ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ФИТОМАССЫ ПОДРОСТОМ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA* *OBOVATA* LEDEB.) НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Давыдычев А.Н.*, Егорова Н.Н.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа (Россия)

*E-mail: shur25@yandex.ru

Произведены исследования динамики фитомассы ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза на территории водоохранно-защитных лесов Уфимского плато. Показано, что накопление фитомассы идет медленно. Резкое увеличение динамики наблюдаются в возрасте 5-6 лет, в связи с началом массового образования первого бокового побега. Разница между минимальными и максимальными значениями растений одного возраста достигает 80 раз.

Ключевые слова: *Picea obovata* Ledeb., динамика фитомассы, Уфимское Плато

TRENDS IN THE ACCUMULATION OF PHYTOMASS BY SIBERIAN SPRUCE (*PICEA OBOVATA* LEDEB.) UNDERGROWTH DURING THE INITIAL STAGES OF ONTOGENY

Davydychev A.N.*, Egorova N.N.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of
the Russian Academy of Sciences, Ufa (Russia)

*E-mail: shur25@yandex.ru

The dynamics of the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) during the initial stages of ontogeny in the territory of the water protection forests of the Ufa plateau have been studied. It has been shown that phytomass accumulation is slow. A sharp increase is observed in the age group 5-6 years, due to the beginning of the mass formation of the first lateral shoots. The difference between the minimum and maximum values of plants of the same age is 80 times.

Keywords: *Picea obovata* Ledeb., phytomass dynamics, Ufa Plateