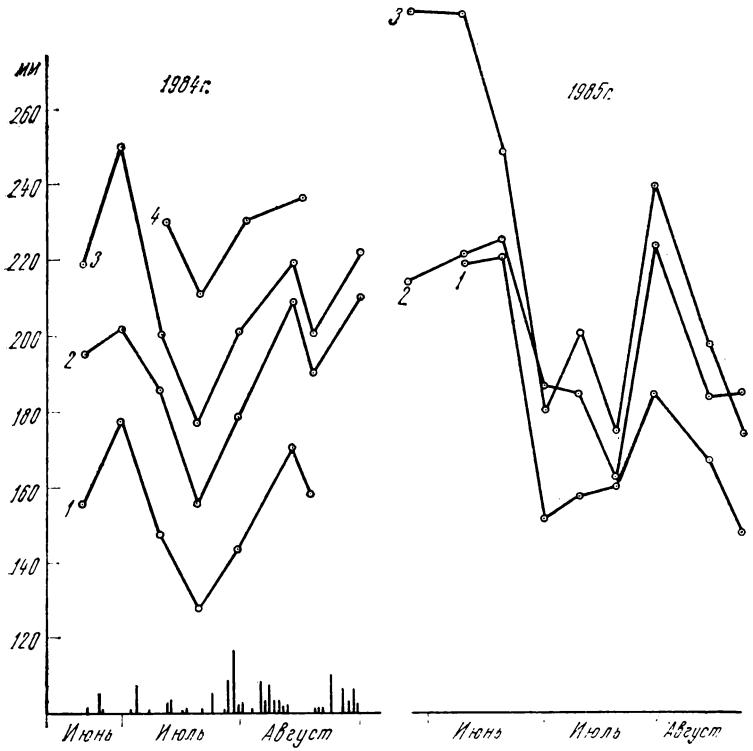


Рис. 1. Динамика запасов влаги

1—4 — запасы влаги в верхнем 60-сантиметровом слое почвы в насаждениях, возникших соответств

покрова. Наиболее низкое содержание влаги в почве приходится во все годы наблюдений на июль, что хорошо коррелирует с динамикой роста травянистой и древесной растительности (см. ст. Н. А. Шлыковой и В. М. Горячева в наст. сб.). Указанные общие черты динамики влажности почвы в разные годы могут видоизменяться в отдельные моменты в зависимости от характера выпадения осадков в течение вегетационного периода и других причин. Так, в 1985 г. не наблюдалось типичного для всех других лет увеличения влагосодержания в августе, а резкий подъем влажности произошел в конце июля. В 1984 г. в конце июня отмечен подъем влажности почвы, в количественном выражении превышающий в 2 раза ее возможное увеличение от выпавших осадков, что можно объяснить только внутрипочвенным подтоком влаги с вышележащих элементов рельефа. Сопоставление изменений влагозапасов в почве между соседними сроками наблюдений с количеством выпавших за это время осадков показывает, что подобный подток влаги с



в ельнике травяно-липняковом.

на вырубках 26-, 34-, 45-летней давности и в условно коренном 140-летнем насаждении
енно, мм.

вышележащих частей склона в отдельные периоды происходит ежегодно, хотя и не в таких количествах, как в 1984 г.

Во все годы наблюдений наиболее высокая влажность почвы отмечалась в спелом насаждении и закономерно снижалась по мере уменьшения возраста древостоев. Несомненно, что основная причина этого явления кроется не столько в различном расходе влаги на транспирацию древесной растительностью, максимальном в период кульминации текущего прироста, сколько в уменьшении массы травяного покрова в насаждениях с увеличением их возраста от 26 до 45 лет, ведущим к соответствующему снижению расхода влаги на десукцию травяно-кустарниковым ярусом. Так, по данным Н. А. Шлыковой (см. ст. в наст. сб.), запас фитомассы травянистой растительности на пр. пл. 1—3 в 1985 г. соотносился как 6 : 3 : 1, и следовательно, расход влаги на транспирацию этой растительностью (без учета различий в видовом составе) различался примерно в том же соотношении.

Наибольшая влажность почвы наблюдалась в условно коренном спелом насаждении с полнотой 0,7. В то же время фитомасса травяно-кустарникового яруса здесь, по данным Н. А. Шлыковой, примерно такая же, что и на пр. пл. 1 в наиболее молодом насаждении на 26-летней вырубке. Это обстоятельство может быть объяснено тем, что в спелом насаждении меньше текущий прирост древостоя и соответственно ниже расход влаги на транспирацию древесным ярусом. Данные по динамике влажности почвы, приведенные на рис. 1, показывают, что, несмотря на ежегодное прогрессивное падение влагозапасов с начала вегетационного периода до конца июля — начала августа, содержание влаги в верхнем 60-сантиметровом слое почвы даже в 26-летнем насаждении не падало ниже 130 мм. Это означает, что даже если принять количество недоступной влаги максимально возможным (60—80 мм), влагообеспеченность древесной растительности в годы наблюдений всегда была достаточной.

Таким образом, режим влажности почвы в исследованном возрастном ряду в ельнике травяно-липняковом характеризуется следующими чертами.

1. Водное питание преимущественно атмосферное, но в отдельные периоды наблюдается внутрипочвенный подток влаги с вышележащих элементов рельефа.

2. Тип водного режима промывной таежный, но инфильтрация влаги в нижние горизонты почвенного профиля и ее сток за его пределы затруднены низкой водопроницаемостью этих горизонтов. В связи с этим в отдельные периоды и сезоны могут наблюдаться переувлажненность почв и наличие верховодки в пределах почвенного профиля.

3. Влажность почв не является фактором, лимитирующим рост древесной и травянистой растительности, хотя в отдельные сезоны могут наблюдаться кратковременные периоды переувлажнения и недостатка влаги в некоторых горизонтах корнеобитаемого слоя. Однако уплотненность нижних горизонтов и недостаточная аэрация в периоды переувлажнения неблагоприятны для растительности.

4. В возрастном ряду «26-летний молодняк — 140-летнее спелое насаждение» отмечается закономерное увеличение содержания влаги в почве в течение всего вегетационного периода. Это связано преимущественно с изменениями в ходе развития насаждений соотношений в расходах влаги на транспирацию между древесным и травяно-кустарниковым ярусами: расход влаги на десукцию древесным ярусом неуклонно падает, начиная с возраста кульминации текущего прироста, а на транспирацию травяно-кустарниковым ярусом максимален в первые годы после вырубки леса, затем падает до возраста кульминации древесного прироста и максимальной сомкнутости крон деревьев и начинает медленно увеличиваться к возрасту спе-

лости древостоя. Это увеличение не столь значительно, как сокращение транспирации древесным ярусом, и в результате влажность почв с возрастом насаждений возрастает.

5. Имеющиеся материалы не позволяют однозначно ответить на вопрос о влиянии смены пород на водный режим почв, хотя литературные данные [7, 9, 10, 16] говорят о большем расходе влаги на транспирацию лиственными насаждениями по сравнению с хвойными. Упоминавшееся ранее увеличение влагозапасов в почве по мере повышения возраста насаждений в известной степени объясняется и тем, что в исследованном нами возрастном ряду с повышением возраста древостоев падает доля участия в составе более интенсивно транспирирующих лиственных пород.

Наблюдения за температурным режимом почв, результаты которых приведены на рис. 2, показали, что относительно теплыми были 1983, 1984 и 1985 гг., а 1982 г. отличался пониженными температурами. Во все годы наблюдений температура верхнего 30-сантиметрового слоя почвы к началу активного роста деревьев по диаметру (первая декада июня) была достаточной для нормального протекания физиологических процессов, и лишь в 1985 г. в это время отмечались пониженные температуры. Общим для всех лет наблюдений является прогрессивное прогревание почвы с начала июня до конца июля — начала августа, когда начинается процесс выхолаживания. Исключением служит 1985 г.: в конце первой декады июля произошло похолодание и процесс прогревания ненадолго был прерван.

В период интенсивного роста деревьев (июнь — июль), когда формируется основная часть годичного прироста по диаметру, как это показали исследования В. М. Горячева (см. ст. в наст. сб.), температура верхнего 30-сантиметрового слоя почвы в годы наблюдений колебалась в пределах 9—14 °С. Наибольшими колебаниями температуры отличался верхний 5-сантиметровый слой почвы, где суточная амплитуда достигала 5—6 °С, а на глубине 20—30 см она во все годы наблюдений не превышала 1 °С. Наиболее низкая температура ежегодно фиксировалась на пр. пл. 3 (45-летняя вырубка), а наиболее высокая — в самом молодом насаждении на пр. пл. 1. Максимальная разница между ними не превышала 3 °С, а если сравнивать отдельно температуру в хвойных и лиственных куртинах, то наибольшие различия снижаются до 1,5 °С. Сравнение температуры почвы в пределах одного насаждения в хвойных и лиственных куртинах показало, что в последних она на 1—2 °С выше, причем максимальная разница отмечена на пр. пл. 3, а минимальная — на пр. пл. 1. В среднем в молодых насаждениях (при диапазоне изменений возраста от 26 до 45 лет) температура почвы выше, чем в старых, а в лиственных куртинах выше, чем в хвойных, но различия, обусловленные положением насаж-

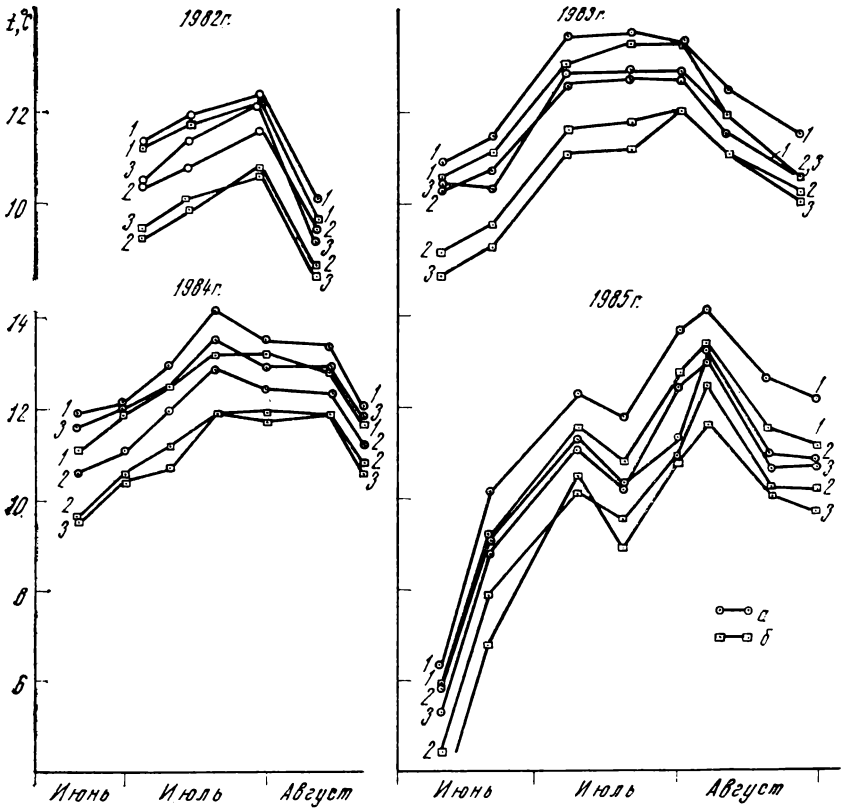


Рис. 2. Ход температуры почвы в ельнике травяно-липняковом.

1—3 — температура верхнего 30-сантиметрового слоя почвы (среднее из определений на глубинах 5, 10, 20 и 30 см) в насаждениях, возникших на вырубках 26-, 34-, и 45-летней давности соответственно.

а — в лиственных куртинах, *б* — в хвойных.

дений в возрастном ряду, перекрываются изменениями, связанными с их составом.

Для выявления взаимосвязи гидротермического режима с продукционными процессами были предприняты определения радиального прироста стволов ели методом замеров толщины годичного слоя древесины на кернах, взятых приростным буравом. Результаты (табл. 4) позволяют заключить, что колебания в толщине образующегося в отдельные сезоны годичного кольца достигают 50—60 %. Наиболее высокий прирост отмечен в насаждении, образовавшемся на 26-летней вырубке; с повышением возраста вырубки прирост ели падает, хотя возраст хвойных деревьев на пр. пл. 1—3 примерно одинаков. По-видимому, это различие объясняется снижением через 30—40 лет после рубки так называемого «светового» прироста, обуслов-

Таблица 4

Радиальный прирост стволов ели (среднее из 10 определений)

Год наблюдений	Характеристика вегетационного периода	Прирост по радиусу, мм		
		1*	2	3
1982	Сухой, холодный	1,20	1,10	1,00
1983	Влажный, теплый	1,71	1,60	1,51
1984	Среднеувлажненный, теплый	1,45	1,40	1,36
1985	Близкий к влажному, теплый с похолоданиями	1,82	1,72	1,56

* Пр. пл.

ленного освобождением подроста от затеняющего влияния полога материнского насаждения. Прирост ели повышается в теплые и влажные годы, причем понижения температуры на отдельных отрезках вегетационного периода, как это было в 1985 г., на суммарном годичном приросте отрицательно не сказываются (см. табл. 4). Наиболее низкий прирост ели во всех исследованных насаждениях зафиксирован в холодном и сухом 1985 г.

Проведенные нами опыты с индивидуальной подкормкой деревьев ели комплексными минеральными удобрениями (NPK) показали, что она повышает радиальный прирост стволов на 25—35 %, в то время как различия в приростах, обусловленные погодными условиями, достигают 60 %. Отсюда можно заключить, что именно гидротермический режим преимущественно определяет продуктивность насаждений в ельнике травяно-липняковом.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Применяемые в настоящее время способы и технологии рубок главного пользования в южнотаежных темнохвойных лесах Среднего Урала приводят к смене хвойных пород лиственными.

2. Смена пород сопровождается ухудшением водно-физических свойств почвы и некоторым снижением водорегулирующих функций насаждений.

3. Резкое ухудшение водно-физических свойств почвы происходит сразу после рубки и продолжается в течение 10—15 лет. Если в составе возникших на вырубке древостоев принимают участие хвойные породы, то инфильтрационные свойства почвы и стокорегулирующая роль леса через 30—35 лет после рубки становятся близкими к исходным, а через 45 лет восстанавливаются полностью.

4. Тип водного режима почв в ельнике травяно-липняковом

промывной таежный, водное питание преимущественно атмосферное, но периодически наблюдается подток влаги с вышележащих склонов. В связи с уплотненностью нижних горизонтов почвенного профиля временами происходит переувлажнение почв и появляется верховодка.

5. В исследованном возрастном ряду насаждений отмечается закономерное увеличение почвенных влагозапасов с повышением возраста древостоев, связанное с изменением величин и соотношений расходов влаги на транспирацию древесным и травяно-кустарниковым ярусами.

6. Температурный режим почв определяется преимущественно составом насаждений, а не их возрастом, и смена хвойных пород лиственными ведет к повышению средних температур почвы.

7. В целом смена хвойных пород лиственными нежелательна с точки зрения выполнения лесом водорегулирующих функций и недопустима в хозяйственно-эксплуатационном аспекте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Данилик В. Н. Научные основы ведения хозяйства в горных темнохвойных лесах Урала: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск, 1978.

2. Дедков В. С., Павлова Т. С., Прокопович Е. В., Агафонов Л. И. Рубки леса и свойства горно-лесных буроподзолистых почв Среднего Урала // Антропогенные воздействия на свойства почв. Свердловск, 1987. С. 20—36.

3. Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 261 с.

4. Коваль И. П. Экологические аспекты освоения лесных ресурсов горных территорий // Экологическая роль горных лесов: Тез. докл. Всесоюз. конф. Бабушкин, 1986. С. 26—29.

5. Колесников Б. П. Леса Свердловской области // Леса СССР. Т. 4. М., 1969. С. 64—124.

6. Миронов Б. А. Гидрологическая роль лесов Билимбаевского лесхоза // Научные основы использования и воспроизводства таежных лесов Среднего Урала. Свердловск, 1986. С. 73—89.

7. Молчанов А. А. Гидрологическая роль леса. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 468 с.

8. Олийник В. С. Влияние лесного покрова на водность рек северо-восточного мегасклона Украинских Карпат // Водоохранно-защитное значение леса: Материалы Всесоюзной конференции. Владивосток, 1974. С. 97—98.

9. Побединский А. В. Изучение влияния лесохозяйственных мероприятий на водоохранно-защитную роль леса // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под воздействием лесохозяйственных мероприятий. Пушкино, 1973. С. 4—18.

10. Побединский А. В. Водоохранная и почвозащитная роль лесов. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 176 с.

11. Прокаев В. И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск: Свердл. пед. ин-т, 1976. 137 с.

12. Рахманов В. В. Лесная гидрология // Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. Т. 3. М., 1981. С. 182.

13. Рахманов В. В. Гидроклиматическая роль лесов // Экологическая роль горных лесов: Тез. докл. Всесоюз. конф. Бабушкин, 1986. С. 9—13.

14. Тюрин А. В. Опыт классификации лесных площадей водоохран-

ной зоны по их водоохранно-защитной роли // Исследования по лесному хозяйству. М., 1949. С. 47—62.
15. Ханбеков Р. И., Письмеров А. В. Стокорегулирующая роль темнохвойных молодняков // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Пушкино, 1973. С. 107—117.
16. Чубатый О. В. Особенности изменения составляющих водного баланса водосборов под влиянием рубок леса в Карпатах // Водоохранно-защитное значение леса: Материалы Всесоюзной конференции. Владивосток, 1974. С. 161—163.
17. Шумаков В. С., Воронкова А. Б., Исаев В. И., Мурзаева М. К. Изменение водно-физических свойств почв Урала под влиянием рубок и механизированных заготовок // Изменение водоохранно-защитных функций лесов под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Пушкино, 1973. С. 18—34.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

В. И. ЮШКОВ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФОТОАССИМИЛЯТОВ У НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Рост и формирование урожая растений тесно связаны с распределением по органам и тканям различных веществ, особенно фотоассимилятов. Для изучения их транспортных путей широко применяется радиоуглерод. Обстоятельный обзор работ по транспорту ассимилятов дан А. Л. Курсановым [1]. Большая часть работ с использованием радиоуглерода проведена на травянистых растениях. Из древесных наиболее детальному исследованию закономерностей распределения ассимилятов с применением радиоуглерода подверглись некоторые виды сосны [6].

Исследования проводили в ельнике травяно-липняковом. Изучали распределение фотоассимилятов внутри растительной группировки (куртины) между составляющими ее растениями, а также распределение фотоассимилированного радиоуглерода у молодых растений большинства видов, произрастающих в ельнике травяно-липняковом.

Опытные растения (целиком или их ветви) помещали в камеры с радиоуглекислотой и экспонировали в течение 1 ч в атмосфере $^{14}CO_2$. Затем выкапывали и разделяли на листья, боковые побеги, кору и древесину ствола, корни. Растения, входящие в куртину, накрывали одной камерой и экспонировали в атмосфере радиоуглекислоты в одно и то же время при одинаковой концентрации $^{14}CO_2$, газовая смесь в камере перемешивалась с помощью электровентилятора.

Распределение ^{14}C-фотоассимилятов у растений на ранних этапах формирования сообщества

Радиоуглекислотой была подкормлена куртина естественного происхождения площадью 0,4 м^2, в состав которой входили четыре пихты, три ели, одна сосна, пять рябин, две березы и травянистые растения. Характеристики массы растений даны в табл. 1. Так как корневую систему древесных растений полностью извлечь не удалось, а рябины и березы — порослевого про-

исхождения, приводим данные по надземной части. По массе сухого вещества надземной части растения распределились в следующем порядке: пихты, ели, сосна, рябины, березы, мхи, черника; прочие растения составляют всего 1,56 % от массы всех растений. По высоте древесные распределяются в интервале 12—83 см, масса сухого вещества надземной части древесных равна 251,5 г, травянистых и полукустарничковых — 38,8 г.

Об интенсивности процессов фотоассимиляции $^{14}CO_2$, темпах распределения ^{14}C-фотоассимилятов можно судить по концентрации радиоуглерода в органах растений (табл. 2). Хотя березы и осины куртины не занимают господствующего положения и затенены более крупными деревцами хвойных, интенсивность фотосинтеза у них выше. Среди хвойных самая высокая интенсивность фотосинтеза у хвои сосны. Наиболее низки темпы оттока ^{14}C-ассимилятов из листьев осины, у остальных видов они существенно не различаются. Данные по концентрации радиоуглерода в расчете на массу надземной части растений свидетельствуют о том, что в куртине наблюдается дифференциация растений по темпам накопления фотоассимилятов, но при этом все растительные компоненты проявляют достаточно высокую способность к утилизации фотоассимилятов.

Количественная оценка участия каждого растения куртины в ассимиляции $^{14}CO_2$, а также распределение фотоассимилятов по органам и тканям надземной части даны в табл. 3. Четыре дерева: сосна 1, пихты 6, 7 и ель 2, масса которых составляет 63 % массы всех растений куртины, ассимилировали 71 % радиоуглерода. Для всех древесных эти показатели равны соответственно 86, 62 и 88,42 %. Отток ^{14}C-фотоассимилятов из листьев и распределение их по тканям наиболее быстро идут у березы 9 и сосны 1; осины отличаются низкими темпами оттока. В целом по куртине через 2 сут после подкормки радиоуглекислотой 63 % радиоуглерода остается в хвое и листьях. Количество ассимилированного ^{14}C в определенной степени характеризует направление происходящей в куртине дифференциации. По морфологическим показателям лидирующее положение в куртине занимает пихта 7: масса надземной части составляет 26 % массы всех растений, ассимилирует это дерево 28 % $^{14}CO_2$. Береза 9, масса которой равна 0,65 % массы всех растений куртины, ассимилирует 1,16 % радиоуглекислоты. Есть основания полагать, что в будущем это растение (учитывая способность к быстрому росту в высоту) может стать лидером.

Известно, что ассимилирующая способность хвои и листьев зависит от их положения в кроне. При уборке растений куртины стволы делили на отрезки, и ветви каждого отрезка анализировали отдельно (нумерация отрезков начинается с вершины деревца). Полученные данные по массе хвои, содержанию и концентрации в ней радиоуглерода (табл. 4) дают представление об интенсивности и продуктивности фотосинтеза хвои,

Таблица 1

Фитомасса растений куртины

Объект	Масса органов, % к массе надземной части дерева				Масса растения, г	Масса растения, % от массы всех растений куртины
	Кора ствола	Древесина ствола	Хвоя, листья	Кора+древесина ветвей		
Сосна 1	19,53	44,12	29,15	7,20	24,07	8,29
Пихта 5	14,25	23,71	34,91	27,13	26,30	9,06
Пихта 6	11,31	21,63	37,54	29,52	45,46	15,65
Пихта 7	10,72	22,70	37,73	28,85	75,59	26,04
Пихта 8	14,68	23,28	44,86	17,18	11,98	4,12
Ель 2	9,66	21,58	42,25	26,51	38,39	13,22
Ель 3	16,08	30,44	34,68	18,80	2,64	0,91
Ель 4	16,40	31,01	40,43	12,16	0,76	0,26
Рябина 12	35,49	47,51	16,95	—	3,61	1,24
Рябина 13	31,92	41,56	26,52	—	4,84	1,67
Рябина 14	28,22	49,97	21,81	—	14,14	4,87
Рябина 10	31,70	31,44	36,86	—	1,05	0,36
Рябина 15	29,77	29,47	40,76	—	0,25	0,09
Береза 9	23,93	40,37	35,70	—	1,89	0,65
Береза 16	13,76	23,22	63,02	—	0,53	0,18
Черника	—	—	—	—	13,54	4,66
Осоки	—	—	—	—	1,34	0,46
Мхи	—	—	—	—	20,81	7,16
Костяника	—	—	—	—	1,01	0,35

Таблица 2

Поступление и распределение ^{14}C в растения куртины

Объект	Концентрация ^{14}C		
	А	*Б*	*В*
Сосна 1	51,1	10,08	20,36±1,26
Пихта 5	60,7	7,96	17,42±1,33
Пихта 6	48,9	7,39	12,93±1,24
Пихта 7	59,4	8,09	14,47±0,89
Пихта 8	69,4	5,32	9,77±1,09
Ель 2	53,8	8,66	13,24±0,44
Ель 3	47,9	5,66	10,47±0,94
Ель 4	54,0	4,16	7,16±1,78
Рябина 12	67,2	4,68	27,11
Рябина 13	60,0	2,96	21,32
Рябина 14	68,14	3,11	20,71
Рябина 10	—	4,68	28,48
Рябина 15	73,7	9,74	21,84
Береза 9	58,8	13,31	25,76
Береза 16	53,7	1,67	7,31
Черника	—	5,84	21,29±2,88
Костяника	—	8,87	22,22
Осоки	—	12,99	13,36±3,71
Мхи	—	6,07	6,06±0,95
Другие травянистые	—	9,24	11,32±3,64

Примечание. *А* — в хвое и листьях после окончания подкормки, мкг/г; *Б* — ^{14}C в растении через 2 сут после подкормки, мкг/г; *В* — в хвое и листьях через 2 сут после подкормки, мкг.

Таблица 3

Распределение ^{14}C в растениях куртины через 2 сут после подкормки радиоуглекислотой

Объект	Содержание ^{14}C, % от содержания его в надземной части				Содержание ^{14}C в растении, Бк	Содержание ^{14}C в растении, % от содержания его во всех растениях куртины
	Кора ствола	Древесина ствола	Хвоя, листья	Кора+ древесина ветвей		
Сосна 1	14,23	25,67	55,44	4,66	$41,283\times10^6$	11,16
Пихта 5 . . .	11,26	11,71	61,01	16,02	$35,648\times10^6$	9,63
Пихта 6 . . .	10,64	6,30	61,16	21,90	$57,173\times10^6$	15,45
Пихта 7 . . .	8,54	5,58	65,26	20,62	$104,073\times10^6$	28,13
Пихта 8 . . .	10,10	4,18	72,67	13,06	$10,838\times10^6$	2,93
Ель 2	7,88	14,11	62,65	15,36	$56,584\times10^6$	15,29
Ель 3	14,93	14,23	56,88	13,96	$3,540\times10^6$	0,69
Ель 4	14,40	13,72	66,18	5,70	$0,540\times10^6$	0,15
Рябина 10 . .	0,36	0,26	99,38	—	$0,837\times10^6$	0,23
Рябина 12 . .	14,01	11,27	74,42	—	$2,872\times10^6$	0,78
Рябина 13 . .	17,84	11,96	70,20	—	$2,443\times10^6$	0,66
Рябина 14 . .	9,06	11,74	79,20	—	$7,491\times10^6$	2,02
Рябина 15 . .	12,37	9,00	78,63	—	$0,417\times10^6$	0,10
Береза 9 . . .	14,96	35,18	49,86	—	$4,275\times10^6$	1,16
Береза 16 . . .	10,25	25,25	65,50	—	$0,150\times10^6$	0,04
Черника . . .	—	—	—	—	—	3,64
Осоки	—	—	—	—	—	0,80
Мхи	—	—	—	—	—	5,81

расположенной в разных частях кроны (в данном случае относящейся к разным отрезкам ствола). Показатели концентрации, рассчитанные для всей хвои отрезка ствола с ветвями (средняя концентрация содержания ^{14}C в хвое), свидетельствуют об отсутствии отчетливо выраженного влияния положения хвои на интенсивность фотосинтеза. Следует отметить, что средние и минимальные значения концентрации радиоуглерода в хвое верхних ветвей, как правило, выше концентраций ^{14}C в хвое самых нижних ветвей. Максимальные значения концентрации радиоуглерода в хвое разных отрезков ствола наиболее высокими могут быть и у хвои нижних ветвей. Так, у сосны 1 максимальная концентрация радиоуглерода в хвое отрезка 1 равна 29,6 мкг/г, а в хвое отрезка 9—32,8 мкг/г.

Таким образом, на ранних этапах формирования растительного сообщества (куртины) в условиях неравномерного освещения нет резких количественных различий в ассимиляции радиоуглерода между хвоей верхней и нижней частей кроны; максимальные концентрации могут быть в хвое нижних частей. Причины этого явления нами не исследовались, но ранее [5] мы изучали распределение ^{14}C-ассимилятов в чистых сосновых кур-

Таблица 4

Распределение ^{14}C в кроне деревьев куртины через 2 сут после подкормки радиоуглекислотой

№ дерева, отрезка	Концентрация ^{14}C, мкг/г			Содержание ^{14}C, % от содержания во всей хвое
	Средняя	Максимальная	Минимальная	
Сосна 1				
1	26,81	29,60	23,51	15,18
2	16,77	20,77	15,38	14,76
3	14,83	21,66	13,14	7,54
4	14,09	17,85	12,31	7,29
5	20,28	24,77	17,98	13,80
6	23,42	30,64	16,14	7,99
7	16,88	25,74	13,96	9,33
8	22,32	25,79	19,72	12,35
9	19,30	32,80	13,40	11,76
Пихта 5				
1	22,10	22,10	22,10	3,55
2	20,00	27,82	13,52	11,15
3	14,83	23,16	9,71	59,02
4	16,35	31,12	10,74	26,28
Пихта 6				
1	21,00	25,58	12,02	12,23
2	14,13	17,52	10,64	26,35
3	15,03	18,04	8,89	25,15
4	12,92	16,12	6,98	22,51
5	9,45	9,83	3,29	13,76
Пихта 7				
1	15,94	17,66	14,91	2,45
2	13,74	15,56	12,90	2,17
3	17,51	23,02	12,07	29,12
4	12,20	20,32	7,74	30,69
5	15,91	22,73	4,21	35,57
Пихта 8				
1	11,24	17,34	5,84	18,63
2	11,92	16,49	6,85	30,76
3	12,65	14,86	8,61	42,30
4	3,28	4,80	1,03	8,31
Ель 2				
1	15,78	16,73	14,81	3,13
2	13,60	15,90	9,61	21,76
3	13,06	16,41	8,41	41,71
4	13,62	18,38	8,83	30,46
5	13,72	17,00	6,66	2,94
Ель 3				
1	12,66	14,72	10,30	53,20
2	10,48	14,23	4,53	41,27
3	6,79	6,79	6,79	5,53

тинах естественного происхождения и определяли содержание пигментов в хвое. Оказалось, что изменения в содержании пигментов коррелировали с уровнем накопления радиоуглерода. Можно полагать, что такие изменения в зависимости от степени затенения и связанные с этим изменения интенсивности фотосинтеза являются одной из приспособительных реакций, обеспечивающих достаточно высокую эффективность работы хвои, расположенной в нижних частях кроны.

Таким образом, ассимиляционный аппарат растений куртины, расположенный на всех ее уровнях как по горизонтали, так и по вертикали, достаточно эффективно фотоассимилирует радиоуглекислоту. Это позволяет считать, что структура растительных группировок на ранних этапах формирования способствует наиболее полному использованию солнечной радиации.

Влияние обрезки ветвей на постфотосинтетическое распределение радиоуглерода у пихты сибирской

В августе 1983 г. у растений пихты сибирской были обрезаны все ветви, кроме ветвей одной мутовки (вариант II), в качестве контрольных были выбраны пихты на этом же участке, и у этих растений (вариант I) ветви не удаляли. У пихт обоих вариантов провели подкормку радиоуглекислотой одной ветви каждого дерева. Опытные и контрольные растения были убраны для анализов в 1983, 1984 и 1985 гг. Полученные результаты (табл. 5) позволяют сделать вывод, что удаление ветвей у пихты сибирской не вызывает качественной перестройки путей распределения ^{14}C-ассимилятов из подкормленной радиоуглекислотой ветви. Распределение ассимилированного радиоуглерода в основном осуществляется в год подкормки радиоуглекислотой. Обрезка ветвей приводит в последующие годы к увеличению поступления ^{14}C в неподкормленные ветви, расположенные в одной мутовке с подкормленными. Значительная часть радиоуглерода остается в подкормленной ветви и используется на рост побегов этой же ветви, поэтому в надземной части растений относительное содержание ^{14}C в подкормленной ветви может увеличиваться, а в стволе из-за оттока радиоуглерода в корневую систему — уменьшаться [2].

О темпах распределения фотоассимилированного радиоуглерода по органам растения можно судить по концентрациям его в хвое, коре и древесине подкормленной ветви. Так, в хвое пихты и ели концентрация радиоуглерода через 2 мес после подкормки составила соответственно 25,3 и 27,7 % от исходной, определенной сразу после окончания подкормки. Темпы и характер распределения радиоуглерода зависят от возраста органа (табл. 6). Наиболее быстро идет отток ^{14}C-ассимилятов из хвои старшего возраста. Хвоя, сформировавшаяся в 1982 г., лишь в 1983 г. становится активным донором, а сформировавшаяся

Таблица 5

Распределение ^{14}C в молодых растениях пихты сибирской

Орган	Содержание ^{14}C, % от содержания в надземной части			Масса, % от массы надземной части		
	1983*	1984	1985	1983	1984	1985
Вариант I. Контрольные растения						
Хвоя ствола	0,01	0,10	0,00	0,22	1,42	0,16
Ствол выше подкормленной ветви	1,68	0,41	1,51	1,47	7,53	13,36
Ветви выше подкормленной	0,02	0,54	0,90	0,67	8,61	21,42
Хвоя подкормленной ветви	17,77	10,89	18,94	0,68	0,97	1,60
Кора+древесина подкормленной ветви	14,02	10,60	37,84	0,58	0,76	1,65
Неподкормленные ветви в мутовке с подкормленными	0,23	0,63	0,00	2,67	4,54	5,96
Ветви ниже подкормленной	4,43	4,04	2,56	58,74	40,84	29,93
Весь ствол	63,52	73,19	39,76	36,44	42,86	39,28
Вариант II. Растения, у которых оставлены ветви одной мутовки						
Хвоя ствола	0,00	0,05	0,05	0,38	0,57	0,49
Ствол выше подкормленной ветви	0,17	0,84	4,90	2,77	8,38	7,89
Ветви выше подкормленной	—	—	0,39	—	—	2,81
Хвоя подкормленной ветви	16,89	12,91	26,84	1,55	4,80	2,43
Кора+древесина подкормленной ветви	50,09	7,78	38,80	1,25	3,41	1,70
Неподкормленные ветви в мутовке с подкормленными	0,94	0,64	2,28	5,90	14,00	24,73
Весь ствол	32,08	78,61	31,65	90,92	77,22	67,11
Вся хвоя	17,19	13,39	28,54	5,26	12,92	19,34

* Год уборки дерева.

Таблица 6

Скорость оттока ^{14}C-ассимилятов из подкормленной ветви пихты сибирской (подкормка проведена 25.06.82 г.)

Орган	Концентрация ^{14}C, % от исходной		
	26.06.82 г.	06.07.82 г.	09.06.83 г.
Хвоя 1982 г.	89	84	48
Хвоя 1981 г.	82	20	4
Кора+древесина 1982 г.	334	770	509
Кора+древесина 1981 г.	437	282	193
Хвоя 1979 г.*	41	11	2
Хвоя 1983 г.*	—	—	2

* % от исходной концентрации ^{14}C в хвое 1981 г.

в 1983 г., является акцептором ассимилированного в предыдущем году радиоуглерода [3].

Количественная характеристика распределения радиоуглерода между хвоей и скелетной частью (кора+древесина) в подкормленной ветви ели сибирской (подкормка проведена 27.06.82) следующая:

Показатель	Дата взятия образцов для анализа				
	28.06.82 г.	08.07.82 г.	09.06.83 г.	26.06.84 г.	14.06.85 г.
Содержание ^{14}C в хвое, % к содержанию в ветви .	78	56	59	52	45
Концентрация ^{14}C в хвое, % к концентрации в коре+древесина . . .	228	140	114	61	66

Видно, что распределение ^{14}C по органам растения в основном завершается в год подкормки. Вторично используется в процессах новообразования органов лишь небольшая часть ассимилированного в предыдущие годы радиоуглерода, причем у хвойных с многолетней хвоей это происходит главным образом в пределах подкормленной ветви. Так, в подкормленной ветви ели через 3 года около половины радиоуглерода содержится в хвое, хотя концентрация его и снижается за счет вновь образованной хвои.

Распределение радиоуглерода у лиственницы сибирской

Лиственница сибирская относится к древесным породам, ежегодно полностью обновляющим свой ассимиляционный аппарат. Это позволяет проследить использование однажды фотоассимилированного радиоуглерода при образовании хвои в течение последующих после подкормки лет. Реутилизация ^{14}C происходит и у хвойных с многолетней хвоей, однако из-за сильного разбавления стабильным изотопом ^{12}C количественное определение радиоуглерода обычными методами массового анализа затруднено.

В августе 1982 г. были подкормлены радиоуглекислотой 12 лиственниц из расчета 68 мкКи $^{14}CO_2$ на каждое дерево. Для изучения распределения радиоуглерода часть растений была убрана в 1982 г., остальные в 1983 и 1985 гг. Полученные результаты представлены в табл. 7—9.

Прежде всего следует отметить высокие темпы оттока ^{14}C из хвои в скелетную часть ветвей (см. табл. 9), через 10 сут

Таблица 7

Распределение ^{14}C по органам и тканям надземной части молодых растений лиственницы сибирской

Орган, ткань	Масса, % от массы надземной части			Содержание ^{14}C, % от содержания в надземной части		
	1982*	1983	1985	1982	1983	1985
Кора ствола	24,3	21,3	24,2	31,4	29,5	39,7
Древесина ствола	32,9	24,7	42,6	29,1	22,0	35,4
Хвоя	18,0	24,9	10,8	15,5	18,7	1,0
Побеги текущего года	1,5	1,5	1,5	6,2	1,3	0,1
Побеги старше 1 года	23,3	27,6	21,0	17,8	28,5	23,8
Вся надземная часть (масса, г)	19,08	69,2	58,4			
Вся надземная часть (содержание ^{14}C, мкг)				1,42	0,92	7,94

* Год уборки дерева.

Таблица 8

Количественная характеристика распределения фотоассимилированного радиоуглерода в молодых растениях лиственницы сибирской

Орган, ткань	Концентрация радиоуглерода, мкг/г		
	1982	1983	1985
Кора ствола	0,096/0,201	0,019/0,043	0,223/0,423
Древесина ствола	0,066/0,254	0,012/0,067	0,113/0,343
Хвоя	0,064/0,135	0,010/0,068	0,013/0,018
Побег текущего года	0,315/—	0,011/—	0,010/—
Побеги старше одного года	0,057/0,315	0,014/0,076	0,154/0,421
Корень	0,041/—	0,003/—	0,056/—

Примечание. В числителе — средние значения, в знаменателе — максимальные в годы уборки дерева.

Таблица 9

Распределение фотоассимилированного радиоуглерода в боковых побегах молодых растений лиственницы сибирской (подкормка проведена 7.08.82 г.)

Дата взятия образца	№ дерева	Концентрация радиоуглерода, мкг/г	
		В хвое	В коре + древесина
07.08.82 г.	1	1,155±0,112	0,008±0,001
	2	1,399±0,911	0,010±0,006
17.08.82 г.	1	0,079±0,011	0,079±0,018
	2	0,103±0,055	0,118±0,040

после подкормки концентрация радиоуглерода в хвое снижается до 7 % от исходной, а в коре и древесине поднимается до 1000 % от исходной, определенной сразу после окончания подкормки. Хотя количество радиоуглерода, утилизируемого в процессах новообразования органов, невелико и с годами существенно снижается, тем не менее через 3 года после подкормки радиоуглекислотой во вновь образованной хвое (четвертая генерация с момента подкормки), масса которой составляет 10,8 % массы надземной части растения, содержится 1 % радиоуглерода, имеющегося в надземной части лиственницы.

При оценке результатов опытов с подкормкой радиоуглекислотой естественно произрастающих растений следует учитывать, что они различаются по массе. Подкормленные в одно и то же время одинаковым количеством $^{14}CO_2$ растения ассимилируют разные количества радиоуглерода. В табл. 8 приведены как средние, так и максимальные значения концентраций ^{14}C в органах и тканях, различия между ними значительны. Однако все данные свидетельствуют, что фотоассимилированный радиоуглерод многократно используется в процессах новообразования органов. Естественно, что с каждым годом доля реутилизируемого радиоуглерода снижается. Так, через 3 года после подкормки доля фотоассимилированного радиоуглерода в хвое и побегах текущего года сократилась с 20 % в 1983 г. до 1,1 % в 1985 г. Однако трудно определить, на какой генерации от момента подкормки завершится этот процесс реутилизации.

Распределение радиоуглерода у рябины обыкновенной

26 июня 1982 г. были подкормлены радиоуглекислотой вершины 12 молодых растений рябины обыкновенной. Приведенные в табл. 10, 11 данные по содержанию и концентрации радиоуглерода в органах и тканях рябины также свидетельствуют о многократном использовании (реутилизации) фотоассимилированного радиоуглерода в процессах образования органов. Известно, что рост новых органов в значительной степени осуществляется за счет запасов в побегах предшествующего года. Вновь сформированный орган длительное время остается акцептором. Естественно полагать, что радиоуглерод, поступивший на ранних этапах формирования и роста нового органа, конституционно закрепляется в нем. Появление ^{14}C и в последующих генерациях свидетельствует о том, что обмен углерода происходит и в уже сформировавшихся структурах [4]. Следует отметить, что радиоуглерод поступает у рябины и в листья неподкормленных ветвей уже в год подкормки радиоуглекислотой, в то время как у хвойных с многолетней хвоей такого передвижения ^{14}C из подкормленной ветви в неподкормленные даже в пределах одной мутовки не наблюдается, что видно на авторадиографах спилов мутовок с подкормленными и непод-

Таблица 10

Распределение фотоассимилированного радиоуглерода в молодых растениях рябины обыкновенной

Орган	Год уборки дерева			
	1982	1983	1984	1985
Содержание ^{14}C, % от содержания в надземной части				
Ствол, подкормленная часть	21,9	26,8	44,1	19,1
Ствол, ниже границы подкормки	41,3	59,1	54,7	80,4
Листья подкормленной части	29,5	3,5	1,2	0,2
Листья ниже границы подкормки	0,6	0,3	—	0,1
Кора+древесина ветвей подкормленной части	6,1	2,9	—	—
Кора+древесина ветвей ниже границы подкормки	0,7	0,4	—	0,2
Корень	12,7	13,6	19,5	18,5
Масса органов, % к массе надземной части				
Ствол, подкормленная часть	7,8	8,5	38,7	18,2
Ствол ниже границы подкормки	59,0	67,6	41,9	70,7
Листья подкормленной части	15,9	12,8	19,4	5,2
Листья ниже границы подкормки	8,6	5,6	—	2,0
Кора+древесина ветвей подкормленной части	2,2	3,2	—	[illegible]
Кора+древесина ветвей ниже границы подкормки	6,6	2,3	—	3,9
Корень	53,0	28,1	28,9	25,0

кормленными радиоуглекислотой ветвями. При анализах кроны (табл. 5, 15) небольшое количество радиоуглерода обнаруживается в хвое неподкормленных ветвей пихты сибирской и сосны обыкновенной. Пути поступления его в эту хвою нуждаются в уточнении, не исключено попадание фотосинтетическим путем, так как часть ассимилированного подкормленной ветвью радиоуглерода выделяется при дыхании и может быть ассимилирована остальной хвоей. У листопадных видов уровень концентрации радиоуглерода в листьях неподкормленных ветвей и в последующие годы остается достаточно высоким, что может свидетельствовать об участии в перераспределении ^{14}C корневой системы (см. табл. 11) [4].

Таблица 11

Количественная характеристика распределения радиоуглерода в молодых растениях рябины обыкновенной

Орган	Концентрация ^{14}C, мкг/г			
	1982*	1983	1984	1985
Ствол, подкормленная часть	1,625	1,156	0,968	0,884
Ствол, ниже границы подкормки	0,405	0,320	1,063	0,956
Листья подкормленной части	1,077	0,102	0,050	0,035
Листья ниже границы подкормки	0,041	0,023	—	0,027
Кора + древесина ветвей подкормленной части	1,620	1,107	—	—
Кора + древесина ветвей ниже границы подкормки	0,062	0,054	—	0,057
Корень	0,138	0,177	0,550	0,624

* Год уборки дерева.

Распределение радиоуглерода у ивы ушастой

9 августа 1982 г. были подкормлены радиоуглекислотой шесть молодых растений ивы ушастой. Через год после подкормки (1983 г.) в листьях и побегах обнаружено около 16 % радиоуглерода от содержания его в надземной части ивы (табл. 12). В 1984 г. растения были повреждены (обгрызены) животными, в 1985 г. вновь сформировавшиеся побеги и листья составили 64 % от массы надземной части и содержали 66 %

Таблица 12

Распределение ^{14}C в подкормленных радиоуглекислотой боковых ветвях молодых растений ивы ушастой

Орган	Содержание ^{14}C, % от содержания в ветви			Масса, % от массы ветви		
	1982*	1983	1985	1982	1983	1984
Листья	27,7	12,9	50,0	48,7	24,2	56,7
Кора+древесина текущего года	30,4	2,9	16,1	18,3	3,8	7,4
Кора+древесина старше одного года	41,9	84,2	33,9	33,0	72,0	35,9

* Год уборки дерева.

радиоуглерода, имевшегося в надземной части. Это свидетельствует о способности растений использовать фотоассимилированный несколько лет назад радиоуглерод при формировании и росте новых органов и подтверждает вывод о том, что обмен атомов углерода происходит и в уже сложившихся структурах.

Распределение радиоуглерода у липы

В 1985 г. были проанализированы на содержание радиоуглерода три молодых липы, подкормленных в августе 1981 г. (табл. 13). В листьях пятой генерации со времени подкормки обнаружено от 0,4 до 1,8 % радиоуглерода от содержащегося в надземной части. Эти данные в известной степени могут характеризовать амплитуду изменчивости постфотосинтетического распределения и дальнейшей реутилизации радиоуглерода.

Распределение радиоуглерода у молодых растений березы пушистой, рябины обыкновенной и сосны обыкновенной в первый месяц после окончания подкормки радиоуглекислотой

Ранее главное внимание уделялось характеру распределения, точнее, перераспределения радиоуглерода в последующие после подкормки годы. У березы пушистой мы изучали характер распределения ^{14}C-ассимилятов в первые три дня после подкормки [6], а у сосны обыкновенной в первые часы после подкормки радиоуглекислотой [6]. Однако значительная часть ассимилированного радиоуглерода в течение этого периода остается в подкормленной ветви, иногда эта величина достигает 80—90 %. Это обстоятельство побудило увеличить сроки определений ^{14}C до 1 мес после подкормки.

Подкормка восьми молодых растений березы пушистой и восьми сосен была проведена 12 июля 1985 г., деревья убирали для анализа через 1, 3, 10 и 30 сут. Данные, полученные при анализе подкормленных растений (табл. 14, 15), позволяют сделать вывод, что достаточно активное распределение радиоуглерода по органам продолжается в течение всего срока наблюдений (30 сут). Хотя у березы пушистой процесс оттока ^{14}C-ассимилятов из подкормленных листьев и распределение их по органам происходят более быстрыми темпами, чем у сосны обыкновенной, тем не менее около 45 % ассимилированного радиоуглерода через 30 сут после подкормки остается в подкормленных листьях. У сосны обыкновенной даже через 30 сут в подкормленной хвое фиксируется около 70 % ассимилированного радиоуглерода. Это можно объяснить тем, что многолетняя хвоя растений играет роль депо запасных питательных веществ. Следует учесть, что темпы оттока радиоуглерода из

Таблица 13

Распределение ^{14}C в надземной части молодых растений липы мелколистной (растения подкормлены в 1981 г., убраны в 1985 г.)

Орган, ткань	Содержание ^{14}C, % от содержания в надземной части			Масса, % от массы надземной части		
	1*	2	3	1	2	3
Кора ствола	51,7	33,5	63,4	35,2	36,2	36,5
Древесина ствола	35,3	28,5	18,8	60,2	55,0	53,5
Листья	0,4	1,8	1,1	0,2	0,6	1,3
Кора ветвей	8,6	22,9	10,6	2,8	4,5	5,0
Древесина ветвей	4,0	13,3	6,1	1,6	3,7	3,7
Подкормленная ветвь	5,8	17,8	4,6	0,6	0,5	0,7
Вся надземная часть, кг	—	—	—	1,84	1,14	2,23

* Номер дерева.

Таблица 14

Распределение ^{14}C в молодых растениях березы пушистой

Орган, ткань	Период от подкормки дерева радиоуглекислотой до уборки, сут			
	1	3	10	30
Содержание ^{14}C, % от содержания в надземной части				
Кора ствола	3,83	6,64	9,00	8,88
Древесина ствола	1,87	7,26	8,74	20,76
Листья подкормленной ветви	89,50	73,77	61,99	45,47
Кора+древесина подкормленной ветви	4,64	10,46	19,17	22,24
Листья неподкормленных ветвей	0,11	1,42	0,58	1,34
Кора+древесина неподкормленных ветвей	0,05	0,46	0,57	1,31
Корень	0,78	6,11	44,20	15,93
Масса, % к массе надземной части дерева				
Кора ствола	15,78	17,84	19,39	21,33
Древесина ствола	26,59	27,28	32,52	30,11
Листья подкормленные	12,49	9,91	3,51	4,51
Кора+древесина подкормленной ветви	5,54	2,95	2,94	3,37
Листья неподкормленных ветвей	28,46	31,25	25,29	25,32
Кора+древесина неподкормленных ветвей	11,14	10,77	16,35	15,38
Корень	70,44	33,27	41,86	53,07

Таблица 15

Распределение ^{14}C в молодых растениях сосны обыкновенной

Орган, ткань	Период от подкормки дерева радиоуглекислотой до уборки, сут			
	1	3	10	30
Содержание ^{14}C, % от содержания в надземной части				
Кора ствола	3,82	4,35	3,64	3,06
Древесина ствола	1,21	4,75	5,04	11,07
Хвоя подкормленных ветвей	86,83	79,88	78,08	69,92
Кора+древесина подкормленных ветвей	7,84	10,68	12,48	15,61
Хвоя неподкормленных ветвей	0,29	0,30	0,56	0,33
Кора+древесина неподкормленных ветвей	0,01	0,04	0,19	0,31
Корень	4,10	1,83	4,10	3,26
Масса, % от массы надземной части дерева				
Кора ствола	17,74	14,08	14,38	9,45
Древесина ствола	21,00	13,53	19,46	12,53
Хвоя подкормленных ветвей	14,86	6,52	9,36	5,77
Кора+древесина подкормленных ветвей	5,76	2,82	3,76	2,57
Хвоя неподкормленных ветвей	34,84	47,73	36,85	45,04
Кора+древесина неподкормленных ветвей	5,80	15,31	16,19	24,64
Корень	11,13	15,02	14,78	13,76

подкормленных ветвей в другие органы зависят от годичного цикла развития растений [6] и изменяются в течение вегетационного периода. Необходимо отметить, что у березы пушистой по сравнению с сосной обыкновенной в корневую систему радиоуглерод поступает в большом количестве.

В данной работе из-за трудностей извлечения корневой системы расчеты приводятся в основном на содержание ^{14}C в надземной части, и это создает известные трудности в оценке полученных результатов. Нами была проведена подкормка радиоуглекислотой небольших растений рябины обыкновенной семенного происхождения, что позволило достаточно полно извлечь корневую систему и провести определение содержания радиоуглерода в расчете на все дерево (табл. 16). Темпы оттока ассимилированного радиоуглерода у рябины выше, чем у березы пушистой: через сутки в подкормленных листьях содержится около 43 %, а через 11 дней — от 20 до 26 % радиоугле-

Таблица 16

Распределение ^{14}C в молодых растениях рябины обыкновенной

Орган, ткань	Период от подкормки дерева до уборки			
	1 день	11 дней	30 дней	1 год
Содержание ^{14}C, % от содержания в дереве				
а) Часть дерева, подкормленная радиоуглекислотой				
Кора ствола	9,45	7,99	10,89	15,95
Древесина ствола	7,12	7,57	9,70	12,25
Листья ствола	42,80	11,96	18,73	1,06
Листья ветвей	—	8,97	7,04	1,82
Кора+древесина ветвей	—	4,31	2,19	8,07
б) Часть дерева, не подкормленная радиоуглекислотой				
Кора ствола	16,82	13,40	11,23	12,58
Древесина ствола	13,38	36,00	27,15	36,12
Листья ствола	0,00	0,11	0,28	0,68
Листья ветвей	—	0,30	0,00	0,28
Кора+древесина ветвей	—	0,40	0,10	0,16
Корень	10,43	8,99	12,69	11,03
Масса органов, г				
Листья	4,73	7,31	7,32	7,97
Ствол	20,00	20,00	20,31	32,97
Корень	10,25	15,88	10,28	12,18
Все дерево	34,98	45,82	38,50	55,50

рода, имеющегося во всем растении. В листьях, сформировавшихся через год после подкормки в подкормленной вершине дерева, находится до 3 % радиоуглерода, содержащегося во всем дереве, а в неподкормленной нижней части дерева — около 60 %, в том числе 11 % в корнях. Можно полагать, что корень является органом, через который происходит перераспределение радиоуглерода в растении [4].

1. Радиоуглерод, фотоассимилированный листьями и хвоей древесных растений, в течение нескольких последующих лет используется при формировании новых органов. Это перераспределение ^{14}C, вероятно, осуществляется через корневую систему.

2. У хвойных растений (ели, пихты, сосны) радиоуглерод в небольшом количестве обнаруживается в хвое, коре и древесине неподкормленных ветвей уже в год подкормки. Пути поступления его в неподкормленные ветви уже в год подкормки нуждаются в уточнении.

3. Обрезка (повреждение, обгрызание) кроны растений ивы ушастой приводит к значительному увеличению использования

ассимилированного в предыдущие годы радиоуглерода при образовании новых органов.

4. Обрезка ветвей у пихты сибирской перед подкормкой радиоуглекислотой приводит лишь к незначительному увеличению в последующие годы содержания радиоуглерода в оставшихся неподкормленными ветвях.

5. Структура растительных группировок на ранних этапах формирования куртин позволяет наиболее полно использовать солнечную радиацию для ассимиляции $^{14}CO_2$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.

2. Юшков В. И. Влияние искусственной дефолиации на рост и интенсивность потенциального фотосинтеза у сосны обыкновенной // Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале. Свердловск, 1976. С. 14—23.

3. Юшков В. И. Некоторые особенности распределения ассимилированного углерода-14 у сосны обыкновенной // Эколого-физиологическое исследование хвойных древесных видов на Урале. Свердловск, 1976. С. 41—53.

4. Юшков В. И. Реутилизация фотоассимилированного радиоуглерода у лиственных древесных растений // Экология и физиология основных лесообразующих видов Урала. Свердловск, 1986. С. 15—24.

5. Юшков В. И., Завьялова Н. С. Распределение радиоуглерода у сосны обыкновенной на ранних этапах формирования сообщества // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Красноярск, 1974. Вып. 1. С. 81—82.

6. Юшков В. И., Юшков П. И. Отток из фотосинтезирующих органов и распределение ^{14}C-ассимилятов у молодых деревьев сосны обыкновенной и березы пушистой // Биогеоценологические исследования на Урале. Свердловск, 1982. С. 78—98.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

Н. С. ЗАВЬЯЛОВА

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ПИГМЕНТНОГО АППАРАТА ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ЕЛЬНИКЕ ТРАВЯНО-ЛИПНЯКОВОМ

Основой продуктивности лесов является фотосинтетическая деятельность растений, в известной мере обусловленная особенностями их пигментной системы. Поэтому вполне оправдан интерес к определению количественного содержания пигментов у различных компонентов древесного полога, проявляемый в связи с исследованиями первичной продуктивности древесных растений.

Подобные исследования проведены в полосе хвойно-широколиственных лесов в трех типах лесных сообществ: ельниках чернично-кисличном, сфагново-черничном и чернично-осоково-сфагновом [19]. Для ельников Урала такие данные вообще отсутствуют.

Для выявления роли отдельных ярусов кроны в общей жизнедеятельности растений представляется важным изучение пигментной системы листьев, расположенных на разных уровнях. В то время как пигментная система на разных ярусах травянистых и кустарниковых растений изучена уже довольно хорошо [3, 5, 6, 9, 10, 17], для древесных, а тем более хвойных, видов таких сведений меньше и они носят противоречивый характер. Одни исследователи [2, 16, 18] отмечали закономерное увеличение содержания хлорофилла от верхнего к среднему и нижнему ярусам кроны дерева, другие находили максимальное количество зеленых пигментов в верхней части кроны, а минимальное — в средней [15] или даже в нижней части [20].

Установлено, что у некоторых видов — сосны обыкновенной и ели — в зависимости от возраста хвои и условий местообитания разница в накоплении пигментов верхним и нижним ярусами кроны в одних случаях может быть довольно значительной, в других — отсутствовать вообще [7, 20]. Противоречивость данных можно объяснить прежде всего тем, что исследования проводились в разных регионах страны, на разных видах, в неодинаковых условиях местообитания (освещенности,

влажности воздуха и почв, температуры воздуха), на растениях разного возраста и т. п. Одни авторы разбивали крону дерева лишь на две равные части — верхнюю и нижнюю, другие — на три и более частей.

Почти совсем отсутствуют сведения по количественному содержанию пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) в разных ярусах крон одновременно для представителей нескольких видов лиственных и хвойных, произрастающих в одном и том же типе леса, и не определены запасы этих пигментов, созданные всеми компонентами древесного полога в данном типе леса. Все это и вызвало необходимость постановки нашего исследования.

В августе — сентябре 1985 г. в Кузинском лесничестве Билимбаевского лесхоза Свердловской области в ельнике травяно-липняковом изучали пигментную систему ряда древесных пород (ели, пихты, рябины, липы и березы). Подробная характеристика пробной площади дана Б. А. Мироновым (см. ст. в наст. ст.). Исследования вели параллельно с оценкой первичной продуктивности данных пород, осуществляемой сотрудниками лаборатории лесоведения ИЭРиЖ УрО АН СССР (см. ст. В. Л. Семерикова в наст. сб.). Район исследования расположен в южнотаежном лесорастительном округе Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области [11].

Задача исследования — определение запасов зеленых и желтых пигментов у пяти древесных пород, произрастающих в ельнике травяно-липняковом, и выявление закономерностей распределения их в листьях и хвое данных пород в зависимости от расположения в кроне деревьев. Была отобрана секция размером 0,2 га — часть пробной площади, заложенной в ельнике травяно-липняковом, пройденном свыше 30 лет назад (в 1952—1953 гг.) сплошнолесосечной рубкой. На этой секции небольшими участками сохранился подрост ели и пихты предварительного возобновления. Лиственные породы представлены рябиной и липой порослевого происхождения и березой порослевого и семенного происхождения.

Для исследования выбраны модельные деревья рябины, липы, березы в возрасте 34 лет по четыре экземпляра каждой породы и три пихты и четыре ели в возрасте 60 лет. У всех пихт и двух елей крона разбивалась на три равные части: I — верхний, II — средний, III — нижний ярусы. У двух елей и двух берез крона делилась лишь на две равные части: I — верхний, II — нижний ярусы. У остальных деревьев разделение кроны на части не проводили, а создавали объединенную навеску листьев со всей кроны. У ели и пихты в анализ шла молодая хвоя текущего 1985 г. и отдельно смесь хвои всех остальных возрастов. Хвою отбирали в конце августа — начале сентября, т. е. в период, когда рост ее в основном завершался. Пробы на содержание пигментов отбирали из образцов, взятых для опре-

деления биомассы. Содержание пигментов определяли спектрофотометрическим методом [13].

В табл. 1 представлены результаты определения содержания пигментов — хлорофиллов и каротиноидов — в молодой хвое на разных уровнях кроны у трех деревьев пихты. Отчетливо видно, что хвоя нижнего яруса содержит большее количество всех пигментов, чем хвоя среднего и особенно верхнего. Однако можно отметить, что разница в содержании пигментов в хвое разных уровней кроны у одних деревьев более значительна. Если у пихты 2 в хвое среднего и нижнего ярусов по сравнению с верхним было хлорофилла *а* на 15 и 76 %, хлорофилла *б* — на 18 и 62, а каротиноидов — на 11 и 62 % больше, то у пихты 1, и особенно у пихты 3, количество пигментов в верхнем и среднем ярусах близко. Разница между этими ярусами и нижним была меньше, чем у пихты 2, и составила для пихты 1 — 33—44 %, для пихты 3 — 6—34 %.

Максимальное количество пигментов у старовозрастной хвои отмечено также в нижнем ярусе кроны пихт (табл. 2). У одних деревьев происходило плавное возрастание содержания зеленых и желтых пигментов сверху вниз по кроне; у пихты 2 в старой хвое среднего и нижнего ярусов хлорофиллов и каротиноидов на 16—17 % больше, чем в соответствующей хвое верхнего, а у пихты 3 — соответственно на 13—36 и 13—19 %. Для пихты 1 наблюдается следующее соотношение: максимум пигментов — в хвое нижнего яруса, средний и верхний ярусы различий практически не имеют по содержанию хлорофилла *а* и каротиноидов, лишь в среднем ярусе несколько повышено содержание хлорофилла *б* (на 10 %).

По абсолютному содержанию всех пигментов смесь хвои старших возрастов превосходила молодую, что особенно сильно проявилось в среднем ярусе (различия доходили до 33—42 %), в то время как в верхнем они составляли 29—31 %, а в нижнем — 8—24 % (рис. 1). Установлено, что у молодой хвои, расположенной на разных уровнях кроны, разница в содержании пигментов более значительна, чем у старовозрастной, находящейся там же.

Табл. 3 дает представление о содержании пигментов в молодой хвое разных уровней кроны у четырех елей. Прежде всего рассмотрим, как меняется содержание пигментов у тех деревьев, крона которых разбита на три равные части (ели 1 и 2). У ели 1 по содержанию хлорофиллов достоверных различий между ярусами не было. Но несколько большее количество каротиноидов (на 17 %) накапливалось в хвое нижнего яруса. У ели 2 шло закономерное возрастание количества пигментов от верхнего к среднему и нижнему ярусам: хлорофилла *а* — на 19 и 76 %, хлорофилла *б* — на 25 и 35 % и каротиноидов — на 18 и 70 %. В старовозрастной хвое верхнего яруса содержалось значительно меньше пигментов, чем в такой же хвое, располо-

Таблица 1

Содержание пигментов в молодой хвое пихты в зависимости от расположения ее в кроне, мг/г сырой массы

№ дерева	Ярус	Хлорофилл *а*	Хлорофилл *б*	Сумма хлорофиллов	Каротиноиды	Хлорофилл *а* / Хлорофилл *б*
1	I	0,67±0,01	0,43±0,01	1,10±0,01	0,42±0,01	1,6
	II	0,68±0,03	0,46±0,05	1,14±0,06	0,42±0,02	1,5
	III	0,96±0,03	0,58±0,10	1,53±0,12	0,60±0,03	1,7
2	I	0,51±0,02	0,36±0,04	0,87±0,05	0,35±0,04	1,4
	II	0,59±0,07	0,42±0,06	1,01±0,12	0,39±0,06	1,4
	III	0,90±0,02	0,58±0,01	1,48±0,01	0,56±0,01	1,6
3	I	0,73±0,04	0,28±0,01	1,01±0,05	0,46±0,01	2,6
	II	0,74±0,02	0,28±0,02	1,02±0,02	0,43±0,02	2,6
	III	0,79±0,01	0,37±0,02	1,16±0,02	0,48±0,01	2,1

Таблица 2

Содержание пигментов в старовозрастной хвое пихты в зависимости от расположения ее в кроне, мг/г сырой массы

№ дерева	Ярус	Хлорофилл *а*	Хлорофилл *б*	Сумма хлорофиллов	Каротиноиды	Хлорофилл *а* / Хлорофилл *б*
1	I	0,92±0,03	0,58±0,02	1,51±0,05	0,58±0,01	1,6
	II	0,91±0,03	0,64±0,03	1,55±0,05	0,59±0,02	1,4
	III	1,05±0,02	0,76±0,01	1,81±0,01	0,68±0,02	1,4
2	I	0,75±0,02	0,51±0,02	1,26±0,02	0,48±0,02	1,5
	II	0,83±0,03	0,57±0,04	1,40±0,05	0,55±0,01	1,5
	III	0,84±0,01	0,62±0,02	1,46±0,02	0,56±0,03	1,4
3	I	0,83±0,01	0,37±0,02	1,20±0,03	0,52±0,01	2,2
	II	0,93±0,03	0,43±0,01	1,36±0,03	0,58±0,01	2,2
	III	0,98±0,02	0,50±0,02	1,48±0,02	0,61±0,03	2,0

Таблица 3

Содержание пигментов в молодой хвое ели в зависимости от расположения ее в кроне, мг/г сырой массы

№ дерева	Ярус	Хлорофилл *а*	Хлорофилл *б*	Сумма хлорофиллов	Каротиноиды	Хлорофилл *а* / Хлорофилл *б*
1	I	0,73±0,02	0,29±0,01	1,01±0,02	0,46±0,01	2,5
	II	0,69±0,01	0,26±0,01	0,99±0,02	0,41±0,02	2,7
	III	0,76±0,02	0,30±0,02	1,06±0,02	0,53±0,01	2,5
2	I	0,50±0,02	0,23±0,01	0,73±0,03	0,31±0,02	2,2
	II	0,60±0,03	0,28±0,01	0,88±0,03	0,37±0,02	2,1
	III	0,89±0,03	0,30±0,01	1,19±0,03	0,53±0,01	3,0
3	I	1,07±0,01	0,27±0,03	1,35±0,03	0,51±0,02	4,0
	II	1,02±0,03	0,27±0,02	1,29±0,03	0,58±0,02	3,8
4	I	0,80±0,02	0,23±0,02	1,03±0,02	0,43±0,01	3,5
	II	0,99±0,03	0,24±0,01	1,23±0,03	0,63±0,01	4,1

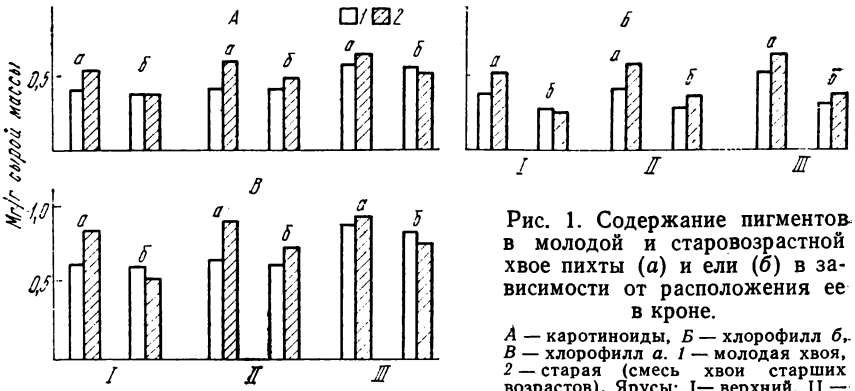


Рис. 1. Содержание пигментов в молодой и старовозрастной хвое пихты (*а*) и ели (*б*) в зависимости от расположения ее в кроне.

А — каротиноиды, *Б* — хлорофилл *б*, *В* — хлорофилл *а*. *1* — молодая хвоя, *2* — старая (смесь хвои старших возрастов). Ярусы: I — верхний, II — средний, III — нижний.

женной на остальных ярусах (табл. 4). В хвое же на среднем и нижнем ярусах содержание пигментов примерно одинаковое.

Если крона деревьев ели разделена лишь на две части — верхнюю и нижнюю, то у ели 3 молодая хвоя обеих частей содержала равное количество зеленых пигментов. Несколько больше (на 15 %) желтых пигментов обнаружено в нижней части. У ели 4 хвоя нижней части богаче хлорофиллом *а* и каротиноидами на 24 и 49 % соответственно, в то время как по количеству хлорофилла *б* достоверных различий не было (см. табл. 3). Разница между верхним и нижним ярусами старовозрастной хвои этих деревьев составляла у ели 3 по хлорофиллам 9—13 %, по каротиноидам — 20, а у ели 4 — соответственно 29—33 и 55 % (см. табл. 4).

Оказалось, что у деревьев ели разница между возрастами хвои по содержанию пигментов менее значительна, чем у пихты (см. рис. 1). Если у пихты старовозрастная хвоя всех ярусов превосходит молодую по количеству как желтых, так и зеленых пигментов, то у ели подобное отмечено лишь в среднем ярусе.

Результаты определения содержания пигментов у берез в листьях, расположенных вверху и внизу кроны, приведены в табл. 5. Как оказалось, у березы 1 в листьях нижнего яруса накапливалось хлорофиллов и каротиноидов на 18—37 и 13 % больше, чем в листьях верхнего. У березы 2 достоверных различий между ярусами не было.

Чтобы выявить, различаются ли отдельные особи той или иной породы по содержанию в листьях (хвое) пигментов, было проведено сравнение нескольких деревьев ели, пихты, березы с учетом возраста и расположения листьев (хвои) в кроне этих деревьев. Рассмотрим, как отличались по этому показателю три пихты, крона которых делилась на три равные части — верхний, средний и нижний ярусы (см. табл. 1 и 2). Молодая

Таблица 4

Содержание пигментов в старовозрастной хвое ели в зависимости от расположения ее в кроне, мг/г сырой массы

№ дерева	Ярус	Хлорофилл *а*	Хлорофилл *б*	Сумма хлорофиллов	Каротиноиды	Хлорофилл *а* / Хлорофилл *б*
1	I	0,54±0,02	0,24±0,01	0,78±0,02	0,40±0,01	2,3
	II	0,75±0,02	0,28±0,01	1,03±0,01	0,46±0,00	2,7
	III	0,75±0,02	0,32±0,02	1,07±0,01	0,47±0,01	2,4
2	I	0,53±0,01	0,23±0,03	0,75±0,03	0,37±0,01	2,3
	II	0,75±0,03	0,36±0,02	1,10±0,04	0,46±0,02	2,1
	III	0,78±0,02	0,36±0,02	1,14±0,04	0,52±0,02	2,2
3	I	0,88±0,01	0,29±0,02	1,17±0,03	0,46±0,01	3,0
	II	0,96±0,02	0,33±0,01	1,29±0,03	0,56±0,03	2,9
4	I	0,79±0,01	0,21±0,02	1,00±0,02	0,44±0,01	3,8
	II	1,06±0,01	0,27±0,03	1,33±0,03	0,68±0,02	3,9

Таблица 5

Содержание пигментов в листьях березы в зависимости от расположения их в кроне, мг/г сырой массы

№ дерева	Ярус	Хлорофилл *а*	Хлорофилл *б*	Сумма хлорофиллов	Каротиноиды	Хлорофилл *а* / Хлорофилл *б*
1	I	1,31±0,08	0,27±0,09	1,58±0,16	0,93±0,07	4,9
	II	1,54±0,05	0,37±0,06	1,91±0,06	1,05±0,13	4,2
2	I	2,01±0,02	0,34±0,05	2,35±0,05	1,39±0,17	5,9
	II	2,14±0,26	0,35±0,08	2,49±0,34	1,47±0,17	6,1

Таблица 6

Запасы пигментов у древесных пород в ельнике травяно-липняковом (на сырую массу)

Порода	Масса листвы (хвои)		Сумма хлорофиллов		Каротиноиды	
	т/га	%	кг/га	%	кг/га	%
Ель	2,05	18,4	1,84	10,2	0,94	10,6
Пихта	4,54	40,7	6,53	36,5	2,60	29,4
Береза	2,42	21,7	4,72	26,4	2,66	30,1
Рябина	0,92	8,3	1,87	10,4	1,06	12,0
Липа	1,22	10,9	2,95	16,5	1,58	17,9
Всего	11,15	100	17,91	100	8,84	100

хвоя верхнего яруса первой пихты превосходила по суммарному количеству хлорофиллов хвою того же возраста остальных пихт на 9—27 %. По содержанию каротиноидов на первом месте пихта 3, а минимум всех пигментов найден у пихты 2. Эти пихты по наличию зеленых и желтых пигментов в молодой хвое среднего и нижнего ярусов разнились на 3—24 %.

При сравнении старовозрастной хвои верхнего яруса этих деревьев максимум всех пигментов найден у пихты 1 (на 12—20 % больше, чем у остальных пихт). Содержание каротиноидов в хвое среднего яруса близко у пихт 1 и 3, минимальное их количество у пихты 2. Различны эти деревья и по содержанию хлорофиллов (на 10—12 %) в хвое среднего яруса.

В нижнем ярусе хвоя пихты 1 имеет на 10—19 % больше всех пигментов, чем остальные пихты.

Индивидуальные особенности накопления пигментов выявлены и у деревьев ели (см. табл. 3 и 4). Так, у ели 1 молодая хвоя верхнего яруса на 39 и 46 % богаче пигментами, чем такая же хвоя ели 2. Для хвои среднего яруса эта разница меньше — 12—13 %. В нижнем ярусе в молодой хвое ели 2 суммарного хлорофилла больше, а количество каротиноидов такое же, как у ели 1.

Если старовозрастная хвоя, расположенная в верхнем ярусе этих двух елей, не имела различий по суммарному содержанию хлорофиллов, то хвоя среднего и нижнего ярусов ели 2 несколько превосходила таковую первой по данному показателю. Однако содержание желтых пигментов было больше у ели 1. Хвоя среднего яруса у обеих елей характеризуется равным количеством желтых пигментов, в то время как для нижнего яруса максимум отмечен в хвое ели 2.

При сравнении елей, крона которых разбивалась лишь на две части (см. табл. 3 и 4), обнаружено в молодой хвое верхнего яруса ели 3 зеленых и желтых пигментов на 31 и 19 % больше по сравнению с елью 4. Однако по содержанию хлорофиллов в такой же хвое нижнего яруса эти деревья не различались. Несколько больше каротиноидов содержала хвоя ели 4.

Можно отметить одинаковое содержание суммарного хлорофилла в старовозрастной хвое нижнего яруса у елей 3 и 4, в то время как таковая хвоя верхнего яруса ели 3 содержала на 6—17 % больше желтых и зеленых пигментов. В хвое нижнего яруса ели 4 накапливалось на 22 % больше каротиноидов, чем в соответствующей хвое ели 3.

В листьях верхней и нижней частей березы 2 сумма хлорофиллов и каротиноидов на 30—49 и 40—50 % больше, чем в листьях соответствующих частей кроны березы 1 (см. табл. 5).

На рис. 2 представлены данные по определению количества зеленых и желтых пигментов в листьях и молодой хвое всех пяти исследуемых пород, полученные в августе — сентябре (среднее из 10 определений). Все лиственные породы имели более

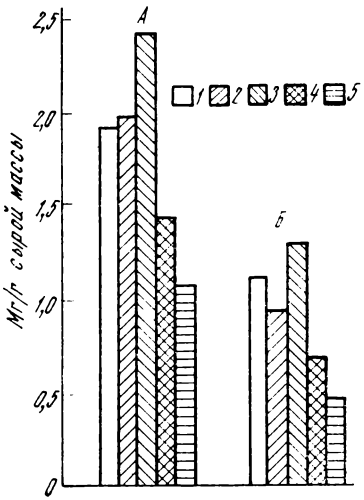


Рис. 2. Содержание пигментов в листьях и молодой хвое древесных пород в ельнике травяно-липняковом.

А — сумма хлорофиллов, *Б* — каротиноиды. *1* — береза, *2* — рябина, *3* — липа, *4* — пихта, *5* — ель.

высокое (в 1,4—2,8 раза) содержание пигментов, чем хвойные. У лиственных и более значительные величины отношения хлорофиллов (4,1—5,9), в то время как у хвойных они колебались в зависимости от возраста хвои и расположения ее в кроне в следующих пределах: у пихты —от 1,4 до 2,7, а у ели — от 2,1 до 4,1.

После детального изучения пигментного аппарата всех исследуемых пород в ельнике травяно-липняковом было проведено определение запасов всех пигментов (кг/га), созданных каждой породой. Для этого полученные данные по содержанию зеленых и желтых пигментов в листьях и хвое соответствующей породы рассчитывали на всю массу листьев (хвои) этих же деревьев на 1 га. Расчет производился на сырую массу хвои и листвы. Общий запас хлорофиллов и каротиноидов, созданный всеми изученными древесными породами в данном типе леса, составил 17,91 и 8,84 кг/га (табл. 6).

Наиболее значительный вклад в накопление пигментов в ельнике травяно-липняковом вносили из хвойных — пихта (36,5 и 29,4 % от общего запаса зеленых и желтых пигментов на данной площади), из лиственных — береза, на долю которой приходилось соответственно 26,4 и 30,1 %.

По увеличению запасов суммарного хлорофилла в данном типе леса изученные породы можно расположить в следующем порядке: ель — 1,84; рябина — 1,87; липа — 2,95; береза — 4,72 и пихта — 6,53 кг/га. По запасам желтых пигментов наблюдаем подобную картину, лишь максимум их отмечен у березы, а не у пихты.

Проведенная оценка эффективности работы ассимиляционного аппарата всех пяти древесных пород в ельнике травяно-липняковом, выраженная в количестве надземной биомассы в целом и ее текущего прироста за год (кг/га), приходящимися на 1 кг хлорофилла каждой породы, показала следующее (табл. 7): хотя по абсолютным запасам хлорофилла пихта превосходила все остальные древесные породы в данном типе леса в 1,4—3,5 раза, эффективность работы ее фотосинтезирующего

Таблица 7

Эффективность работы ассимиляционного аппарата древесных пород в ельнике травяно-липняковом

Показатель	Ель	Пихта	Береза	Рябина	Липа
Вся живая надземная биомасса, кг/га	3790	12 460	18 870	12 540	9180
Текущий прирост биомассы (надземной) на 1 га за 1 год, кг/га	280	914	2145	998	959
Запас хлорофилла, кг/га .	1,84	6,53	4,72	1,87	2,95
Отношение всей надземной биомассы к запасу хлорофилла, кг/(кг·га) . .	2059,8	1908,1	3997,9	6705,9	3111,9
Отношение текущего прироста надземной биомассы к запасу хлорофилла кг/(кг·га)	152,2	140,0	454,4	533,7	325,1

аппарата была значительно ниже, чем у других пород, особенно лиственных (в 1,6—3,9 раза).

Максимальной эффективностью ассимиляционного аппарата в ельнике травяно-липняковом обладала рябина, затем этот показатель снижался от березы к липе и ели и становился минимальным, как уже отмечалось, у пихты.

Подводя итог, можно отметить, что проведенное определение количественного содержания пигментов на разных уровнях крон деревьев в ельнике травяно-липняковом выявило следующее: у всех четырех деревьев пихты, крона которых разбивалась на три равные части (верхнюю, среднюю и нижнюю), максимальное количество пигментов накапливалось в нижней части. У одних пихт шло закономерное возрастание содержания пигментов от верхнего к среднему и нижнему ярусам, у других — различия между верхним и средним ярусами были незначительными или даже отсутствовали.

Установлено, что у молодой хвои на разных уровнях кроны различия в содержании пигментов более существенны, чем у старовозрастной, расположенной там же.

Если крона ели разбивалась на три равные части, то в молодой хвое наибольшее количество пигментов накапливалось в основном в нижней части. Между средним и верхним ярусами у одних деревьев ели четкой разницы не отмечено, у других она есть: содержание пигментов увеличивалось от верхнего яруса к среднему. Старовозрастная хвоя ели в среднем и нижнем ярусах, незначительно отличаясь, превосходила по этому показателю хвою верхнего яруса.

Если крона елей разбивалась лишь на две равные части —

верхнюю и нижнюю, то у одной ели молодая хвоя этих участков не различалась по содержанию хлорофиллов (лишь несколько больше накапливалось в нижней части каротиноидов), у другой — в нижней части кроны значительно больше было каротиноидов и хлорофилла *а*. У старовозрастной хвои обеих елей максимум всех пигментов найден в нижней части кроны.

У одной березы отсутствовала разница в содержании пигментов между листьями верхнего и нижнего ярусов, у другой — в листьях нижнего накапливалось значительно больше зеленых и желтых пигментов, чем в листьях верхнего.

Эти противоречивые данные по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в различных ярусах крон одного и того же вида древесных можно связать с тем, что каждое модельное дерево находится в свойственных только ему условиях освещения, микроклимата и т. д. Кроме того, в пределах кроны дерева есть зоны, освещаемые неравномерно, а как показано многочисленными исследованиями, проведенными на древесных [1, 3, 4, 8, 12, 21], образование и накопление пигментов в сильной степени зависят от условий внешней среды, и прежде всего от интенсивности освещения. У молодых растений сосны и кедра снижение освещенности от полной до 40- и 20%-й привело к значительному возрастанию концентрации хлорофиллов и каротиноидов в хвое [8, 21].

Изучая распределение зеленых пигментов на разных ярусах сосны обыкновенной и березы бородавчатой, некоторые исследователи [16] показали закономерное их снижение с возрастанием освещенности и отметили минимальное количество хлорофилла на верхних ярусах. Сходную картину у кедра сибирского наблюдала М. Г. Буинова с соавторами [2]: минимум зеленых и желтых пигментов в вершинной части кроны, затем увеличение содержания всех пигментов в середине ее и максимум их в нижней части.

Е. Н. Смольская [18] также обнаружила максимальное количество хлорофилла у пихты и лиственницы сибирских в хвое, расположенной в нижней, менее освещенной части кроны. Несколько меньше хлорофилла отмечено ими в хвое среднего яруса и минимум его содержания — на верхнем ярусе, наиболее интенсивно и продолжительно освещенном.

При делении крон взрослых елей на две части — верхнюю (световой тип хвои) и нижнюю (теневой) было установлено [19] четкое различие их по содержанию хлорофилла, которого в нижнем ярусе было в 1,3—1,5 раза больше, чем в верхнем. У тринадцатилетних елей, напротив, количество зеленых пигментов уменьшалось сверху вниз по кроне [20]. Для лиственницы В. В. Надеждин [15] установил следующее: максимальное количество хлорофилла в верхней части кроны, а минимальное — в средней. В хвое из нижней части концентрация хлорофилла несколько выше, чем на середине кроны.

Подводя итог результатам нашего исследования, можно отметить следующее: если освещенность различных уровней крон у дерева той или иной породы различается очень сильно, то велики и различия в количественном содержании пигментов у листьев (хвои), расположенных на этих уровнях. Если же вся крона находится в условиях почти одинаковой освещенности, то разница эта минимальная, а в некоторых случаях отсутствует вообще, что мы и наблюдаем для молодой хвои ели 3 и листьев березы 2. Подобное явление было отмечено Е. Н. Смольской [18] для листьев березы бумажной, вся крона которой была затенена во всех ярусах почти одинаково.

У обоих изученных нами видов хвойных — ели и пихты — наблюдается зависимость количественного содержания пигментов от собственного возраста хвои. У пихты старовозрастная хвоя содержала больше хлорофиллов и каротиноидов, чем молодая. Особенно заметны различия между хвоей разных лет жизни по содержанию пигментов в средней части крон дерева.

У ели менее значительна разница в содержании пигментов между хвоей разного возраста, чем у пихты. Лишь в старовозрастной хвое среднего яруса крон елей наблюдалось более высокое содержание их по сравнению с молодой хвоей.

Выявлена индивидуальная изменчивость в накоплении пигментов как у хвойных (пихты, ели), так и у лиственных пород (березы). Найдены особи этих видов с повышенным и пониженным содержанием суммы хлорофиллов и каротиноидов в хвое и листьях. Индивидуальные различия по содержанию пигментов между деревьями пихты доходили до 27 %, у деревьев ели — до 46, березы — до 40—50 %, что несколько больше величин, полученных С. А. Мамаевым [14] для сосны обыкновенной, произрастающей в сосняке травяном. Согласно его данным, различия по содержанию хлорофиллов между отдельными особями сосны составляли обычно 10—15 % и лишь иногда — 20—37 %.

Хотя в листьях рябины, липы и березы в ельнике травяно-липняковом содержалось в 1,2—2,8 раза больше зеленых и желтых пигментов, чем в молодой хвое пихты и ели (мг/г сырой массы), однако при пересчете на общую массу листвы и хвои всех деревьев каждой породы выявилось, что самый большой вклад в создание запасов пигментов на данной площади вносит пихта.

Но эффективность работы ассимиляционного аппарата (количество всей надземной биомассы и ее текущего прироста, кг/га, приходящееся на 1 кг хлорофилла) в ельнике травяно-липняковом была наивысшей у рябины, которая, по мнению В. Л. Семерикова (см. ст. в наст. сб.), определявшего надземную биомассу всех исследуемых нами пород, в горных темнохвойных лесах Среднего Урала нашла свой фитоценотический оптимум.

Сравнивая полученные нами данные по запасам суммарного хлорофилла в кронах елей в ельнике травяно-липняковом с результатами подобного исследования, проводимого в трех ельниках в полосе хвойно-широколиственных лесов Русской равнины [19], можно отметить, что в нашем случае запас хлорофилла, созданный кронами елей, значительно меньше (1,84 кг/га), чем в ельниках чернично-кисличном (23,9 кг/га), сфагново-черничном (16,7 кг/га) и чернично-осоково-сфагновом (7,5 кг/га). Причину этого мы объясняем разным составом изучаемых еловых сообществ.

Установлено, что на долю ели в ельнике травяно-липняковом приходилось лишь 10,2 % от общего запаса хлорофиллов, созданного всеми пятью изучаемыми древесными породами, в то время как на долю пихты — 36,5 %, а на долю рябины, липы и березы — соответственно 10,4; 16,5 и 26,3 %.

Хотя по абсолютным запасам хлорофилла пихта и превосходила в данном типе леса остальные древесные породы, эффективность работы ее пигментного аппарата была самой минимальной по сравнению с другими, особенно лиственными породами, среди которых на первом месте по этому показателю рябина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.

2. Буинова М. Г., Николаева Л. П., Ефимов М. В. Динамика содержания пигментов в хвое кедра и кедрового стланика в условиях северо-восточного побережья Байкала // Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях. Улан-Удэ, 1977. С. 23—38.

3. 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.

4. Градецкас А. И. Влияние различной интенсивности затенения на рост сеянцев ели // Лесоведение. 1969. № 1. С. 95—97.

5. Гюббенет Е. Р. Растение и хлорофилл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 247 с.

6. Гюббенет Е. Р., Лерман Р. И. Накопление хлорофилла в онтогенезе *Perilla ocymoides* // Советская ботаника. 1945. Т. 13. № 5. С. 22—24.

7. Завьялова Н. С. К комплексной оценке ассимиляционного аппарата хвойных в подзоне южной тайги Зауралья // Популяционные биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 113—122.

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

9. Зайцева А. А. Содержание хлорофилла в связи с развитием пшеницы // Докл. АН СССР. 1939. Т. 25, № 8. С. 696—700.

10. Калер В. Л., Акулович Е. М. Изменение пигментной системы жасмина обыкновенного золотистого // Физиолого-биохимические исследования растений. Минск, 1965. С. 26—32.

11. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 180 с.

12. Леина Г. Д. Влияние рубки на содержание пигментов в хвое подроста ели // Рубки и восстановление леса на Севере. Архангельск, 1968. С. 205—216.

13. Лимарь Р. С., Сахарова О. В. Быстрый спектрофотометрический метод определения пигментов листьев (по Нибому) // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1973. Вып. 2. С. 260—270.

14. Мамаев С. А. Индивидуальная изменчивость в содержании хлорофилла в хвое сосны обыкновенной // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск, 1969. С. 90—96.

15. Надеждин В. В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост. М.: Наука, 1971. 129 с.

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

17. Паршина З. С., Беденко В. П., Кичигина С. Н., Макарова С. М. Суточная динамика каротиноидов в листьях растений пшеницы // Физиология растений. 1972. Т. 19. Вып. 4. С. 736—741.

18. Смольская Е. Н. Содержание хлорофилла в листьях и хвое в зависимости от расположения их в кроне дерева // Экспериментальная ботаника. Минск, 1962. С. 111—115.

19. Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. 311 с.

20. Шульгин Н. А., Выгодская Н. Н. Закономерности распределения пигментов в хвое ели // Сообщения Секретариата Picea. II. Биология ели. Тарту, 1977. С. 23—29.

21. Юшков В. И., Завьялова Н. С. Рост и пигментная система кедра сибирского при разных световых режимах // Воспроизводство кедровых лесов на Урале и в Западной Сибири. Свердловск, 1981. С. 13—21.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА · 1991

В. Л. СЕМЕРИКОВ

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТЕМНОХВОЙНО-ЛИСТВЕННЫХ МОЛОДНЯКОВ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Не вызывает сомнения важность оценки первичной биопродуктивности при биогеоценотических исследованиях и проектировании хозяйственных мероприятий. Еще большее значение такая оценка приобретает для лесов, подвергшихся интенсивной эксплуатации или находящихся под влиянием других антропогенных воздействий.

В связи со сложностью и трудоемкостью работ по определению продуктивности, большинство исследований выполнено на достаточно простых объектах — монодоминантных сообществах и лесных культурах. Наименьшее внимание было уделено насаждениям темнохвойных пород. Для Среднего Урала данные о продуктивности темнохвойных явно недостаточны. Существует лишь одна работа [1], в которой рассмотрены заключительные стадии восстановительно-возрастной динамики пихто-ельников южной тайги.

В результате интенсивных рубок последних десятилетий значительная часть лесного фонда на Среднем Урале сейчас представлена хвойно-лиственными молодняками и средневозрастными насаждениями, имеющими гораздо более сложный и разнообразный состав, чем исходные леса. В их сложении существенная роль принадлежит видам, не имеющим заметного участия на более поздних стадиях смен: липе, рябине, ольхе серой, иве козьей. Поэтому исследование продуктивности хвойно-лиственных молодняков представляется достаточно актуальным.

Исследование проводили в 1985—1986 гг. на секции размером 0,2 га, являющейся частью пр. пл. 2, заложенной в Кузинском лесничестве Билимбаевского лесхоза (см. ст. Б. А. Миронова в наст. сб). Район исследования относится к южнотаежному лесорастительному округу Среднеуральский низкогорной провинции Уральской горно-лесной области [5]. Пробная площадь расположена в верхней части пологого склона южной экспозиции на высоте около 400 м над ур. м. Почвы бурые горно-лесные, тяжелосуглинистые, подстилаемые на глу-

бине 0,6—1,0 м делювием кварцитов. Таксационная характеристика рассматриваемой части пробной площади приведена в табл. 1.

Прежнее насаждение было пройдено сплошнолесосечной рубкой в 1952—1953 гг. Подрост предварительного возобновления сохранился небольшими участками. Он образовал хвойную часть нынешнего древостоя, представленную в виде компактных куртин, в которых почти нет лиственных пород. В древостое преобладают лиственные породы: рябина и липа порослевого происхождения, береза порослевого и семенного происхождения.

На секции проводили полный перечет деревьев с измерением диаметров на высоте груди по односантиметровой шкале и высот с точностью до 0,1 м. Данные перечета и анализ стволов модельных деревьев позволили оценить распределение запаса по породам и ступеням толщины. Всего было взято по пять модельных деревьев ели и пихты, 14 рябины, 12 липы и 11 березы. Объем модельных деревьев определяли по однометровым секциям. Исходя из значений объемов модельных деревьев и их высот находили величину $D_c = \sqrt{4V/\pi h}$, где V — объем дерева, h — его высота. Значения $D_{1,3}$ и D_c у модельных деревьев выравнивались линейной регрессией: $D_c = b_1 D_{1,3} + b_0$. Используя эту зависимость, по значению средней высоты данной ступени толщины находили распределение объемов стволов конкретной породы по ступеням толщины. Этот способ определения объемов стволов, не требующий использования каких-либо таблиц, рекомендован в работе П. С. Трусова с соавторами [8].

Анализ фитомассы модельных деревьев проводили по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова [6], однако хвою разделяли не по всем возрастам, а только на хвою последнего года и хвою предыдущих лет суммарно. При разделении охвоенных ветвей на хвою и ветви было признано целесообразным ограничить навеску 300 г от каждой части кроны.

Данные по модельным деревьям использовали для вычисления фракционного состава фитомассы всего древостоя. Для этого фитомассу по фракциям выравнивали математически по уравнениям ее связи с объемом стволов модельных деревьев, используя линейную регрессию. При необходимости переменные индексировали, т. е. использовали не сам параметр, а значение какой-либо функции от него: степень, логарифмы и т. д. Следует заметить, что значение коэффициента корреляции было во всех случаях более 0,9. Получали уравнения связи объема стволов с массой соответствующей фракции, г:

пихта

$M_л = 1{,}220 \cdot 10^{-6} V^2 + 508$, $M_{хл} = 0{,}0575 V^{0{,}8499}$, $M_{вет} = 0{,}936 \times 10^{-6} V^2 + 596$, $V_{др} = 0{,}860 V - 367$, $M_к = 0{,}276 V_к + 119$, $M_{др} = 0{,}3069 V_{др} + 519$;

ель

Таблица

Таксационные показатели насаждения

Показатель	Порода					
	Пихта	Ель	Липа	Рябина	Береза	Итого
Число стволов, шт./га	2112	448	3368	4002	632	10592
Запас, м³/га	25,1	6,9	30,6	17,2	32,2	112,0
Средняя высота, м . . .	6,7	7,2	7,3	6,3	11,2	
Средний диаметр, см . .	6,3	7,0	5,6	3,9	11,2	
Средний объем дерева, см³	11922	15362	9110	4256	51070	

Таблица 2

Фракционный состав надземной части насаждения

Показатель на 1 га	Порода							
	Пихта	Ель	Всего хвойных	Липа	Рябина	Береза	Всего лиственных	Итого
Объем древесины, м³	21	6	27	22	14	28	64	91
Объем коры, м³ . . .	4	1	5	9	3	4	16	21
Масса коры, т . . .	1,44	0,32	1,76	3,44	1,06	1,79	6,29	8,05
Масса древесины, т	7,50	2,01	9,51	6,83	6,99	13,01	26,83	36,34
Масса хвои (листвы), т	1,74	0,84	2,58	0,39	0,33	0,92	1,64	4,22
Масса ветвей, т . . .	1,78	0,62	2,40	1,88	0,80	3,15	5,83	8,23
Вся живая надземная масса, т	12,46	3,79	16,25	12,54	9,18	18,87	40,59	56,84

Таблица 3

Текущий прирост насаждения, его распределение по породам и фракциям

Прирост на 1 га за 1 год	Порода							
	Пихта	Ель	Всего хвойных	Береза	Липа	Рябина	Всего лиственных	Итого
Объем, м³								
Древесины . . .	1,25	0,30	1,55	1,93	1,10	0,79	3,82	5,37
Коры	0,26	0,06	0,32	0,27	0,44	0,17	0,88	1,20
Масса, кг								
Древесины . . .	449	105	554	888	342	496	1726	2280
Коры	86	17	103	122	172	76	370	473
Хвои (листвы)	273	126	399	920	390	330	1640	2039
Ветвей	106	32	138	215	94	57	366	504
Всего, кг	914	280	1194	2145	998	959	4102	5296

$M_л = 0{,}255V^{0{,}9219}$, $M_{хl} = 1{,}46 \cdot 10^{-5}V^{1{,}676}$, $M_{вет} = 0{,}0817V + 130$, $V_{др} = 0{,}877V - 796$, $M_к = 0{,}294V_к - 83$, $M_{др} = 0{,}2853V_{др} + 1981$;

липа

$M_л = 1{,}44 \cdot 10^{-2}V - 13$, $M_{вет} = 4{,}676 \cdot 10^{-2}V + 133$, $V_{др} = 0{,}7184V - 17$, $M_к = 0{,}4318V_к - 94$, $M_{др} = 0{,}2823V_{др} + 187$;

рябина

$M_л = 0{,}01059V^{1{,}071}$, $M_{вет} = 0{,}01144V^{1{,}44}$, $V_{др} = 0{,}8385V - 76$, $M_к = 0{,}4315V_к - 65$, $M_{др} = 0{,}5335V_{др} - 131$;

береза

$M_л = 0{,}03044V - 92$, $M_{вет} = 0{,}09608V + 93$, $V_{др} = 0{,}8753V + 193$, $M_к = 0{,}4955V_к - 212$, $M_{др} = 0{,}4706V_{др} - 460$,

где $M_л$ — масса листьев (хвои); $M_{вет}$ — масса ветвей, V — объем ствола; $V_к$ — объем коры; $V_{др}$ — объем древесины, см^3; $M_{др}$ — масса древесины; $M_к$ — масса коры; $M_{хl}$ — масса хвои последнего года.

Следует заметить, что метод линейной регрессии, хотя и считается наилучшим для выравнивания пар чисел, в таких исследованиях, строго говоря, не применим. Это происходит от того, что, строя линейную регрессию, исследователь должен быть уверен в том, что его переменные образуют двумерное нормальное распределение. На практике это бывает редко. Поэтому мы последовали традиционно сложившемуся подходу и не пытались привести распределение к нормальному виду. Приходится констатировать, что критерием точности работы остается только число модельных деревьев, взятых для оценки генеральной совокупности.

Исходя из распределения деревьев по диаметру и приведенных выше уравнений регрессии получали общую органическую массу всего древостоя (табл. 2).

По результатам анализа стволов модельных деревьев (он проводился, согласно Н. А. Анучину [2]) был получен среднепериодический прирост древесины модельных деревьев за последние 10 лет. Между парами чисел «объем ствола» — «среднепериодический прирост модельных деревьев» строили линейную регрессию, используя которую нашли оценки для среднепериодического прироста древесины всего насаждения (табл. 3)

Прирост коры и ветвей был оценен исходя из предположения, что данные фракции имеют относительное увеличение в объеме и массе такое же, что и древесина ствола. Такой метод вычисления прироста массы коры рекомендуется Л. Е. Родиным с соавторами [7].

По данным Ю. М. Алесенкова [1], разновозрастный пихтоельник в сходных географических условиях Висимского заповедника имел прирост стволовой древесины до 2,23 т/га в год. Аналогичный показатель для нашего насаждения — 2,28 т/га в год. Древостой в Висимском заповеднике имел следующие значения показателя количества хвои, приходящейся на 1 т

прироста стволовой древесины: для ели — 6,5 т/т, пихты — 4,9 т/т. На нашей пробной площади этот показатель составлял 8,0 и 3,9 % соответственно.

В сравнении с 30-летним еловым древостоем равнинного местообитания Валдайской возвышенности [2], который следует признать близким к максимально продуктивным, наше насаждение уступает по общей надземной биомассе (561 и 1077 ц/га) и текущему приросту надземной биомассы (52,7 и 123,7 ц/га в год) в среднем в 2 раза. Столь большие различия связаны, по-видимому, с различием почвенных условий.

Березовая часть древостоя имеет следующее соотношение масс фракций, %: ствол — 78; ветви — 16,7; листва — 4,7. По данным В. Н. Габеева [4], в травяно-болотном южнотаежном березняке Томской области III бонитета в возрасте 36 лет это соотношение было иным, %: ствол — 90,9; ветви — 5,9; листья — 3,2. Правомерен вывод, что процентное содержание разных фракций сильно варьирует не только в зависимости от возраста и бонитета, но и от других факторов — состава древостоя, условий произрастания, географического положения и т. д.

Отношение среднепериодического прироста массы древесины к наличной ее массе составляет у пихты 0,06, ели 0,05, липы 0,05, рябины 0,07, березы 0,07. Это дает основание сделать вывод о том, что на данном этапе развития насаждения, по крайней мере в течение последних 10 лет, не происходит сдвига конкурентных отношений в пользу хвойных. Высокие приросты рябины трудно объяснить, можно только сделать предположение, что рябина в горных темнохвойных лесах Среднего Урала находит свой фитоценотический оптимум и в нашем случае не достигла еще своей максимальной высоты. По нашим наблюдениям, в Висимском заповеднике, имеющем сходные экологические условия, отдельные деревья рябины достигают высоты 15—20 м.

Обращает на себя внимание разная доля хвои в общей надземной фитомассе у ели и пихты (24 и 14 % соответственно), что, вероятно, связано с биологическими особенностями пород. Аналогично меняется доля хвои в общем приросте надземной фитомассы, %: у ели — 45, пихты — 30, березы — 43, липы — 39, рябины — 34. Возможно, что последняя обладает большей эффективностью работы фотосинтезирующего аппарата по сравнению с березой и липой.

По данным Н. А. Шлыковой (см. ст. в наст. сб.), продуктивность живого напочвенного покрова на этой же пробной площади без учета мхов составляла в 1985 г. 2,6 ц/га, в 1986 г.— 3,8 ц/га. Мхов на этом участке очень мало, а подлесок и подрост развиты слабо, и их вкладом в общую продуктивность растительного сообщества можно пренебречь. Таким образом, древесный ярус поставляет 93—95 % общей годичной продукции надземной части исследуемого фитоценоза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алесенков Ю. М. Экологический анализ первичной продукции горных темнохвойных лесов Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

2. Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 380 с.

3. Ватковский О. С., Гришина Л. А. Продуктивность ельников Валдая // Материалы I Всесоюзного совещания *Picea*. Тарту, 1971. С. 31—33.

4. Габеев В. Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1976. 191 с.

5. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 180 с.

6. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с.

7. Родин Л. Е., Ремезов Н. П. Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. М.: Наука, 1968. 150 с.

8. Трусов П. Ф., Кирсанов В. А., Смолоногов Е. П. Точность различных способов определения запаса стволовой древесины на пробных площадях в темнохвойно-кедровых древостоях Северного Урала // Динамика и строение лесов на Урале. Свердловск, 1970. С. 83—91.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА · 1991

В. М. ГОРЯЧЕВ

СЕЗОННЫЙ РОСТ И РАЗВИТИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ПЕРВОБЫТНЫХ ПИХТОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ

Вопросы образования первичной продукции главным компонентом лесных биогеоценозов — древесным ярусом — до настоящего времени остаются недостаточно разработанными [46]. Слабо исследованы, в частности, проблемы, связанные с формированием годичного прироста фитомассы под влиянием экологических факторов в сезонной динамике [6, 8, 18, 41]. Особый интерес представляет изучение прироста древесины (ксилемы), формирующейся в результате деятельности камбия. Специфические особенности последней, формирование, структура и размеры годичных слоев прироста во многом определяются условиями среды текущего года [6, 48]. Поэтому изучение закономерностей формирования радиального прироста ксилемы у древесных растений в связи с экологическими (климатическими, эдафическими, биотическими, фитоценотическими) факторами в различных условиях местообитания в вегетационный период важно не только для углубления знаний о механизмах поступления и аккумуляции экологической информации в годичные слои древесины, но и для управления этим процессом.

С решением этих вопросов неразрывно связаны возможности прогнозирования прироста древостоев, совершенствование, разработка и оценка эффективности мелиоративных и лесохозяйственных мероприятий, направленных на повышение продукции и качества древесины.

Анализ литературы о структуре, функции камбия, закономерностях формирования радиального прироста древесины и его изменчивости показал, что годичные слои древесины являются сложными биоэкологическими образованиями и представляют собой объекты, «насыщенные» разнообразной информацией [5, 7, 16, 25, 26, 35, 38, 47, 48, 53, 61].

Ведущим фактором, определяющим начало реактивации камбия у различных видов деревьев, произрастающих в разных лесорастительных условиях и в разных подзонах лесной тер-

ритории, является термический режим воздуха и почвы [12, 17, 18, 29, 39, 41, 45, 49—51, 54, 60, 62]. Чем быстрее достигается определенная сумма положительных температур, тем раньше начинается деятельность камбия. Различия теплообеспеченности в начале вегетационного периода сдвигают сроки реактивации камбия в аномальные годы от среднего на 15—20 дней, что отражается не только на продолжительности периода прироста, но и на его итоговой величине [41].

В дальнейшем все большее влияние на формирование радиального прироста древесины оказывают атмосферные осадки (частота и интенсивность их выпадения) и температурный режим воздуха [14, 17, 19, 26, 30, 34, 52, 59]. При этом осадки изолированно от почвенной влажности не дают устойчивых связей [52]. Их положительное влияние на деятельность камбия начинает сказываться во второй половине вегетационного периода [18, 56]. Однако почвенная влага, если она присутствует в избыточном количестве, может стать фактором, ограничивающим прирост древесины [55].

Влияние эдафических факторов на формирование радиального прироста древесины (за исключением режима температуры, влажности почвы и единичных наблюдений за уровнем грунтовых вод) остается еще слабо изученным. Между тем, особенно в горных условиях, различия в физико-химических свойствах почв, обусловленные местоположением в рельефе (при незначительных отличиях в параметрах внутренней среды фитоценозов), существенно влияют на продолжительность и интенсивность деятельности камбия.

Сроки окончания радиального прироста древесины заметно различаются у разных видов растений по годам и в разных условиях местообитания [8, 26, 41].

Большинство исследователей считают, что динамика сезонного прироста древесины у хвойных видов в первой половине вегетационного периода положительно связана с температурным режимом воздуха и почвы, а во второй половине наблюдается усиление связи сезонного прироста с количеством атмосферных осадков и влагозапасами почвы при снижении или отсутствии связи с температурным режимом [18, 30, 41, 52 и др.].

В немногочисленных работах показано, что в сезонном ритме роста и развития у деревьев наблюдаются определенные взаимосвязи между степенью активности камбия и фенологическими изменениями, происходящими в других органах растений [14, 26, 57]. Например, у ели сибирской [14] реактивация камбия (на высоте 1,3 м) наблюдается в начале фазы развертывания хвои на побегах, а окончание формирования годичного слоя древесины происходит в начале фазы осеннего расцвечивания листьев. В ходе нарастания фитомассы всего дерева существует определенная последовательность [19, 42]. У хвойных

первыми трогаются в рост побеги, затем хвоя, ствол и корни. Окончание роста вегетативных частей дерева происходит в обратной последовательности. При этом структура годичного прироста дерева изменяется с возрастом и из года в год [22].

Сильные изменения структуры прироста наблюдаются в годы обильного семеношения [23]. В ряде работ показано, что в такие годы у ели и пихты формируются узкие годичные слои и снижается содержание поздней древесины, по сравнению с пред- и послеурожайными годами [3, 4, 9, 13, 62]. Таким образом, последействие семеношения указывает на необходимость его фиксации и выявления изменений, происходящих в годичных слоях под его влиянием. В сочетании с метеорологическими условиями семеношение вносит существенные «помехи» в погодичную динамику радиального прироста древесины [28].

Заметное влияние на годичный прирост древесины оказывают возраст и жизненное состояние дерева (фитоценотический ранг), а также косвенно показатели морфоструктуры фитоценоза — состав, полнота, сомкнутость крон и др. [9, 27, 41, 58].

Из биотических факторов, влияющих на сезонный прирост ксилемы, следует отметить и роль хвоегрызущих и листогрызущих насекомых. При этом в зависимости от интенсивности дефолиации в текущий сезон роста снижается абсолютная величина годичного прироста древесины [24], изменяются ход формирования прироста ксилемы и структура годичного слоя [5].

Обзор литературы показал, что к настоящему времени опубликовано значительное количество работ, освещающих различные вопросы экологии сезонного прироста ксилемы у различных видов древесных растений. Однако многие особенности сезонного прироста региональны, а вопросы об изменчивости ростовой активности камбия, причинах формирования поздней древесины, продолжительности последействия некоторых факторов, количественных пределах факторов внешней среды, снижающих прирост древесины и др., остаются спорными и недостаточно изученными.

В связи с этим целью настоящей работы являлось изучение закономерностей сезонного развития и формирования годичного слоя ксилемы у основных лесообразователей: ели сибирской (*Picca obovata* Ledb), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledb), кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.) темнохвойных лесов южной тайги Среднего Урала.

Исследования проводили на территории Висимского государственного заповедника, который расположен на водоразделе Уральского хребта, в верховьях р. Сулем (правого притока р. Чусовой). Территория заповедника относится к таежной области низкогорной провинции Среднего Урала [37], Уральской горно-лесной области, среднеуральской низкогорной провинции, южнотаежному лесорастительному округу [21]. Возвышенности

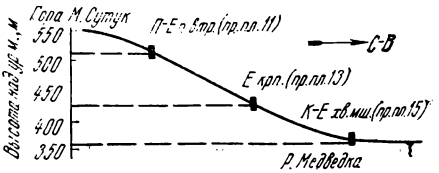


Рис. 1. Схема размещения типов леса и пробных площадей на топоэкологическом профиле.

этой части Среднего Урала с абсолютными отметками 300—600 м над ур. м. сглажены и имеют длинные пологие склоны с крутизной 3—10°. Климат района умеренно континентальный. Среднее количество осадков 500—600 мм в год, средняя годовая температура воздуха —0,1 °С, средняя температура июля 16,6 °С. Продолжительность периода с активной температурой (+10 °С) составляет не более 100—110 дней. Часты поздневесенние и раннеосенние заморозки [1, 2].

Своеобразие геоморфологических и климатических условий горного района Среднего Урала обусловливает господство здесь таежных лесов с выраженной вертикальной поясностью [20]: нижний пояс умеренно-бореальных темнохвойных лесов (400± ± 50 м над ур. м.), располагающихся на горно-долинных местоположениях, у подножия склонов и в горных депрессиях, и верхний — неморальных и субнеморальных лесов, занимающих местоположение на выпуклых формах рельефа (свыше 450 м).

Первобытные темнохвойные леса, в которых проводили исследования, сохранились в заповеднике на территории площадью около 1000 га. Они представляют собой природные эталоны коренных (климаксовых) сообществ. Следует отметить, что на остальной территории Среднего Урала, в том числе и Висимского заповедника, подобные участки темнохвойных лесов, не подвергавшихся хозяйственному использованию, не сохранились [44].

Работа явилась составной частью комплексных биогеоценологических исследований, проведенных в 1974—1979 гг. на Средне-Уральском горно-лесном биогеоценологическом стационаре, расположенном в юго-восточной части Висимского заповедника [20]. Здесь на северо-восточном склоне горы Малый Сутук был выбран топоэкологический профиль (рис. 1).

Объектами исследования служили коренные елово-пихтовые и елово-кедрово-пихтовые древостои наиболее распространенных на Среднем Урале типов леса. Пихто-ельник папоротниково-высокотравный (П-Е п. втр., пр. пл. 11) занимает верхние трети склоновых элементов рельефа, почва бурая горно-лесная, хорошо дренированная. Ельник крупнопапоротниковый (Е крп., пр. пл. 13) приурочен к средним и нижним частям склонов, почва бурая оглеенная горно-лесная, характеризуется слабой водопроницаемостью и сезонной переувлажненностью. Кедро-ельник хвощово-мшистый (К-Е хв. мш., пр. пл. 15) занимает

пониженные элементы рельефа (речные долины и днища межгорных депрессий), почва торфяно-глеевая с еще более слабопроточным увлажнением. Древостои лесов сложные по составу, разновозрастные, многоярусные, с неравномерно-групповым размещением деревьев [10, 11, 15]. Таксационная характеристика древостоя пробных площадей приведена в табл. 1.

Пробные площади размером по 0,25 га закладывали по общепринятым методикам [36]. На площадях сделали перечет древостоя, у половины деревьев (на высоте 0,3 м с помощью возрастного бурава) определяли возраст, выполнено крупномасштабное картирование древостоя и проекций крон, проведен сплошной учет естественного возобновления, составлены геоботанические описания. Закладывали почвенный разрез, при этом, помимо морфологического описания профиля, из каждого горизонта брали образцы для определения механического состава, объемной массы и воздухосодержания в почве. Под пологом древесного яруса пробных площадей ежегодно проводили микроклиматические наблюдения. При этом использовали методические рекомендации С. А. Сапожниковой [40], А. А. Молчанова [31], В. И. Таранкова [43] и др. Температуру воздуха регистрировали установленными на высоте 0,2 м над поверхностью почвы термографами, срочными, максимальными и минимальными термометрами, а почвы — термометрами Савинова до глубины 40 см. Освещенность под пологом древостоя определяли с помощью люксметра Ю-16. Влажность по горизонтам почвенного профиля в трехкратной повторности определяли термовесовым методом. Все срочные микроклиматические наблюдения за гидротермическим режимом воздуха и почвы приурочены к срокам взятия образцов древесины.

Модельные деревья (в основном из I и II ярусов древостоя) в 1975, 1976 и 1979 гг. отбирали вблизи каждой площади согласно требованиям по изучению сезонного прироста [33, 46], а в 1977 г. сезонный прирост наблюдали у всех деревьев, находящихся на участке 0,1 га каждой пробной площади. За четыре года исследований использовано более 400 деревьев, у которых определен возраст, измерены диаметр и высота ствола, диаметр и протяженность кроны.

Сезонный прирост ксилемы (на высоте 1,3 м) у древесных растений изучали методом высечек [26, 33]. При взятии образцов древесины, фиксации, приготовлении срезов и микроскопическом анализе учитывали рекомендации А. А. Яценко-Хмелевского [48], А. А. Молчанова, В. В. Смирнова [33]. Измерения (с точностью 0,001 мм) прироста годичного слоя древесины проводили под микроскопом МБИ-3 с помощью окулярного микрометра МОВ-1-15х. Регулярность отбора образцов древесины — 3—4 раза в месяц, с конца мая до середины сентября.

Фенологические наблюдения за древесными растениями вели по методике И. Н. Елагина [14]. Наблюдения за семеношением

Таблица 1

Характеристика древостоя на пробных площадях в изученных типах леса

№ пр. пл. / Тип леса	Ярус	Состав древостоя	*А*, лет	$Д_{1,3}$, см	*Н*, м	Σ*S*, м²/га	Полнота	Запас, м³/га	Число стволов на 1 га
11 / П-Е п.втр.	I	7, 2Е 2,8П	170	41,0	26,0	14,09	0,36	172,0	108
	II	4,2Е 5,8П	140	21,0	20,5	11,34	0,34	110,0	216
	III	4Е 6П ед. Б	110	12,0	11,5	2,03	0,03	14,0	180
	Итого	6Е	160	29,0	22,0	15,40	0,45	173,8	232
		4П	130	23,7	19,5	12,0	0,38	124,1	—
13 / Е крп.	I	7Е 2,6К 0,4П	182	42,5	26,5	24,72	0,38	173,3	104
	II	5Е 4,4П 0,6Б	128	25,5	20,5	18,01	0,54	200,4	348
	III	3,6Е 6,4П	95	12,5	13,5	3,24	0,13	22,4	268
		6Е	145	27,0	22,0	21,70	0,64	236,4	372
	Итого	3П	110	20,0	19,0	9,40	0,29	101,6	320
		1К	190	54,0	26,5	3,60	0,07	45,1	16
15 / К-Е хв. мш.	I	5,2Е 3,1К 1,7Б	175	32,0	23,0	19,96	0,47	186,9	208
	II	8Е 0,7П 0,4К 0,9Б	144	20,5	18,5	12,90	0,42	103,5	388
	III	6,9Е 2,5П 0,6К	108	11,5	11,5	9,95	0,17	25,0	380
		7Е	160	20,0	18,0	22,60	0,73	198,6	716
	Итого	2К	210	37,0	22,0	5,70	0,12	67,4	52
		ед. П.	120	14,0	14,0	2,00	0,07	15,7	128
		1Б	140	26,0	20,0	4,00	0,15	38,0	76

у ели и пихты проводили с помощью восьмикратного бинокля по методике А. А. Молчанова [32].

Для удобства сравнительного анализа показатели сезонного прироста древесины выражали в относительных единицах (% от годичного), которые затем усредняли по древесным видам, ярусам и пробным площадям в целом.

Полученные материалы обработаны на ЭВМ СМ-3 методами математической статистики с использованием стандартных программ. Для установления статистической связи динамики сезонного радиального прироста с отдельными гидротермическими показателями применяли корреляционный анализ, а для оценки их комплексного влияния — факторный анализ.

Для общей оценки климатического фона района исследований использованы данные метеорологической станции «Висим» (314 м над ур. м.), расположенной в 20 км от заповедника. Погодные условия вегетационных периодов (май — август) в годы наблюдений, кроме 1979 г., характеризовались пониженным количеством атмосферных осадков при температуре, близкой или несколько превышающей средние многолетние показатели. Проведенный анализ гидротермических условий позволил дать следующую краткую характеристику вегетационных периодов по годам: 1975 — засушливый и теплый, 1976 — по гидротермическому режиму близкий к средним многолетним значениям, 1977 — умеренно сухой и жаркий, 1979 — холодный, с избыточным количеством позднелетних осадков.

Сравнение данных микроклиматических наблюдений под пологом темнохвойных лесов с показателями на открытом месте (метеостанция «Висим») свидетельствует о снижении количества тепла, поступающего под полог леса, в среднем на 15—20 % [11].

В целом наблюдения за гидротермическим режимом приземного слоя воздуха и почвы показали, что наиболее существенные различия между изученными типами леса обнаруживаются в показателях амплитуд суточных температур воздуха и гидротермическом режиме почв. При этом наименьшими колебаниями температур и запасами почвенной влаги отличается П-Е п. втр., а наибольшими К-Е хв. мш. Промежуточное положение по этим показателям занимает Е крп. [11].

Анализ материала целесообразно начать с рассмотрения феноспектров. Результаты фенологических наблюдений, проведенных в вегетационные периоды 1977 и 1979 гг., представлены на рис. 2.

Активизация сокодвижения в камбиальной зоне у ели и пихты происходит за 10—13 дней до начала реактивации камбия. Об этом свидетельствует легкое отставание коры от древесины в момент взятия высечек. Деятельность камбия у ели и пихты начинается в конце фазы разлета пыльцы и начале фенофазы развертывания хвои на побегах. После окончания

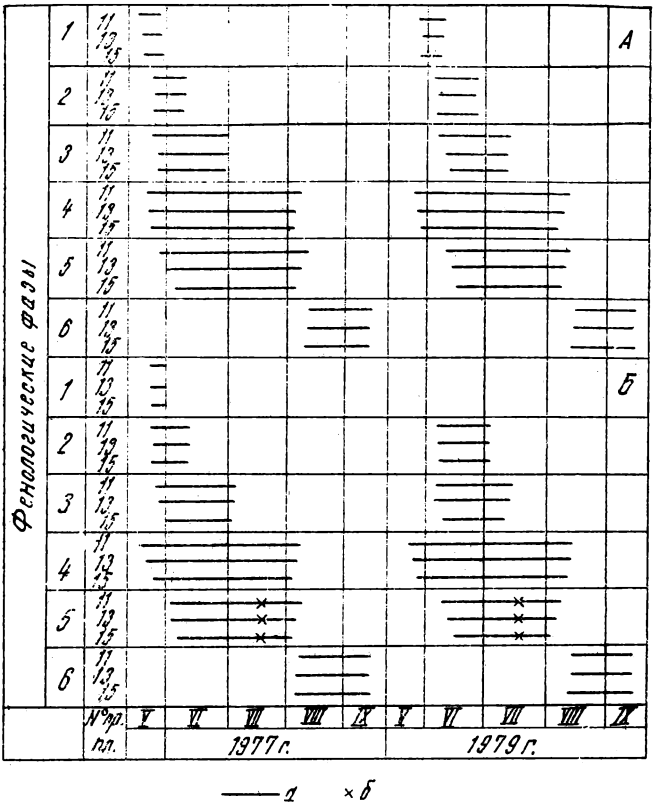


Рис. 2. Сезонное развитие ели (*А*) и пихты (*Б*) в изученных типах леса.

Фенологические фазы: *1* — разлет пыльцы, *2* — набухание почек, развертывание и рост хвои, *3* — прирост в длину побегов, *4* — период активного сокодвижения в камбиальной зоне, *5* — деятельность камбия в стволе, *6* — осеннее расцвечивание и опад хвои. *а* — продолжительность фенофаз, *б* — граница между ранней и поздней древесиной.

прироста боковых побегов у ели и пихты заканчивается формирование ранней древесины и начинается развитие поздней. В это время несколько снижается активность сокодвижения в камбиальной зоне (о чем свидетельствует большее сцепление коры с древесиной). Деятельность камбия у ели и пихты заканчивается в начале фенофазы осеннего расцвечивания и опада хвои. В этот период прекращается видимое сокодвижение в камбиальной зоне. Эти закономерности сезонного развития у ели и пихты проявлялись одинаково, но у пихты соответствующие фенологические изменения (в среднем) наступали немного позже, а заканчивались раньше, т. е. проходили в более короткие сроки. Отмеченная сопряженность фенологических фаз у ели и пихты оставалась относительно постоянной, несмотря на раз-

личия гидротермических условий в вегетационные периоды 1977 и 1979 гг.

Визуальные наблюдения за ростом шишек у ели и пихты показали, что наиболее интенсивно они растут в июне, июле и первой половине августа, т. е. в период деятельности камбия в стволе дерева. За это время шишки вырастают до обычных размеров.

Следует отметить, что различия во времени прохождения фенологических фаз у отдельных деревьев ели и пихты в пределах одного типа леса достигали 7—12 дней. Например, рядом стоящие деревья ели могли находиться и в фазе набухания почек, и в фазе роста побегов и хвои. При этом у ели и пихты фенологические фазы в нижних частях кроны, как правило, наступали на 5—10 дней позже. Различия в прохождении фенологических фаз у ели и пихты между изученными типами леса составили в среднем от 5 до 8 дней. Особенно заметно они проявлялись в фазе набухания почек, начала роста побегов и развертывания хвои. Подобные особенности для ели ранее отмечал И. Н. Елагин [14].

У кедра реактивация камбия наблюдалась в фазе роста побегов и набухания почек. Начало формирования поздней древесины происходило в конце фазы линейного роста хвои на побегах. Наиболее интенсивно формирование годичного слоя древесины у кедра идет в период активного роста побегов и до начала интенсивного прироста хвои. Окончание деятельности камбия приурочено к фазе осеннего расцвечивания и опада хвои.

У березы реактивация камбия в стволе происходит после развертывания листьев, т. е. в начале фазы летней вегетации. При этом у березы (по сравнению с хвойными видами) деятельность камбия начиналась на 4—8 дней позже, а заканчивалась также в фазу осеннего расцвечивания листьев, т. е. приходилась примерно на то же время, что и у пихты. Следует отметить, что после реактивации камбия формирование годичного слоя древесины протекает у березы очень активно и по скорости прироста превосходит этот процесс у темнохвойных видов.

Таким образом, степень активности камбия у основных лесообразователей темнохвойных лесов в течение вегетационного периода достаточно тесно коррелирует с изменениями во внешнем состоянии дерева, что позволяет с определенной достоверностью оценивать деятельность камбия и степень сформированности годичного слоя древесины по прохождению фенологических фаз.

Рассмотрим, как происходило нарастание годичного слоя древесины у деревьев в годы наблюдений. Кривые нарастания древесины у лесообразующих видов в изученных типах леса приведены на рис. 3. После реактивации камбия в стволах деревьев скорость формирования радиального прироста существенно возрастает и поддерживается на высоком уровне вплоть

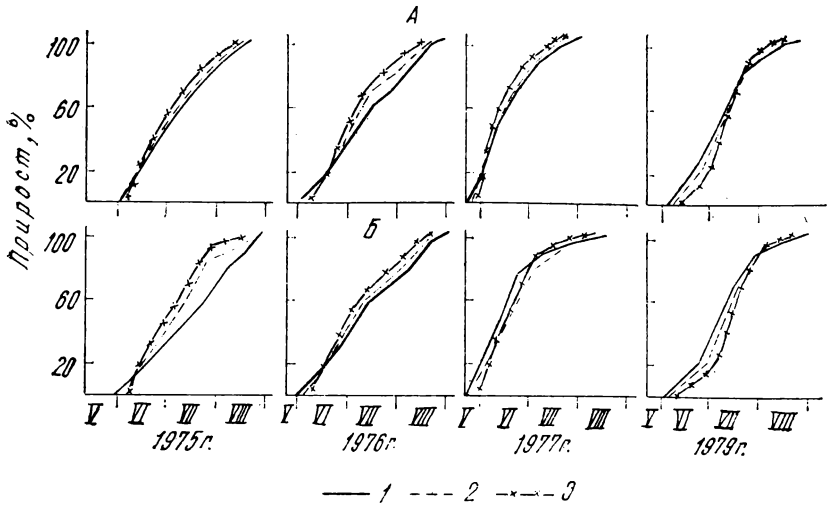


Рис. 3. Ход нарастания годичного слоя древесины у пихты (*А*) и ели (*Б*) в вегетационные периоды 1975—1979 гг., % от текущего.
1 — П-Е п. втр., *2* — Е крп., *3* — К-Е хв. мш.

до завершения формирования трахеид ранней древесины (в среднем II декада июля). С момента начала формирования поздней древесины скорость нарастания годичного слоя заметно снижается. На заключительных этапах деятельности камбия происходит дальнейшее понижение скорости формирования радиального прироста древесины. При этом образование трахеид ксилемы значительно уменьшается, вплоть до прекращения деления клеток камбия. В это время завершаются рост и формирование трахеид, образовавшихся ранее.

Таким образом, анализ приведенных данных свидетельствует о том, что наиболее интенсивное формирование годичного слоя ксилемы у деревьев наблюдается в первую половину вегетационного периода (июнь — II декада июля), когда образуется ранняя древесина. В это время у ели, пихты, кедра и березы нарастает более половины (70—85 %) годичного слоя древесины.

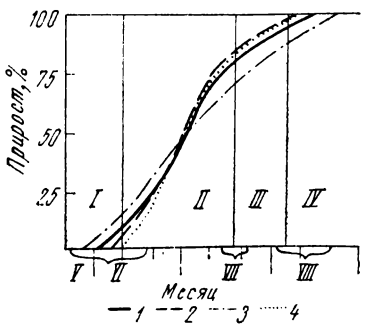


Рис. 4. Усредненные кривые нарастания ксилемы у древесных растений.
1 — ель, *2* — пихта, *3* — кедр, *4* — береза. *I* — *IV* — периоды прироста. Диапазоны сроков начала и окончания деятельности камбия и начала формирования поздней древесины, отмечены фигурной скобкой.

Наблюдения показали, что у ели и пихты деятельность камбия начинается (в среднем за 4 года) с 3 по 8 июня, при этом отклонения по годам у отдельных деревьев составили 10—15 дней, или 37 % от продолжительности всего периода сезонного прироста. Начало формирования поздней древесины происходит в среднем 18—20 июля, при этом отклонения составили 6 дней (15 % периода сезонного прироста). Окончание деятельности камбия у ели и пихты наблюдалось в среднем 12—17 августа, а отклонения по годам и отдельным деревьям составили 12 дней (или 30 % всего периода прироста древесины). Таким образом, сроки начала формирования поздней древесины в различные годы наиболее стабильны.

Сравнение сроков начала и окончания деятельности камбия у ели и пихты в древостоях разных типов леса показывают, что раньше всего реактивация камбия наступает в пихто-ельнике папоротниково-высокотравном, несколько позднее — в ельнике крупнопапоротниковом и в последнюю очередь — в кедро-ельнике хвощово-мшистом, при этом разница в сроках составляет от 6 до 10 дней.

В пределах древостоя одного типа леса деятельность камбия начинается раньше у деревьев I, затем II и, наконец, III ярусов, при этом разница в сроках — от 4 до 6 дней. Окончание деятельности камбия происходит в обратной последовательности, т. е. формирование годичного слоя ксилемы у деревьев заканчивается в первую очередь в менее благоприятных почвенно-гидрологических условиях (К-Е хв. мш.) и в условиях недостаточного освещения (у деревьев III яруса древостоя).

Реактивная камбия у кедра (в К-Е хв. мш.) начинается на 5—9 дней раньше, а у березы на 4—8 дней позже, чем у ели и пихты. Окончание деятельности камбия у кедра наступает на 8—13 дней позже, а у березы на 4—7 дней раньше, чем у ели и пихты.

Сравнение хода нарастания годичного слоя ксилемы у разных древесных видов (рис. 4) показало, что из хвойных наибольшей скоростью формирования прироста древесины характеризуется пихта. У ели она несколько ниже, а период прироста продолжительнее. Кедр отличается более равномерным и продолжительным периодом прироста древесины. У березы скорость прироста сходна с таковой у пихты.

Анализ кривых нарастания годичного слоя древесины у ели и пихты (см. рис. 4) свидетельствует о наличии двух основных периодов — высокой активности камбия, когда формируется ранняя древесина, и пониженной активности, в момент формирования поздней. Однако как показали наблюдения, в пределах периода высокой активности камбия целесообразно выделить время его реактивации, а пониженной активности — время окончания его деятельности. Ниже приводится характеристика этих периодов.

1. В период реактивации камбия продолжительностью до 8 дней формируется 5—8 % величины годичного слоя древесины. Образование первых клеток (трахеид) происходит при определенном сочетании внутреннего состояния дерева и внешних условий среды. В это время ведущими факторами среды являются свет и температура воздуха.

2. В период активного прироста и формирования ранней древесины продолжительностью до 40 дней формируется до 70 % годичного слоя древесины. Наблюдается резкая активизация деятельности камбия по образованию тонкостенных крупных клеток. Работа всех функциональных систем дерева направлена на обеспечение деятельности камбия. Благоприятное сочетание гидротермических факторов и почвенных условий, по-видимому, сокращает время между актами деления клеток камбия.

3. В период спада активного прироста и формирования поздней древесины продолжительностью до 15—20 дней образуется до 20 % годичного слоя древесины. В это время камбий делится реже, а клетки образуются толстостенные, сильно лигнифицированные, что связано, конечно, с перестройкой внутренних процессов. Флуктуации абиотических условий, как правило, не являются ограничивающим фактором, за исключением недостаточной влагообеспеченности. Можно предположить, что величина прироста древесины в это время отчасти определяется ходом формирования радиального прироста в предшествующий момент.

4. В период окончания деятельности камбия продолжительностью до 10 дней формируется 2—5 % прироста годичного слоя древесины. Его наступление, по-видимому, определяется ходом прироста предшествующих периодов и общим ходом сезонного прироста фитомассы дерева в целом.

Анализ кривых, отражающих динамику сезонного прироста древесины у ели и пихты в древостоях разных типов леса (рис. 5, *I*, *А*, *В*), показывает, что формирование годичного слоя в течение вегетационного периода протекает неодинаково. При этом, кроме отмеченных отличий в сроках начала и окончания деятельности камбия, наблюдается некоторое несовпадение локальных подъемов и спадов прироста. Эти различия обусловлены особенностями внутренней среды сообществ.

В пределах древостоя одного типа леса динамика сезонного прироста у ели и пихты разных ярусов, как видно из рис. 5, *II*, *А*, *Б*, оказалась более сходной, чем у одного древесного вида, произрастающего в различных типах леса. Однако и здесь существуют различия в величине прироста и несовпадении отдельных максимумов и минимумов прироста древесины. При этом следует отметить, что у ели и пихты I и II ярусов (в 1977 г.) наблюдалось обильное семеношение. У семеносящих деревьев на 30—52 % снизилась величина годичного прироста

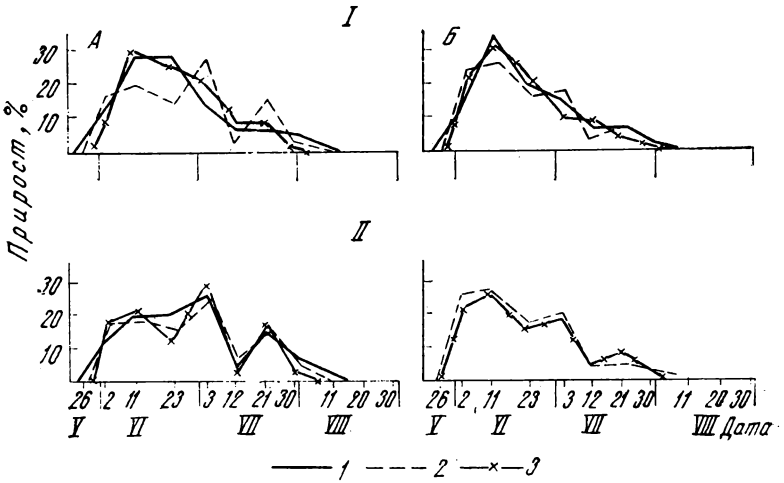


Рис. 5. Кривые сезонного прироста древесины ели (*А*) и пихты (*Б*) в различных типах леса (I) и разных ярусах (II) в Е крп. (по данным 1977 г.).
I: *1* — П-Е п.втр., *2* — Е крп., *3* — К-Е хв. мш.; II: *1—3* — деревья I—III ярусов соответственно.

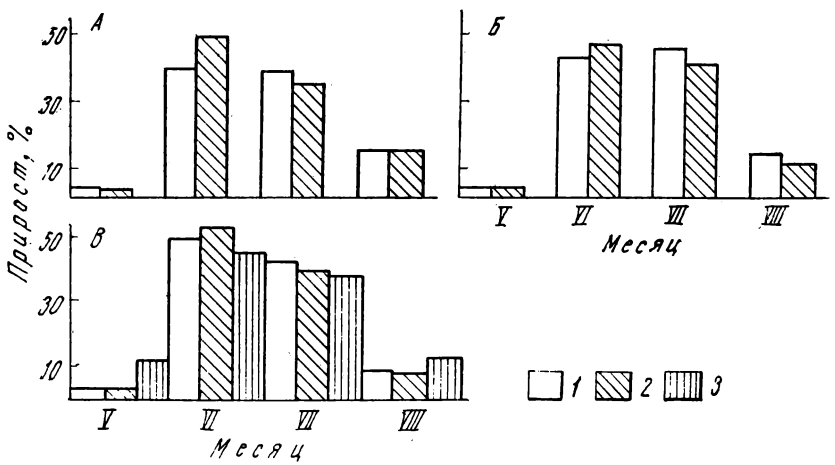


Рис. 6. Динамика прироста ксилемы у темнохвойных деревьев в П-Е п. втр. (*А*), Е крп. (*Б*) и К-Е хв. мш. (*В*) по месяцам, средние данные за 4 года).
1 — ель, *2* — пихта, *3* — кедр.

по сравнению с предыдущим годом и на 5—8 % уменьшилось содержание в годичном слое поздней древесины [9, 11]. Несмотря на это, процесс семеношения не оказал заметного влияния на относительную скорость сезонного прироста древесины.

Рассмотрим ход сезонного прироста древесины у ели, пихты и кедра в различные месяцы (рис. 6). Максимальная величина радиального прироста (приводятся средние данные за 4 года) у ели (44 %) и пихты наблюдается в июне, причем у пихты величина сформировавшегося годичного слоя древесины на 4—7 % выше, чем у ели. В июле величина прироста древесины у ели во всех типах леса была больше, чем у пихты, на 2—5 %. В пределах древостоя одного типа леса величина прироста в мае и августе была примерно одинаковая. Из рис. 6 видно, что с ухудшением почвенно-гидрологических условий (от П-Е п. втр. к К-Е хв. мш.) у ели и пихты наблюдается увеличение доли прироста древесины в самые теплые месяцы вегетационного периода (июнь, июль), а в мае и августе — уменьшение. У кедра, в отличие от ели и пихты, увеличивается доля радиального прироста, формирующегося в мае (за счет более раннего начала деятельности камбия) и августе (за счет более позднего окончания его деятельности).

Существенные различия в скорости радиального прироста у деревьев отмечались по месяцам в годы наблюдений, разные по гидротермическому режиму вегетационных периодов. Средние данные по лесообразующим видам приведены в табл. 2. Радиальный прирост у ели и пихты в мае наблюдался только в 1977 г. Тогда же величина прироста древесины у этих видов, сформировавшегося в июне, была в 1,7 и 1,9 раза больше, чем в 1975 и 1976 гг., и в 3,3 и 1,9 раза больше, чем в 1979 г. Наибольший прирост древесины был в июле 1979 г., а наименьший в 1977 г. В августе большие величины прироста у ели и пихты наблюдались в 1975 и 1976 гг.

Отмеченные особенности формирования радиального прироста древесины у темнохвойных деревьев показывают, что процесс нарастания годичного слоя древесины в течение периода роста подвержен значительным флюктуациям. Это указывает на достаточно высокую чувствительность активности камбия темнохвойных деревьев к ходу гидротермических факторов текущего вегетационного периода.

Действительно, сравнивая формирование годичного слоя древесины (в зависимости от количества дней с начала деятельности камбия) у ели и пихты (рис. 7), можно видеть, что продолжительность периода прироста, скорость формирования годичного слоя в отдельные периоды значительно различались по годам. Наибольшая продолжительность деятельности камбия отмечалась в вегетационном периоде 1975 и 1976 гг. (у ели — от 74 до 85, у пихты — от 67 до 79 дней), а наименьшая — в 1977 и 1979 гг. (у ели — от 61 до 70 дней, у пихты — от 57

Таблица 2

Прирост древесины основных лесообразователей темнохвойных лесов по месяцам, % от годичного

Порода	Май				Июнь			
	1975	1976	1977	1979	1975	1976	1977	1979
Ель	—	—	8,7	—	41,3	42,0	72,0	21,7
Пихта	—	—	11,0	—	47,3	43,3	71,0	36,0
Кедр	—	—	18,0	—	Нет свед.	Нет свед.	49,0	39,0
Береза	Нет свед.	Нет свед.	—	—	»	»	68,0	38,0

Порода	Июль				Август			
	1975	1976	1977	1979	1975	1976	1977	1979
Ель	40,7	35,0	25,3	67,3	18,0	23,0	1,0	11,0
Пихта	38,0	37,7	17,3	59,3	14,7	19,0	0,7	9,0
Кедр	Нет свед.	Нет свед.	28,4	46,0	Нет свед.	Нет свед.	5,0	15,0
Береза	»	»	31,0	56,5	»	»	1,0	5,5

Примечание. Прочерк — прирост у деревьев не начался.

до 67 дней). Наибольшая скорость радиального прироста как у ели, так и у пихты, особенно в первой половине вегетационного периода, наблюдалась в 1977 г., а наименьшая — в 1979 г.

Таким образом, процесс формирования годичного слоя древесины у деревьев характеризуется сроками начала и окончания деятельности камбия, ее интенсивностью, продолжительностью периода прироста, скоростью радиального прироста и ее изменениями в отдельные периоды ростовой активности. Особенности сезонного прироста, связанные с динамикой экологических факторов, определяют величину и структуру годичного слоя древесины. Сезонные кривые, отражающие нарастание годичного слоя ксилемы у изученных древесных видов, представляют собой типичную «кривую большого периода роста». Характер этой кривой изменяется в зависимости от вида растения, условий местообитания и гидротермического режима текущего вегетационного периода.

Различия метеорологических обстановок вегетационных периодов в годы наблюдений позволили проследить ход сезонного прироста древесины при разных гидротермических условиях. Изучали влияние следующих гидротермических показателей: X_1 — атмосферные осадки (данные по метеостанции «Висим»), X_2 — запас влаги в 30-сантиметровом слое почвы, X_3 — сумма средних суточных температур ($\Sigma t_{ср.\ сут}$), X_4 — сумма активных

Таблица 3

Коэффициенты корреляции (r) и корреляционного отношения (η) между динамикой сезонного радиального прироста у основных лесообразователей по типам леса и гидротермическими факторами

Пр. пл. / Тип леса	Вид дерева	r					
		X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6
11 / П-Е п.вгр.	Ель	0,339	—0,229	0,707	0,694	0,357	0,354
	Пихта	0,183	—0,316	0,777	0,761	0,275	0,261
13 / Е. крп.	Ель	0,222	—0,462	0,798	0,811	0,423	0,383
	Пихта	0,207	—0,463	0,756	0,768	0,298	0,260
15 / К-Е хв.мш.	Ель	0,187	—0,310	0,807	0,838	0,449	0,473
	Пихта	0,235	—0,235	0,776	0,778	0,304	0,328
	Кедр	0,351	—0,320	0,287	0,240	—0,057	—0,135
	Береза	0,575	—0,252	0,467	0,409	0,162	0,171
Пр. пл. / Тип леса	Вид дерева	η					
		X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6
11 / П-Е п.втр.	Ель	0,363	0,236	0,717	0,696	0,529	0,508
	Пихта	0,263	0,327	0,784	0,783	0,419	0,380
13 / Е крп.	Ель	0,257	0,536	0,803	0,819	0,446	0,419
	Пихта	0,281	0,513	0,770	0,788	0,392	0,363
15 / К-Е хв. мш.	Ель	0,230	0,314	0,807	0,842	0,484	0,486
	Пихта	0,288	0,291	0,784	0,798	0,459	0,429
	Кедр	0,353	0,339	0,368	0,683	0,161	0,436
	Береза	0,630	0,305	0,565	0,507	0,441	0,660

температур ($\Sigma t_{акт}$), X_5 — температура почвы на глубине 10 см, X_6 — температура почвы на глубине 20 см.

Результаты корреляционного анализа показали (табл. 3), что между сезонным приростом и суммами температур (средних суточных и активных), взятыми за период формирования годичного слоя древесины у основных лесообразователей темнохвойных лесов, обнаруживается высокая положительная связь. Связь прироста с температурой почвы на глубине 10 и 20 см оказалась ниже. Зависимость сезонного прироста от атмосферных осадков и динамики влагозапасов в наиболее насыщенном корнями древесных растений 30-сантиметровом слое почвы была также ниже и в ряде случаев оказалась недостоверной. При этом связь сезонного прироста с влагозапасами почвы отрицательная во всех лесорастительных условиях.

Установленные корреляции между динамикой сезонного прироста древесины у ели и пихты в разных типах леса и изученными гидротермическими показателями, как видно из табл. 3, имели достаточно близкие значения. Это позволяет сделать

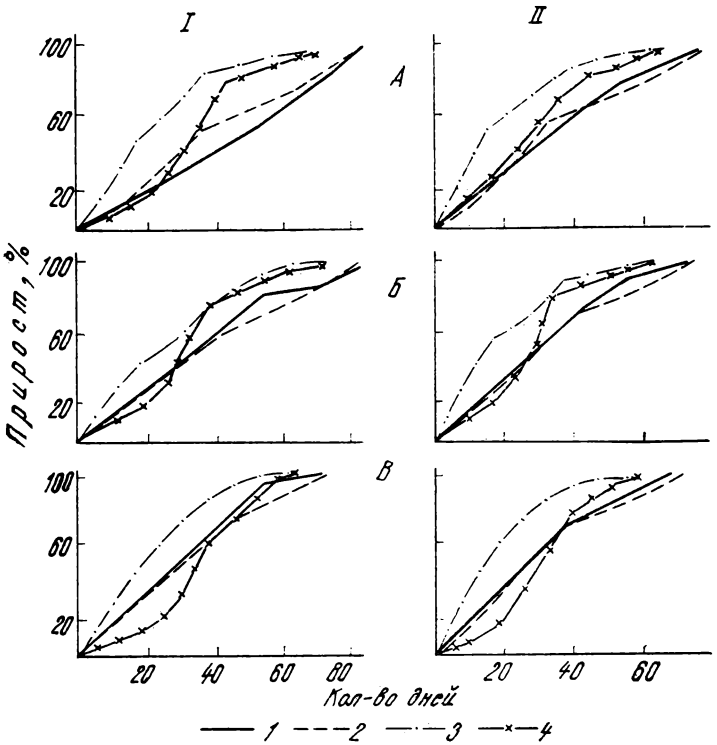


Рис. 7. Продолжительность формирования прироста древесины у ели (I) и пихты (II) в П-Е п. втр. (*А*), Е крп. (*Б*) и К-Е хв. мш. (*В*) в годы наблюдений: *1* — 1975, *2* — 1976, *3* — 1977, *4* — 1979.

вывод о том, что данные древесные виды, несмотря на сложность пространственной и возрастной структуры древостоев, а также на различия в скорости нарастания годичного слоя ксилемы, адекватно реагируют на изменения условий внешней среды, т. е. кривая сезонного прироста ели и пихты в основном отражает флюктуации погоды в течение вегетационного периода.

Рассмотрение хода формирования годичного слоя древесины у ели и пихты в разных лесорастительных условиях в зависимости от суммы активных температур в годы наблюдений позволяет утверждать, что реактивация камбия, например у ели (рис. 8), начиналась при достижении $\Sigma t_{акт}$ в приземном слое воздуха 40—60 °С и температуры почвы на глубине 20 см 3—4 °С. Окончание деятельности камбия происходило при значениях $\Sigma t_{акт}$ от 760 до 950 °С и температуры почвы 8—11 °С. При этом в 1977 и 1979 гг. формирование годичного слоя древесины завершилось при $\Sigma t_{акт}$ 760—850 °С, а в 1975 и 1976 гг.— от 860 до 950 °С. Как видно из рис. 8, формирование годичного

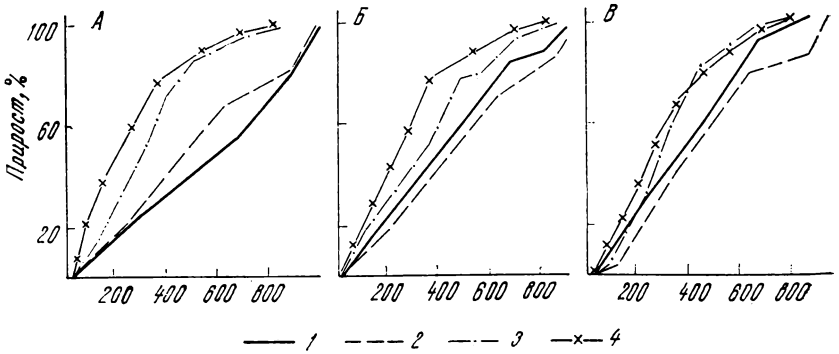


Рис. 8. Нарастание годичного слоя древесины у ели в зависимости от суммы активных температур в П-Е п. втр. (*А*), Е крп. (*Б*), К-Е хв. мш. (*В*) в годы наблюдений: *1* — 1975, *2* — 1976, *3* — 1977, *4* — 1979.

слоя древесины может протекать при достаточно широком диапазоне температур (т. е. одна и та же относительная величина прироста формировалась при разных значениях $\Sigma t_{акт}$ в разные годы). Однако с ухудшением лесорастительных условий от П-Е п. втр. к К-Е хв. мш. диапазон температур уменьшается, т. е. возрастает влияние на формирование сезонного прироста древесины других факторов (в частности, почвенной среды).

Для оценки комплексного влияния гидротермических показателей на динамику сезонного прироста древесины ели и пихты был применен факторный анализ. В результате анализа шести гидротермических показателей (см. табл. 3) выделено два основных интегральных фактора, объясняющих до 76 % всего варьирования переменных. Максимальный вклад (корреляция) исходных гидротермических показателей в интегральные факторы позволил дать им следующую интерпретацию: 1-й фактор — температурные условия в текущий вегетационный период (вклад в общую дисперсию составил 52—56%), 2-й фактор — влагообеспеченность в текущий период (доля его участия составила от 17 до 23%). При этом роль выделенных факторов была непостоянна в течение периода прироста и определялась их различным сочетанием (рис. 9). Наибольший вклад 1-го фактора отмечался в мае и июне, а в июле и августе вклад обоих факторов был примерно одинаков. Сопоставление графических моделей 1-го и 2-го факторов и сезонного прироста древесины у ели и пихты, приведенное на примере Е крп., показало значительное сходство кривых сезонного радиального прироста и 1-го фактора. Таким образом, можно утверждать, что установленная высокая связь сезонного прироста с суммами температур не случайна. Термические условия также в основном определяли флюктуации микроклимата в этих сообществах.

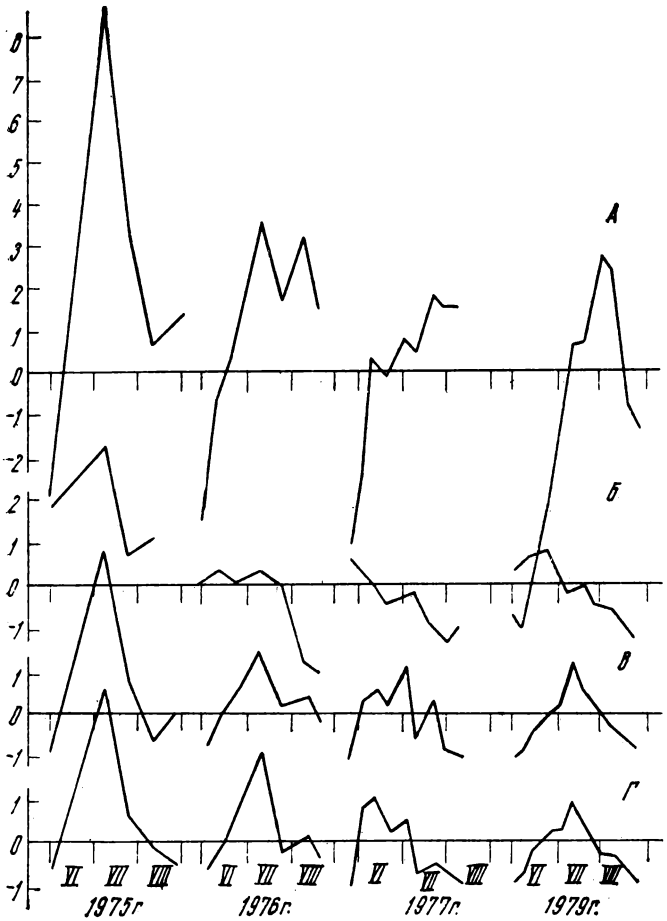


Рис. 9. Динамика температурных условий (*А*), режима влагообеспеченности (*Б*) и сезонного радиального прироста ели (*В*) и пихты (*Г*) в Е крп.

Резюмируя сказанное выше, можно сделать следующие основные выводы. Наибольшая скорость формирования годичного слоя древесины наблюдается у пихты, а наименьшая — у кедра. У березы скорость прироста ксилемы сходна с таковой у пихты. Более высокий темп нарастания ксилемы характерен для деревьев III яруса и произрастающих в сырых местообитаниях (К-Е хв. мш.), а наименьший — у деревьев I—II ярусов и произрастающих в свежих условиях местообитания (П-Е п. втр.).

Выявлена сопряженность между внешними фенологическими изменениями и степенью активности камбия, что позволяет по

внешнему состоянию дерева судить о состоянии камбия и сформированности годичного слоя древесины.

Ход сезонного прироста древесины у ели и пихты в разных типах леса определяется особенностями внутренней среды и проявляется независимо от метеорологических условий вегетационного периода конкретного года.

Обильное семеношение у ели и пихты уменьшает величину и изменяет структуру годичного слоя древесины, но не оказывает заметного влияния на скорость сезонного прироста.

Основным фактором, определяющим сроки реактивации камбия у древесных растений в разных типах леса, является температурный режим воздуха и почвы. Окончание деятельности камбия в большей степени связано с внутренними факторами, чем с гидротермическими. Комплексная оценка климатических факторов показала, что изменения кривой сезонного прироста на 71—76 % обусловлены температурным режимом воздуха и влагообеспеченностью почвы в текущий период. При этом температура является ведущим фактором. Установленные закономерности позволяют утверждать, что скорость формирования прироста древесины ели и пихты — надежный индикатор режима гидротермических факторов. Особенно четко это прослеживается в период после реактивации камбия до начала формирования поздней древесины, т. е. во время активного прироста, когда формируется до 70—80 % годичного слоя. Поэтому считаем, что для целей дендроклиматического анализа лучше использовать гидротермические показатели за период, составляющий 0,6—0,8 времени сезонного прироста древесины. Для района Среднего Урала — это III декада мая — II декада июля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Свердловской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1962. 193 с.

2. Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1966. 127 с.

3. Борщева Н. М. Дендроклиматический анализ радиального прироста ели Шренка в горах северного Тянь-Шаня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

4. Буяк А. В. Прирост древесины ели обыкновенной в зависимости от интенсивности семеношения // Лесоведение. 1975. № 5. С. 52—58.

5. Ваганов Е. А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 94 с.

6. Ваганов Е. А., Шашкин А. В., Свидерская И. В., Всоцкая Л. Г. Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука, 1985. 100 с.

7. Вихров В. Е., Енькова Е. И. Динамика вегетационного прироста древесины рано- и позднораспускающихся форм дуба в связи с условиями произрастания // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1953. Т. 9. С. 5—28.

8. Гортинский Г. Б., Тарасов А. И. Сравнительная характеристика сезонного прироста сосны и ели в некоторых типах леса // Лесн. журн. 1977. № 4. С. 151—153.

9. Горячев В. М. Сезонный рост лесообразующих пород в основных типах леса Висимского заповедника // 10 лет Висимскому государственному заповеднику. Свердловск, 1981. С. 23—25.

10. Горячев В. М. О связи текущего радиального прироста с морфометрическими характеристиками деревьев в темнохвойных лесах // Восстановительная и возрастная динамика таежных лесов Среднего Урала. Свердловск, 1987. С. 143—153.

11. Горячев В. М. Влияние экологических факторов на сезонный радиальный прирост деревьев в южнотаежных лесах Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1988.

12. Гоциридзе Л. А. Особенности деятельности камбия ели восточной в связи с возрастом, условиями местообитания и климатом вегетационного периода // Тр. Тбил. ин-та леса. 1968. Т. 17. С. 303—319.

13. Данилов Д. Н. Влияние плодоношения на структуру годичного слоя у ели (*Picea excelsa* Link) // Ботан. журн. 1953. Т. 38. № 3.С. 367—377.

14. Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1976. 227 с.

15. Зубарева Р. С., Горячев В. М. Пространственная структура южнотаежных низкогорных лесов Среднего Урала // Исследование природы в заповедниках Урала. Свердловск, 1987. С. 22—25.

16. Иванов Л. А. Анатомия растений. Л.: Гослестехиздат, 1935. 226 с.

17. Кайрюкштис Л. А., Юодвалькис А. И. Особенности сезонного роста деревьев в свете дендрохронологических и дендроклиматических исследований// Лесоведение. 1970. № 3. С. 29—34.

18. Кайрюкштис Л. А., Юодвалькис А. И. Особенности сезонного формирования годичных слоев в связи с климатическими условиями // Дендроклиматология и радиоуглерод: Материалы 2 Всесоюз. совещ. по дендрохронологии и дендроклиматологии. Каунас, 1972. С. 27—31.

19. Кищенко И. Т. Сезонный рост сосны в южной Карелии в связи с экологическими факторами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1980.

20. Колесников Б. П. Среднеуральский горно-лесной биогеоценологический стационар в 1974 году // Информационные материалы Среднеуральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам работ 1974 г. Свердловск, 1975. С. 3—14.

21. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 175 с.

22. Колищук В. Г. Исследование прироста деревьев и древостоев ели // Всесоюзное совещание по биогеоценологии и методам учета первичной продукции и еловых лесах. Петрозаводск, 1973. С. 16—17.

23. Колищук В. Г., Петриев О. Н., Половников Л. И. Прирост ели, его структура, динамика и обусловленность // Биоэкологические основы дендрохронологии. Вильнюс; Ленинград, 1975. С. 39—42.

24. Кондраков Ю. П. К изучению периодичности вспышек массового размножения сибирского шелкопряда // Исследование по защите лесов Сибири. М.: Наука, 1965. С. 98—111.

25. Крамер Пол. Д., Козловский Теодор Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.

26. Лобжанидзе Э. Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. 156 с.

27. Лобжанидзе Э. Д., Бариашвили И. Г. Влияние месторасположения дерева ели восточной в древостое на радиальный прирост и анатомическую структуру древесины // К III Всесоюзной конференции по дендроклиматологии: Дендроклиматические исследования в СССР. Архангельск, 1978. С. 135.

28. Мазепа В. С. Метод расчета индексов годичного прироста обобщенного дендроклиматологического ряда. Экология. 1982. № 3. С. 21—27.

29. Миронов Б. А. Влияние гидротермического режима почвы на

сезонное развитие и рост сосны и березы в лесах Ильменского заповедника // Экология. 1976. № 1. С. 36—41.

30. Миронов Б. А. Особенности сезонного и годичного роста сосняков Ильменского заповедника // К III Всесоюзной конференции по дендроклиматологии: Дендроклиматические исследования в СССР. Архангельск, 1978. С. 97.

31. Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 488 с.

32. Молчанов А. А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М.: Наука, 1967. 102 с.

33. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Изучение прироста главнейших древесных пород. М.: Наука, 1967. 95 с.

34. Нарышкин М. А. Прирост ели в зависимости от уровня грунтовых вод и некоторых метеорологических факторов // Тр. лаб. лесов АН СССР. 1961. Т. 13. Лесная климатология и гидрология. С. 93—114.

35. Перелыгин Л. М. Строение древесины. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 136 с.

36. Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1966. 332 с.

37. Прокаев В. И. Физико-географическое районирование. М.: Просвещение, 1983. 176 с.

38. Раскатов П. Б. Ход прироста дуба в течение вегетационного периода в различных экологических условиях // Науч. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та. 1946. Т. 9. С. 24—39.

39. Самцов А. А. Влияние некоторых факторов внешней среды на формирование прироста древесины ствола сосны обыкновенной // Изв. АН БССР. Сер. биол. новости. 1979. № 6. С. 31—36.

40. Сапожникова С. А. Микроклимат и местный климат. Л.: Гидрометеоиздат, 1950. 240 с.

41. Смирнов В. В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964. 167 с.

42. Смирнов В. В. Первичная биологическая продуктивность еловых и производных от них фитоценозов европейской части СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 1971.

43. Таранков В. И. Микроклимат лесов Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1974. 222 с.

44. Турков В. Г., Колесников Б. П. Очерк природы Висимского государственного заповедника // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1977. С. 5—46.

45. Усова Д. А. Динамика роста хвойного подроста в связи с микроклиматическими условиями в средней подзоне тайги: Автореф. дис. ... канд. с.-х наук. М., 1974.

46. Уткин А. И. Биологическая продуктивность // Лесоведение и лесоводство. М., 1975. Т. 1. С. 9—189.

47. Шиятов С. Г. Дендрохронология, ее принципы и методы // Проблемы ботаники на Урале. Свердловск, 1973. Вып. 6. С. 53—81.

48. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины М.; Л.: Наука, 1954. 337 с.

49. Eggler W. A. Radial growth in nine species of trees in southern Lovisiana // Ecology. 1955. V. 36, N 1. P. 130—136.

50. Fritts H. C. An analizis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954—1955 // Ecology. 1958. V. 39, N 4. P. 705—720.

51. Fritts H. C. The relation of radial growth to maximum and minimum temperatures in three tree spicies // Ecology. 1959. V. 40, N 2. P. 261—265.

52. Fritts H. C. Multiple regression analysis of radial growth in individual trees // Forest Sci. 1960. V. 6, N 4. P. 334—349.

53. Glok W. S. Growth rings and climat // Bot. Rev. 1955. V. 21, N 1—3. P. 73—188.

54. Haasis F. W. Diametral changes in tree trunks. Washington: Carn. Inst. Wash. Pabl., 1934. N 450. 103 p.
55. Kaufman C. M. Growth of horizontal roots, height and diameter of planted Slash pine // Forest Sci. 1968. V. 14, N 3. P. 265—274.
56. Kozlowski T. T. Water relations and growth of trees // J. Forestry. 1958. V. 56, N 7. P. 498—502.
57. Kozlowski T. T. Growth characteristics of forest trees // J. Forestry. 1963. V. 61, N 9. P. 665—662.
58. Kozlowski T. T., Peterson T. A. Seasonal growth of dominant, intermediate and supressed red pine trees // Bot. Gas. 1962. V. 124, N 9. P. 146—154.
59. Ladefoged K. The periodicity of wood formation // Det. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Shrift. Dan. Biol. 1952. V. 7, N 3. P. 1—98.
60. Larson P. P. Some indirect effects of environment on wood formation // Formation of wood forest trees. N. Y.; L., 1964. P. 345—365.
61. Newell A. C. Wood and Limber. Peoria Illinois. 1927. 211 p.
62. Riemer C. W. Growth correlation in five species of decidious trees // Butler Univ. Bot. Stud. 1949. V. 9. P. 43—59.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

Н. А. ШЛЫКОВА

ДИНАМИКА ФИТОМАССЫ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА НА РАННИХ ЭТАПАХ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПИХТО-ЕЛЬНИКА ТРАВЯНО-ЛИПНЯКОВОГО

Нами исследованы начальные стадии восстановления пихто-ельника липнякового[1], относимого к лесам травяной группы [13]. Присутствие этого типа леса южной тайги отражает особенность горных уральских лесов — преобладание в покрове травянистых видов над кустарничковыми [22]. Данная особенность делает леса травяной группы удобной моделью для сравнительного изучения годичного прироста древостоя и травянистой растительности [3]. Фитомасса травяно-кустарничкового яруса равна годичной продукции. Однако возникают осложнения в связи с тем, что некоторые части растений живут дольше одного года [27]. Продуктивность коренных лесов разных типов, принадлежащих к травяной группе, изучена в Висимском заповеднике [1, 2, 36]. Продукция травяно-кустарничкового яруса в пихто-ельнике папоротниково-высокотравном Висимского заповедника составила 11—14 ц/га (в абсолютно сухом состоянии), а средний за последние 10 лет прирост древостоя (имеется в виду только стволовая древесина) 13—17 ц/га. В Висимском заповеднике исследован взятый нами на контроль коренной тип пихто-ельника липнякового. Выбранные нами молодняки в Кузинском лесничестве Билимбаевского лесхоза по лесорастительному районированию [16] относятся к тому же южнотаежному округу среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области, что и коренные леса Висимского заповедника. Пробные площади в Кузинском лесничестве характеризуют послерубочные сообщества пихто-ельника липнякового. Пр. пл. 1 пройдена концентрированной рубкой

[1] Р. С. Зубарева называет его ельником травяно-липняковым [14], в более ранней работе [13] — ельником липняковым, как и авторы монографии по Свердловской области [16], а Б. П. Колесников [15] — пихто-ельником липняковым, подчеркивая бидоминантность древостоев.

в 1960 г., 2 — в 1952 г., 3 — в 1941 г. Пр. пл. 1—3 находятся в кв. 81; 4 — 71; 5 — 68; 6 — 49 Кузинского лесничества (номера кварталов приводятся по данным лесоустройства 1978 г.), 7 — в кв. 85 Висимского заповедника (по данным лесоустройства 1976 г.).

Используя общепринятые методики [35, 28, 29, 9, 10, 17, 20, 23, 26], мы применили одноразовый укос с общей площади 10 м². Около 40 площадок размером 50×50 см равномерно распределялись по пробной площади. Сезонная динамика не учитывалась, так как биотопическая изменчивость в ряде случаев может перекрывать сезонную [8]. Местоположение площадок менялось. Растения срезали в пределах площадки на уровне земли и разбирали по видам. Потом их сушили при 105 °С до абсолютно сухого состояния. Все растения определяли по «Флоре СССР» [34] и определителям, вышедшим за последнее время [18, 21, 31, 32, 33].

Учет приурочивался к пику продукции. По данным В. Н. Голубева [11], почти полное окончание роста всех вегетативных частей надземного побега совпадает с периодом массового цветения растения. Массовый пик продукции, по нашим наблюдениям, приходится на июль, когда цветет большинство летнезеленых видов.

Выберем из табл. 1 виды, сохраняющие отчасти фитомассу прошлого вегетационного сезона. Гудайера ползучая — единственнная в СССР зимнезеленая орхидея. Листья у нее зимуют и отмирают лишь весной следующего года, а иногда и на третий год, поэтому стебель у основания имеет много вялых, но хорошо сохранивших форму листьев [5]. У копытня листья сохраняются зелеными 14—16 мес до середины следующего лета (под пологом — до июня — августа, на освещенных местах они отмирают в мае). Годичный прирост его составляет 1/3 от фитомассы [4]. У растений с розеточными и полурозеточными побегами надземная часть живет больше одного года (у вероники лекарственной до следующего вегетационного сезона сохраняются прикорневые листья) [24]. Частично сохраняют фитомассу прошлых лет вегетации кустарничек линнея северная и вечнозеленый плаун баранец обыкновенный. У осоки пальчатой прошлогодние листья почти полностью отмирают к началу июля [7]. Верхушки листьев осоки большехвостой в конце июля подсыхают на 20 % поверхности. Перезимовавшие листья полегают и отмирают после второго вегетационного сезона в сентябре [19]. Масса раннелетнего гемиэфемероида адоксы мускусной может быть учтена не полностью, так как надземная часть рано отмирает. В целом этот срок растянут на 2,5—5 мес., но зависит от погоды [6]. Из табл. 1 видно, что фитомасса перечисленных видов незначительна. Из них только осока большехвостая является доминантом и может исказить в сторону увеличения данные годичного прироста. На пр. пл. 1 в 1983 г. ее

фитомасса 5,77 г/м² составила 15 % от общей, на пр. пл. 2 в 1986 г. с массой осоки 7,73 г/м² — 20 %.

Наблюдая три года три пробные площади в молодняках (табл. 2, пр. пл. 1, 2, 3), мы можем вывести закономерности динамики между этими стадиями, отличающимися друг от друга на 10 лет, и коренной. Фитомасса возрастных стадий нашего ряда (см. табл. 2) от 0,77 ц/га — самого низкого значения, отмеченного на пр. пл. 3, доходит до 11 ц/га на условно-коренной стадии (см. табл. 2, пр. пл. 6) и сопоставима с самой большой из отмеченных в литературе фитомассой сложных ельников [3]. Такая значительная фитомасса дополняется весенним пиком продукции. Весенний эфемероид ветреница алтайская (табл. 3) создает фитомассу 0,035—0,58 ц/га и может выступать как изолированный во времени доминант. Динамика подпологовой растительности требует более дифференцированного анализа в связи с резкой мозаичностью [12]. Это методическое соображение заставило нас привлечь материалы геоботанического картирования. С возрастом в молодняках увеличивается сомкнутость древесного полога. Об этом можно судить по нарастанию доли площади, занятой мертвопокровной парцеллой (см. рисунок). Когда этот показатель достигает наивысшей величины (48 % на пр. пл. 3), мы видим провал на кривой продуктивности. Затенение создают сильно сомкнутые группировки жердняка ели и пихты. Е. П. Смолоногов и А. М. Шихов [25] выделяют фазу интенсивного роста древостоя именно в период 40—50 лет для ельника липнякового подзоны темнохвойно-широколиственных лесов. Уиттекер пишет [27], что при переходе от молодых лесов к стадии спелых видовое разнообразие может уменьшиться в связи с увеличением затенения. На пр. пл. 1 фитомасса достигает того же уровня, что и в коренном типе (см. табл. 2), но видов в молодняке гораздо больше (см. табл. 1). В условно-коренных (пр. пл. 5, 6) и коренном типах (пр. пл. 7) мертвопокровная парцелла не выражена (меньше 1 %). В условно-коренных сообществах, где имеются окна из-за распада древостоя, продукция еще больше, чем в коренном типе, за счет высокотравных группировок (см. табл. 1) [22]. Фитомасса ветреницы алтайской (см. табл. 3) здесь тоже больше, чем в молодняках, а меньше всего она на пр. пл. 3. В Кузинском лесничестве В. П. Фирсова с соавторами [30] отмечают наибольшую фитомассу (10—11 ц/га) тоже в условно-коренных сообществах папоротниково-высокотравного и липнякового типов.

В восстановительном ряду происходит смена доминантов. В молодняках доминируют (берется по одному преобладающему виду на разных стадиях) осока большехвостая, сныть обыкновенная, бор развесистый, вейник (см. табл. 1); в коренном сообществе — щитовник австрийский, как и в других коренных сообществах, не затронутых деятельностью человека (папорот-

Фитомасса летнезеленых видов растений травяно-кустарничкового яруса 5—7 в разные годы

Русское название вида	1		
	1983	1985	1986
Адокса мускусная	0		0,01
Аконит высокий	0,87	1,78	3,13
Баранец обыкновенный	0,01		
Бодяк огородный			
Бодяк разнолистный	0,07	0,10	0,25
Бор развесистый	3,20	4,05	5,29
Буквица лекарственная		0	
Валериана аптечная	0,12	0,89	2,36
Василистник малый	0,01	1,32	1,57
Вейник Лангсдорфа			
Вейник тростниковый *	0,40	1,76	
Вейник тупочешуйный *	5,29	7,13	6,64
Вероника дубравная	0,38	0,90	0,47
Вероника лекарственная		0,01	
Воронец колосистый	0,20		
Вороний глаз четырехлистный	0,01	0,05	0
Герань лесная	0,68	0,43	0,58
Голокучник трехраздельный	0,04	0,03	0,01
Горицвет кукушкин		0	0,01
Горошек заборный	0,06	0,26	0,15
Гравилат речной			
Гроздовник			0
Грушанка малая		0,28	0,25
Гудайера ползучая			
Диплазиум сибирский			
Дудник лесной	0,18	0,32	0,02
Ежа сборная	0,12	0,19	0,16
Живокость высокая		0,01	
Живучка ползучая	0,72	0,83	0,34
Звездчатка Бунге	0,56	1,70	2,04
Звездчатка длиннолистная			
Звездчатка ланцетолистная	3,45	7,44	8,23
Зверобой четырехгранный		0,01	
Земляника обыкновенная	0,22	0,31	0,29
Золотая розга	2,77	0,74	0,56
Иван-чай узколистный	0,01		
Какалия копьевидная			0
Кислица обыкновенная	0,56	1,11	0,65
Копытень европейский	0,54	1,12	1,51
Коротконожка перистая			0
Костяника арктическая			
Костяника обыкновенная	0,17	0,52	0,05
Костяника хмелелистная			
Кочедыжник женский	0,43		4,26
Крестовник дубравный	0,06	0,20	2,38
Купальница европейская	0,18	0,48	0,31
Линнея северная	0,02	0,02	
Лютик бореальный			0,14
Лютик однолистный	0,07	0,07	0,18

Таблица 1

пихто-ельника липнякового восстановительного ряда развития на пр. пл. 1—3, (абс. сух. масса), г/м²

2			3			5	6	7
1983	1985	1986	1983	1984	1985	1987	1984	1977
0		0				0,01	0,06	
0,13		0,36	1,96	0,47	0,22	15,79	10,48	0,14
						1,02		
0,28			0,11	0,02	0,09	0,08	0,42	
2,39	4,05	5,19				4,48	20,42	
0,22	0,44	0			0	0,18	1,18	
0,76	0,01	0,95				0,01	2,16	
	0,24					1,22	3,67	0,39
3,31	0,97	3,05						1,90
6,01	2,99	7,11	2,05	1,12	1,72	14,83	14,28	14,32
0,26	0,93	0,19	0,13	0,11	0,25			
			0,12	0,06				
	0,01	0	0,02		0,03	0,08	0,13	0,01
0,24	0,36	0,91			0	0,16	0,97	0,24
	0,02		0,01	0,03		0,02		0,29
0								
			0,15		0,02	0,28		
0	0	0						
					0,18			
								0
								1,95
							5,21	
		0,09		0,03	0,02			
0,09		0	0,03	0,02	0,31	0,35	0,67	
0,16	0,72	0,04	0		0	0,75	1,92	1,21
								0
0,74	1,25	1,58		0,16	0,30	0,86	2,82	0,01
0,13	0,02	0						
0,36	0,77	0,38	0,13	0,05	0,16	0,03	0,02	
1,04	0,37	0,37	1,17	0,56	0,45	0,08	0,07	
0,10		0,12						0
0,01							0,22	
0,24	0,98	1,40	0,99	0,88	1,57	2,60	3,60	5,36
0,19	0,38	0,42	0,17	0,17	0,13	1,21	2,75	0,10
		0,86			0,03	0,72		
								0,01
	0,42	0,07		0,13	0,06	0,59	0,07	
								0,04
	0,20					0		
						0,87		
			0,45					
	0		0,01	0,01	0			1,12
					0,01		0,02	

Русское название вида	1		
	1983	1985	1986
Майник двулистный	0,45	0,95	0,55
Манжетка	0,07	0,11	
Марьянник луговой			
Медуница неясная	0,59	1,12	0,69
Незабудка лесная	0,37	0,33	0,66
Одноцветка крупноцветная		0	
Ожика волосистая	0,23	0,45	0,17
Осока большехвостая	5,77	4,15	5,28
Осока влагалищная			
Осока пальчатая	0,06	0,22	
Осока плевельная		0,01	0
Перловник поникший	1,60	2,97	3,28
Пикульник двунадрезный	0	0,01	0
Подмаренник топяной		0	0,01
Полевица тонкая	0,26	0,33	0,08
Поповник обыкновенный			
Реброплодник уральский	0,15	0,26	1,10
Седмичник европейский	0,05	0,36	0,12
Селезеночник очереднолистный			
Скерда болотная		0,05	
Скерда сибирская *	0,77	0,52	0,53
Сныть обыкновенная	3,44	12,61	12,39
Таволга вязолистная	0,13	0,07	0,36
Фегоптерис буковый		0,01	0,06
Фиалка горная	0,01	0	0
Фиалка Селькирка	0,05	0,02	0,06
Фиалка удивительная		0,23	0,15
Хвощ лесной	0,03	0,01	0,28
Хвощ луговой			
Цирцея альпийская			
Цицербита уральская *		0,51	0,53
Чемерица Лобеля			
Черноголовка обыкновенная		0,05	0
Чина весенняя	1,04	2,72	1.66
Чина Гмелина		0,48	
Чистец лесной	0,04	0	
Щитовник австрийский *			
Щитовник мужской			
Щитовник шартрский *		0,25	0,03
Щучка дернистая	0,26	0,75	0,19
Ясколка малоцветковая	1,38	2,05	3,38
Яснотка белая			
Ястребинка	0,21	0,84	0,42
Колокольчик олений	0,06		
Итого**	38,42	66,49	73,87
Всего видов	55	65	59

* Вейник тростниковый и вейник тупочешуйный не всегда возможно разделить в сибирской и цицербите уральской. За щитовник шартрский (игольчатый) могут быть внешне похожие на щитовник шартрский, но имеющие на черешках наряду с одноцвет советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 15).

** Чтобы перевести фитомассу в ц/га, ее значение в г/м² надо умножить на 10^{-1}.

Примечание. Нулем обозначена масса растения, если она меньше 0,01 г (как

Окончание табл. 1

2			3			5	6	7
1983	1985	1986	1983	1984	1985	1987	1984	1977
0,18	0,56	0,46	0,30	0,21	0,33	0,94	0,49	3,19
				0				0
0,24	0,01		0,17	0,23	0,42	3,14	4,47	0,22
	0,17	0				0,02	0,47	
			0	0				0,01
0,24	0,31	0,34	0,38	0,20	0,37	0,12	0,23	1,20
3,77	3,44	7,73	0,18	1,11	0,35	2,50	0,01	1,75
								0,39
0,09	0,89	0,37				0,02	0,03	0,03
1,45	0,82	1,24	1,36	0,82	0,76	2,41	1,54	0,38
0	0				0,01			
			0					
0,40	0,24	0,05	0,01	0,05	0,06		0,02	
				0,01	0		0	
0,08								
0,01	0,08	0,10	0,06	0,02	0,08	0,44	0,28	0,40
						0	0	
			0,01		0,05	0,44	0,05	
							2,36	
0,87	2,14	2,72	0,22	0,29	0,37	3,87	17,49	0,02
0								
			0,01	0	0,06	0,27	0,10	1,86
0	0	0	0,02	0,03		0,03	0,15	0,33
0,11	0,08	0,04		0,02		0,03	0,09	
			0,15	0,06	0,11	0,73		0,52
								0,06
								0,05
						1,20	1,44	
	0					0,88		
0,01	0,01		0,24	0,03	0,02		0,01	
0,85	0,13	0,20	0,16	0,38	0,11	0,51	0,16	
0,13						2,44	0,63	
							0,36	
								20,49
0,45		0,10					2,30	
	0,02		0,23		0,02	1,72	0,57	1,03
0,08	0,06	0,01	0,51	0,14	0,50			
0,47	1,41	1,76	0,07	0,24	0,35	1,57	2,21	2,37
	0,09					0,05		
0,09	0,08	0		0,05	0,02			
0								
26,24	25,68	38,25	11,57	7,70	9,56	69,55	106,60	61,41
44	42	39	35	35	40	47	46	37

нецветущем состоянии. Это относится и к другой паре видов сходной экологии — скерде приняты небольшие, слаборазвитые, спороносящие экземпляры щитовника австрийского, ными также и двухцветные чешуи (см.: Ворошилов В. Н. Определитель растений

правило, это всходы).

Таблица 2

Фитомасса травянистой растительности в восстановительно-возрастном ряду пихто-ельника липнякового в разные годы (абс. сух. масса), ц/га

№ пр. пл.	Возраст древостоя, лет	1983	1984	1985	1986	1987	1977
1	20	3,84	—	6,65	7,39	—	—
2	30	2,62	—	2,57	3,82	—	—
3	40	1,16	0,77	0,96	—	—	—
4	80	—	—	—	—	3,74	—
Условно-коренной тип							
5	140	—	—	—	—	6,96	—
6	140	—	10,66	8,96	—	—	—
Коренной тип							
7	Р*	—	—	—	—	—	6,14

* Р — разновозрастный древостой.

Таблица 3

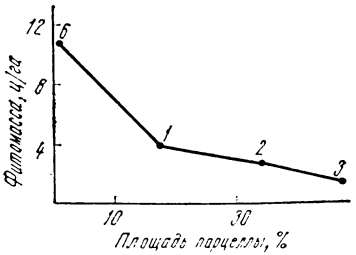
Фитомасса ветреницы алтайской в пихто-ельнике липняковом в 1983—1985 гг. (абс. сух. масса), ц/га

№ пр. пл.	Возраст древостоя, лет	1983	1984	1985
1	20	0,20	0,37	0,37
2	30	0,22	0,29	0,44
3	40	0,04	0,04	0,08
Условно-коренной тип				
6	140	0,28	0,58	0,57

никово-высокотравные и крупнопапоротниковые типы леса в Висимском заповеднике). Найденные в Кузинском лесничестве спелые древостои VII класса возраста приняты за условно-коренные сообщества. В них доминируют аконит высокий, бор развесистый (см. табл. 1). Если учесть виды, вместе с которыми создается примерно половина фитомассы, то в молодняках таких содоминантов набираются три — пять, а в коренных лесах — два-три. При восстановлении серийных сообществ до коренного число видов уменьшается, а фитомасса увеличивается. Поэтому доминанты коренных типов выделяются легко (они

Зависимость фитомассы растений травяно-кустарничкового яруса в пихто-ельнике липняковом от величины мертвопокровной парцеллы.

1—3, 6 — пробные площади.



составляют 20—44 % общей фитомассы), а в молодняках (15—23 %) это сделать значительно труднее.

В. Л. Семериковым (см. ст. в наст. сб.) на пр. пл. 2 получены данные по запасу и годичному приросту разных фракций древостоя. Его прирост оказался равным 53 ц/га (стволовой древесины 23 ц/га), в то время как травяно-кустарничкового яруса 3—4 ц/га. Итак, со снижением прироста древостоя фитомасса трав увеличилась с 13—17 % от прироста стволовой древесины на начальных стадиях лесовосстановления до 81—84 % в коренных сообществах. Результаты наших сопряженных исследований продуктивности древесного и травяно-кустарничкового ярусов довольно хорошо согласуются с данными других авторов [3].

Таким образом, возрастная динамика фитомассы травяно-кустарничкового яруса в пихто-ельнике липняковом характеризуется снижением его продуктивности по мере увеличения сомкнутости древесного яруса, минимумом — в период его максимальной сомкнутости и возрастанием — к возрасту спелости древостоя. Максимальная фитомасса травяно-кустарничкового яруса зафиксирована в условно-коренных сообществах со спелым древостоем. Вырисовывается также обратная связь между годичным приростом трав и древостоя, варьирующая в зависимости от сомкнутости полога.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алесенков Ю. М., Кирсанов В. А., Васильева Н. А. К изучению продуктивности и восстановительно-возрастной динамики пихто-ельника папоротниково-высокотравного // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара по итогам 1975 года. Ч. II. Свердловск, 1977. С 21—25.

2. Алесенков Ю. М. Надземная фитомасса древостоев пихто-ельника высокотравно-папоротникового // 10 лет Висимскому государственному заповеднику (информационные материалы). Свердловск, 1981. С. 26—28.

3. Аткин А. С., Аткина Л. И. Масса травяно-кустарничкового яруса в лесных фитоценозах // Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск, 1984. С. 17—27.

4. Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М., 1974. Вып. 1. 215 с.

5. Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М., 1975. Вып. 2. 207 с.

6. Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М., 1980. Вып. 5. 192 с.

7. Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М., 1980. Вып. 6. 222 с.

8. Богачева И. А. О некоторых индексах биоценотического сходства и возможности их применения // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979. С. 37—45.

9. Василевич В. И. Требования, необходимые для получения достоверных данных в работах по биологической продуктивности // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 1. С. 111—117.

10. Василевич В. И. Оценки точности определения биомассы и возможности экстраполяции полученных данных // Раст. ресурсы. 1974. Т. X, вып. 2. С. 195—203.

11. Голубев В. Н. К биоморфологии природных растений Подмосковья с запасающими органами побегового происхождения // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. М., 1956. Т. 41, вып. 1. С. 41—104.

12. Дылис Н. В., Жукова В. М. Изменение парцеллярной структуры широколиственно-елового леса с возрастом древостоя // Лесоведение. 1984. № 3. С. 14—21.

13. Зубарева Р. С. Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 13—87. (Тр ИЭРиЖ УФАН СССР; Вып. 53).

14. Зубарева Р. С. Пространственная дифференциация и классификация типов леса Билимбаевского массива // Научные основы использования и воспроизводства таежных лесов Среднего Урала (на примере Билимбаевского лесхоза). Свердловск, 1986. С. 16—44.

15. Колесников Б. П. Средне-Уральский горно-лесной биогеоценологический стационар в 1974 году // Информационные материалы Средне-Уральского биогеоценологического стационара по итогам 1974 года. Свердловск, 1975. С. 3—14.

16. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: Практическое руководство. Свердловск, 1974. 175 с.

17. Нешатаев Ю. Н., Добрецова Л. А., Самиляк С. И. Биологическая продуктивность и ее сезонная динамика в разных ярусах дубового леса // Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве (комплексные исследования по Международной биологической программе). Л., 1974. С. 119—152. (Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук; Вып. 53, № 367).

18. Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966. 494 с.

19 Полынцева Н. А. Побегообразование и ритм годичного развития *Carex macroura* Meinsch // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 7. С. 804—809.

20. Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1974. 403 с.

21. Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с.

22. Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.

23. Рысин Л. П., Золотова Ф. Н. К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосковья. М., 1968. С. 138—144.

24. Савиных Н. П. К вопросу о происхождении ползучих травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 1. С. 64—71.

25. Смолоногов Е. П., Шихов А. М. Восстановительно-возрастная динамика лесов Бисертского опытного леспромхоза // Научные основы комплексного ведения лесного хозяйства (на примере Бисертского опытного леспромхоза). Свердловск, 1984. С. 67—112.

26. Сочава В. Б., Липатова В. В., Горшкова А. А. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 4. С. 473—484.

27. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

28. Уткин А. И. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР // Лесоведение. 1970. № 3. С. 58—89.
29. Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. М., 1975. Т. I. С. 9—189.
30. Фирсова В. П., Павлова Т. С., Дедков В. С., Прокопович Е. В. Роль растительности в круговороте веществ в еловых биогеоценозах Среднего Урала // Материалы II Всесоюз.совещ. «Общие проблемы биогеоценологии», 11—13 ноября 1986 г. М., 1986. Ч. I, № 89. С. 179—181.
31. Флора европейской части СССР. Т. I—VI. Л.: Наука, 1974 — 1987.
32. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. I—IV. Л.: Наука, 1974—1977.
33. Флора Сибири. Agaceae — Orchidaceae / Сост. Власова Н. В., Доронькин В. М., Золотухин Н. И. и др. Новосибирск: Наука, 1987, 246 с.
34. Флора СССР. Т. I—XXX. Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964.
35. Храмов А. А. О терминах и понятиях системы продуктивности // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6, вып. 1. С. 119—127.
36. Шлыкова Н. А. К изучению продуктивности травяно-кустарничкового яруса коренных лесов Висимского заповедника // 10 лет Висимскому государственному заповеднику (информационные материалы). Свердловск, 1981. С. 28—30.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА • 1991

А. Ф. СЕМЕРИКОВ

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ГУМУСА В ПОЧВАХ ПОСТОЯННЫХ ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКОВ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Почвы нечерноземной зоны обычно характеризуются бедностью органического вещества, что отрицательно сказывается на их естественном плодородии. Содержание гумуса в них остается постоянным и с течением времени может существенно меняться.

За последние 20—25 лет в условиях интенсификации земледелия выявилась отчетливо выраженная тенденция к уменьшению гумусированности почв, особенно при низком уровне агротехники. В Свердловской области на серых лесных почвах содержание гумуса (в зависимости от сроков интенсивности сельскохозяйственного использования) уменьшилось на 15—20 % и более [6].

Экстенсивное ведение хозяйства при выращивании сеянцев хвойных пород в лесных питомниках Башкирии снижает содержание гумуса в почвах за пятилетний период с 4,7 % до 2,11 % [7]. Уменьшение содержания гумуса в почвах происходит не только в связи с выносом мелкозема на корнях сеянцев при их выкопке. Разрушению гумуса способствуют разные виды механической обработки почвы: культивация, перепашка, дискование. Особенно большие потери гумуса наблюдаются в черном пару [2]. Высокие дозы азотных удобрений также усиливают минерализацию гумуса и способствуют его потерям [3].

В почвах лесных питомников основной источник гумуса — органические удобрения, поскольку растительных остатков в почве после выкопки посадочного материала остается немного — не более 20 % подземной массы сеянцев [8]. По данным Н. Н. Бамбалова с соавторами [1], торф низинный в дозе 200 т/га при влажности 60 % увеличивает содержание гумуса в пахотном горизонте на 1 %, а навоз и торфо-навозные компосты в дозе 40 т/га — на 0,1 %. Компостированные древесные опилки увеличивают содержание гумуса в пахотном горизонте

на 0,5 % при внесении 100 т/га (по материалам Смоленской почвенно-химической лаборатории).

С учетом ведущей роли гумуса в оценке плодородия проведен анализ динамики его содержания в почвах лесных питомников Свердловской области в целях использования данных для региональных рекомендаций по внесению органических удобрений. В Свердловском управлении лесного хозяйства постоянные лесные питомники для выращивания сеянцев и саженцев хвойных пород были организованы в конце 60-х — начале 70-х гг. В питомниках выращиваются сосна, ель, кедр и лиственница. Применяется, как правило, следующий севооборот: для сеянцев сосны, лиственницы — четырехпольный, для сеянцев и саженцев ели и кедра — пятипольный. Саженцы ели и кедра выращиваются в пятипольном севообороте. В некоторых питомниках выращиваются саженцы ели путем изреживания трехлетних сеянцев. При этом методе севооборот оказывается семипольным.

В настоящее время в Свердловском управлении лесного хозяйства имеются 44 постоянных лесных питомника общей площадью 640 га. Большинство их расположено на дерново-подзолистых почвах. Серые лесные почвы составляют около 30 % всей площади питомников, незначительная часть принадлежит бурым горно-лесным почвам. В основном почвы среднесуглинистые, песчаные и супесчаные составляют лишь 12,5 %.

В большинстве существующих питомников агрохимическое обследование проведено 4 раза с интервалом в 4 года. При этом среди прочих показателей плодородия почв определялось содержание гумуса. Результаты обследований показали, что малогумусные почвы составляют около 25 % площади питомников. В остальных почвах содержание гумуса превышает 3,1 %. Почвы питомников Свердловской области с различным содержанием гумуса распределяются (на 01.01.86 г.) следующим образом:

	Гумус по Тюрину, %					
Общая площадь лесных питомников, %	1,1—1,5	1,6—2,0	2,1—3,0	3,1—4,0	4,1—6,0	Более 6,1
100	5,5	5,5	14,8	20,6	36,1	17,5

Анализ динамики содержания гумуса в течение 4—8—12 лет, проведенный нами в почвах разных зон Урала и Зауралья, показал, что в зависимости от технологии выращивания сеянцев в питомниках содержание гумуса может как увеличиваться, так и уменьшаться (табл. 1—5). Выращивание посадочного материала в питомниках без применения органических удобрений, лишь на фоне сидератов, ведет в почвах всех подзон к значительным потерям органического вещества. При применении органических удобрений запасы гумуса, как правило, увеличиваются.

Таблица 1

Динамика среднего содержания гумуса в почвах лесных питомников при регулярном внесении органических удобрений в течение 8 лет

Подзона, питомник	Тип почв, механический состав	Содержание гумуса, %						Изменения +, —		
		Начальное		Через 4 года		Через 8 лет				
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Среднетаежная (равнинная часть), Карпинский (Волчанский)	Дерново-слабоподзолистая, тяжелосуглинистая	2,15	0,58	0,38	0,67	4,9	0,54	+2,78	0,72	0,29
Южнотаежная Равнинная часть	Дерново-слабоподзолистая, тяжелосуглинистая	2,58	0,53	4,06	0,7	5,6	1,64	+3,02	1,36	0,61
Горная часть Уралмашевский (Балтымский)	Дерново-подзолистая и бурые горно-лесные легкосуглинистые	5,2	0,55	6,4	0,27	9,5	2,72	+4,3	2,42	1,4
Билимбаевский (Первоуральский)	Горно-лесные дерново-подзолистые и средне-тяжелосуглинистые	3,7	0,95	4,3	0,81	4,7	0,8	+1,0	0,36	0,18
Среднее по горной части		4,4	1,08	5,2	1,28	6,8	3,07	+2,4	2,28	0,86
Подтаежная (Асбестовский)	Серые лесные легкосуглинистые	3,2	0,3	4,8	0,8	5,7	1,25	+2,5	0,96	0,55
Среднее по всем полям		3,1	1,18	4,3	1,19	5,8	2,04	+2,7	1,49	0,33

Таблица 2

Динамика среднего содержания гумуса в почвах лесных питомников без внесения органических удобрений в течение 8 лет

Подзона, питомник	Тип почв, механический состав	Содержание гумуса, %						Измерения +, —		
		Начальное		Через 4 года		Через 8 лет				
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Южнотаежная, Нижне-Сергинский (Бардымский)	Дерново-подзолистая, тяжелосуглинистая	6,38	0,84	5,35	1,23	4,10	0,73	—2,28	1,04	0,52
Лесостепная, Каменск-Уральский	Серая лесная среднесуглинистая	6,0		5,8		5,6		—0,4		
Красноуфимск	Серая лесная супесчаная	3,22	1,44	2,64	1,0	1,7	0,48	—1,52	1,65	0,76
Талицкий	Серая лесная лесосуглинистая	4,5	1,27	3,43	0,53	2,55	0,45	—1,95	1,24	0,12
Среднее по лесостепной подзоне		4,01	1,53	3,27	1,14	2,43	1,25	—1,58	1,39	0,49
Среднее по всем полям		4,68	1,74	3,86	1,50	2,90	1,35	—1,78	1,30	0,35

Таблица 3

Изменение содержания гумуса за четырехлетний период между последними обследованиями на полях, где вносились органические удобрения

Питомник	Тип почв, механический состав	Содержание гумуса, %				Изменения +, −		
		Начальное		Через 4 года				
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Среднетаежная подзона								
Горная часть, Северо-Уральский (Петропавловский)	Бурые горно-лесные дерново-остаточные карбонатные тяжелосуглинистые	5,4	1,23	4,2	0,58	−1,2	0,89	0,40
Равнинная часть Карпинский	Слабоподзолистая тяжелосуглинистая	3,1	0,67	4,9	0,60	+1,76	0,74	0,26
Серовский	Подзолистая тяжелосуглинистая	2,9	0,14	3,65	0,5	+0,75	0,35	0,25
Сосьвинский	Те же	3,65	0,24	3,83	0,65	+0,18	0,66	0,33
Среднее по равнинной части	—	3,24	0,58	4,4	0,8	+1,16	1,0	0,27
Южнотаежная подзона								
Горная часть Билимбаевский	Горно-лесные бурые дерново-подзолистые среднетяжелые суглинистые	4,46	0,59	4,56	0,73	+0,1	0,78	0,24
Нижне-Сергинский	Дерново-подзолистые тяжелосуглинистые	5,0	0,84	5,93	0,94	+0,93	1,22	0,5
Ревдинский	Дерново-подзолистые и бурые горно-лесные тяжелосуглинистые	5,51	0,49	5,9	0,85	+0,39	0,87	0,33
Уралмашевский (Балтымский)	Дерново-подзолистые и бурые горно-лесные тяжелосуглинистые	6,43	0,25	9,53	2,72	+3,1	2,95	1,7
Среднее по горной части		5,07	0,87	5,77	1,83	+0,7	1,49	0,27
Равнинная часть Нижне-Салдинский	Дерново-подзолистые тяжелосуглинистые	4,06	0,7	5,6	1,65	+1,54	1,3	0,58
Полевской	Дерново-подзолистые бурые горные лесные тяжелосуглинистые	5,1	0,98	5,64	1,7	+0,54	1,0	0,39
Среднее по равнинной части		4,66	0,99	5,63	1,6	+1,03	1,08	0,31

Окончание табл. 3

Питомник	Тип почв, механический состав	Содержание гумуса, %				Изменения +, —		
		Начальное		Через 4 года				
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Подтаежная подзона								
Равнинная часть								
Асбестовский	Серые лесные	4,68	0,74	5,28	1,33	+0,6	0,71	0,35
Сысертский	Те же	2,85	0,19	4,1	0,29	+1,25	0,4	0,2
Среднее по подзоне		3,76	1,08	4,69	1,09	+0,93	0,64	0,23
Лесостепная подзона								
Каменск-Уральский	Серые лесные среднесуглинистые	3,63	1,07	4,2	1,25	+0,57	0,91	0,54
Талицкий	Те же	3,0	—	3,7	—	+0,7	—	—
Среднее по подзоне		3,48	0,93	4,08	1,05	+0,6	0,74	0,37
Среднее по всем полям		4,42	1,18	5,14	1,54	+0,72	1,3	0,16

В качестве органических удобрений на паровые поля в большинстве питомников вносили торф в дозах от 50 до 150 т/га; в некоторых питомниках применяли навоз, торфо-навозные компосты, куриный помет (Билимбаевский, Ревдинский, Полевской, Серовский), а также перепревший опил (Нижне-Сергинский).

При регулярном внесении органических удобрений, преимущественно торфа, в паровые поля питомников в течение 8 лет содержание гумуса в почвах значительно возросло — в среднем на 2,7 %. Накопление его происходило неодинаково в разных питомниках. В Первоуральском питомнике Билимбаевского лесхоза, где вносили торфо-навозные компосты в дозах 40—50 т/га, увеличение гумуса в пахотном горизонте составило около 1 %. В остальных питомниках накопление его было более значительным — в 2—4 раза большим (см. табл. 1).

За четырехлетний период между двумя последними агрохимическими обследованиями в результате внесения органических удобрений содержание гумуса увеличилось в почвах всех питомников, за исключением Североуральского, где оно уменьшилось на 1,2 %. Причем после освоения данного питомника содержание гумуса за четырехлетний период возросло с 2,1 % до 5,4 %, а в последующий — снизилось до 4,2 %, несмотря на внесение органических удобрений. За последний четырехлетний период увеличение содержания гумуса в среднем составило 0,72 %, что почти в 4 раза меньше, чем за восьмилетний период внесения органических удобрений (см. табл. 3).

Таблица 4

Изменение содержания гумуса за четырехлетний период между двумя последними обследованиями на полях без внесения органических удобрений

Питомник	Тип почв, механический состав	Содержание гумуса, %				Изменения +, —		
		Начальное		Через 4 года				
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Среднетаежная подзона								
Горная часть								
Северо-Уральский	Бурые горно-лесные дерново-остаточные карбонатные тяжелосуглинистые							
Петропавловский		5,95	1,5	4,37	0,71	—1,58	0,79	0,39
Равнинная часть								
Карпинский	Слабоподзолистые тяжелосуглинистые	4,6	—	4,7	—	+0,1	—	—
Серовский	Подзолистые тяжелосуглинистые	2,85	0,22	2,6	0,14	—0,25	0,04	0,05
Среднее по равнинной части		3,43	1,02	3,3	1,22	—0,13	0,21	0,12
Южнотаежная подзона								
Равнинная часть								
Нижне-Салдинский	Дерново-подзолистые тяжелосуглинистые	5,18	1,37	4,32	1,09	—0,86	0,49	0,22
Полевской	Те же	5,47	1,28	5,0	2,43	—0,47	1,94	0,74
Среднее по равнинной части		5,35	1,27	4,72	1,29	—0,63	1,48	0,43
Горная часть								
Нижне-Сергинский	Дерново-подзолистые тяжелосуглинистые	5,2	1,11	4,75	1,16	—0,47	1,66	0,68
Ревдинский	Дерново-подзолистые и бурые горно-лесные тяжелосуглинистые	5,34	0,39	4,98	0,9	—0,36	0,62	0,28
Уралмашевский	Те же	9,1		3,8		—5,3		
Среднее по горной части		5,58	1,36	4,75	1,61	—0,83	1,84	0,53
Подтаежная подзона								
Асбестовский	Серые лесные легкосуглинистые	4,8	—	3,1	—	—1,7	—	—
Свердловский (Белоярский)	Дерново-подзолистые легкосуглинистые	2,73	0,23	2,53	0,14	—0,2	0,2	0,12
Сысертский	Серые лесные среднесуглинистые	3,0	—	2,3	—	0,7	—	—
Среднее по подзоне		3,2	0,92	2,6	0,29	—0,6	0,67	0,3

Окончание табл. 4

Питомник	Тип почв, механический состав	Содержание гумуса, %				Изменения +, —		
		Начальное		Через 4 года				
		$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Лесостепная подзона								
Каменск-Уральский	Серые лесные среднесуглинистые	6,0	—	5,8	—	—0,2	—	—
Красноуфимский	Серые лесные супесчаные	2,49	0,68	1,95	0,57	—0,55	0,09	0,33
Талицкий	Серые лесные легкосуглинистые	3,43	0,53	2,55	0,44	—0,88	0,53	0,26
Среднее по подзоне		3,00	1,13	2,39	1,13	—0,61	0,84	0,22
Среднее по всем полям		4,47	1,69	3,75	1,49	—0,72	1,27	0,18

Таблица 5

Динамика среднего содержания гумуса в почвах лесных питомников за четырехлетний период в зависимости от видов органических удобрений

Вид удобрения	Содержание гумуса, %				Изменения +, —		
	Начальное		Через 4 года				
	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	M_x
Низинный торф (50—150 т/га)	4,06	1,26	5,02	1,82	+0,96	1,53	0,25
Навоз, торфо-навозные компосты (20—40 т/га)	4,78	0,95	5,12	1,23	+0,34	0,86	0,17
Опил, 100 т/га	5,0	0,84	5,93	0,94	+0,93	1,22	0,5
Среднее	4,42	1,18	5,14	1,54	+0,72	1,3	0,16

Средние показатели изменения содержания гумуса несколько различаются по лесорастительным подзонам, но эти различия не существенны. Определенной зависимости в накоплении органического вещества от типов почв также не наблюдается (см. табл. 1, 3).

Накопление гумуса в пахотном горизонте почв питомников зависит от количества вносимых удобрений и их вида. Больше всего гумуса накапливается при внесении торфа и опила (см. табл. 5) — за 4 года в среднем 0,93—0,96 %. Применение навоза и торфо-навозных компостов сопровождалось в среднем увеличением содержания гумуса на 0,34 %.

На полях, где в течение 8 лет органические удобрения не вносили, содержание гумуса уменьшилось во всех лесорасти-

тельных подзонах и составило в среднем 1,78 %, или около 38 % первоначального запаса в почвах (см. табл. 2). За четырехлетний период в почвах питомников, где органические удобрения не вносили, содержание гумуса в среднем уменьшилось на 0,72 %, или на 16 % от начального его запаса. Как видно из табл. 4, наибольшее снижение содержания гумуса в почвах произошло в горной части среднетаежной подзоны (на 1,58 %) и в подтаежной подзоне. Значительно снизилось содержание гумуса в равнинной части среднетаежной подзоны (на 0,13 %) и в лесостепной (на 0,69 %). Колебания этого показателя в разных питомниках внутри подзон также весьма значительны.

ВЫВОДЫ

1. При внесении органических удобрений наблюдается увеличение содержания гумуса в почвах лесных питомников, несмотря на его вынос при выкопке посадочного материала.

2. Накопление гумуса в пахотном горизонте почв зависит от видов применяемых органических удобрений и увеличивается более значительно при длительном их применении. Внесение в качестве удобрений торфа наиболее благоприятно сказывается на увеличении содержания гумуса в почвах.

3. В почвах лесных питомников, где применяются только сидераты, в зависимости от длительности их использования теряется до 16—38 % гумуса от исходного содержания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бамбалов Н. Н., Брезгунов В. С., Малышев Ф. А. Трансформация торфа, внесенного в почву в качестве удобрения // Проблемы повышения эффективности торфа в сельском хозяйстве. М., 1984. С. 14—21.

2. Дьяконова К. В. Рекомендации для исследования баланса и трансформации органического вещества при использовании и интенсивном окультуривании почв. М., 1984. 20 с.

3. Кононова М. М. Органическое вещество и плодородие почвы // Почвоведение. 1984. № 8. С. 6—12.

4. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. 176 с.

5. Мальцев Г. И., Сударкина Н. М. Временные рекомендации по повышению плодородия почв лесных питомников. М., 1987. 32 с.

6. Сигнаевский Р. К., Иванов Н. А. Изменение серых лесных почв при сельскохозяйственном использовании // Серые лесные почвы Предуралья и их рациональное использование. Свердловск, 1982. С. 91—103.

7. Чарагулова З. С. Почвы лесных питомников и пути их рационального использования. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 144 с.

8. Чобитько Г. Л., Дудорев М. А. Опыт передовых питомников Саратовской области. М., 1971. 27 с.

УДК 630*182.58

Пространственная структура темнохвойных лесов Среднего Урала. Зубарева Р. С. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

Материалы изучения лесов позволили дать сравнительную характеристику пространственной структуры лесного растительного покрова в целом и его отдельных биоценотических показателей, привести размеры и численность лесотипологических выделов, особенности синузий типов леса на территории различных единиц лесорастительного районирования в пределах широтной полосы Среднего Урала. Существенные различия количественных показателей региональной пространственной структуры лесов свидетельствуют о необходимости учитывать их в научных исследованиях и практической деятельности.

Табл. 7. Библиогр. 14 назв.

УДК 630*231

Лесовосстановительные процессы на сплошных вырубках в темнохвойных лесах при разработке лесосек многооперационными машинами. Поздеев Е. Г., Помазнюк В. А. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

Анализируется влияние технологического процесса лесозаготовок с использованием многооперационных машин на изменение лесорастительных условий на вырубках и возобновление древесной растительности.

Табл. 2. Библиогр. 15 назв.

УДК 630*182+630*116

Изменения гидротермического режима почв в связи со сменами пород в лесах Среднего Урала. Миронов Б. А. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

На основе многолетних исследований показано изменение водно-физических свойств почв, их водного и термического режима в восстановительном возрастном ряду насаждений в ельнике травяно-липняковом. Сделан вывод о том, что смена хвойных пород лиственными, хотя и не ведет к резким изменениям средообразующих функций леса, но является нежелательной.

Табл. 4. Ил. 2. Библиогр. 17 назв.

УДК 581.132.4+630*.161.3.

Распределение фотоассимилятов у некоторых древесных пород. Юшков В. И. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

На примере куртины естественного происхождения, подкормленной радиоуглекислотой, показано постфотосинтетическое распределение ^{14}C-ассимилятов у растений, входящих в состав куртины: сосны, трех елей, четырех пихт, пяти рябин,

двух берез и травянистых растений. Делается вывод, что структура растительных группировок типа куртин на ранних этапах формирования позволяет наиболее полно использовать солнечную радиацию для ассимиляции CO_2. Исследуются пути постфотосинтетического распределения фотоассимилированного радиоуглерода в год подкормки радиоуглекислотой и перераспределения ^{14}C (реутилизация) в последующие годы у молодых хвойных и лиственных древесных растений. Однажды ассимилированный радиоуглерод используется в процессах новообразования органов в течение нескольких последующих лет. Высказывается предположение, что процесс последующего перераспределения радиоуглерода происходит с участием корневой системы. Затронуты вопросы влияния удаления (повреждения) части кроны дерева на распределение ассимилированного радиоуглерода.

Табл. 16. Библиогр. 6 назв.

УДК 630*1+581.52

К характеристике пигментного аппарата древесных пород в ельнике травяно-липняковом. Завьялова Н. С. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

В ельнике травяно-липняковом (Свердловская область) определяли общие запасы хлорофиллов и каротиноидов, созданные всеми компонентами древесного полога. Изучены показатели пяти пород. Выявлено, что по возрастанию запасов хлорофилла исследуемые породы можно расположить в следующем порядке: ель, рябина, липа, береза и пихта. По увеличению запасов каротиноидов они выстраиваются в той же последовательности, лишь максимум отмечен у березы.

Прослежено распределение хлорофиллов и каротиноидов на разных уровнях кроны у двух хвойных (пихты и ели) и одной лиственной породы (березы). Установлена зависимость количественного содержания пигментов от возраста хвои и индивидуальных особенностей деревьев.

Ил. 2. Табл. 7. Библиогр. 21 назв.

УДК 630*1

Продуктивность темнохвойно-лиственных молодняков на Среднем Урале. Семериков В. Л. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

Определялась продуктивность хвойно-лиственного молодняка, возникшего в результате сплошнолесосечной рубки 1952—1953 гг. Хвойная часть древостоя (ель, пихта) имеет стволовой древесины 27 $м^3$/га, коры 5 $м^3$/га, масса хвои 2,58 т/га, ветвей 2,40 т/га. Показатели лиственной части древостоя (береза, липа, рябина) 64; 16; 1,64; 5,83 соответственно. Масса надземной части древостоя 56,84 т/га. Годичная продукция надземной части древостоя оценивается в 5,3 т/га в год.

Табл. 3. Библиогр. 8 назв.

УДК 574 : 581.54

Сезонный рост и развитие древесных растений в первобытных пихтово-еловых лесах. Горячев В. М. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

На обширном материале изучены сезонный рост и развитие основных лесообразователей (ели сибирской, пихты сибирской, кедра сибирского и березы повислой) в трех коренных типах леса южной тайги Среднего Урала. Приводятся данные о сроках начала и окончания деятельности камбия, формирования поздней древесины, периода максимального прироста, а также о скорости формирования годичного слоя древесины у разных древесных видов при их совместном произрастании в разных лесорастительных условиях. Выявлена сопряженность между внешними фенологическими изменениями и активностью камбия, позволяющая по внешнему состоянию дерева судить о последней и степени сформированности годичного слоя древесины. Установлена ведущая роль температурного режима воздуха и влагообеспеченности почвы (при определяющей роли температуры) в динамике сезонного прироста древесины у ели и пихты в разных условиях местообитания.

Ил. 9. Табл. 3. Библиогр. 62 назв.

УДК 630*182.22/47

Динамика фитомассы травяно-кустарничкового яруса на ранних этапах восстановления пихто-ельника липнякового. Шлыкова Н. А. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

На шести пробных площадях в пихто-ельнике липняковом травяной группы лесов южной тайги была изучена надземная годичная продукция. В статье изложены материалы по продуктивности травянистой растительности лесных сообществ. Приводится детальная таблица, характеризующая продукцию 93 видов растений. Отмечена зависимость продукции от сомкнутости древесного полога в молодняках. Для сравнения анализируются условно-коренные и коренной типы леса.

Ил. 1. Табл. 3. Библиогр. 36 назв.

УДК 630*114.27

Динамика содержания гумуса в почвах постоянных лесных питомников Свердловской области. Семериков А. Ф. // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991.

Представлены данные по изменению содержания гумуса в почвах постоянных лесных питомников Свердловской области. Обследование проводили 4 раза с интервалом в 4 года. Без внесения органических удобрений происходит повсеместное снижение содержания гумуса (за 8 лет наблюдений — на 38 % от первоначального запаса). При внесении низинного торфа и опила содержание гумуса возросло на 0,93—0,98 % от первоначального содержания за 4 года, при внесении торфо-навозных компостов — на 0,34 %.

Табл. 5. Библиогр. 8 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Р. С. Зубарева. Пространственная структура темнохвойных лесов Среднего Урала 3
Е. Г. Поздеев, В. А. Помазнюк. Лесовосстановительные процессы на сплошных вырубках в темнохвойных лесах при разработке лесосек многооперационными машинами 19
Б. А. Миронов. Изменения гидротермического режима почв в связи со сменами пород в лесах Среднего Урала . . 26
В. И. Юшков. Распределение фотоассимилятов у некоторых древесных пород 42
Н. С. Завьялова. К характеристике пигментного аппарата древесных пород в ельнике травяно-липняковом . . . 59
В. Л. Семериков. Продуктивность темнохвойно-лиственных молодняков на Среднем Урале 72
В. М. Горячев. Сезонный рост и развитие древесных растений в первобытных пихтово-еловых лесах 78
Н. А. Шлыкова. Динамика фитомассы травяно-кустарничкового яруса на ранних этапах восстановления пихтоельника травяно-липнякового 101
А. Ф. Семериков. Динамика содержания гумуса в почвах постоянных лесных питомников Свердловской области 112

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Рекомендовано к изданию ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО АН СССР по плану выпуска 1991 г.

Редактор А. И. Пономарева
Художник М. Н. Гарипов
Технический редактор Н. Р. Рабинович
Корректоры И. В. Лавренчук, Г. Н. Старкова

НИСО № 1672—73(89)
Сдано в набор 4.06.90. Подписано в печать 1.04.91. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 8,5. Уч.-изд. л. 9,5. Тираж 600. Заказ № 229. Цена 1 р. 90 к.

620134 Свердловск, Ж-134, ул. Билимбаевская, 32а.
Институт леса.
Типография изд-ва «Уральский рабочий».
Свердловск, пр. Ленина, 49.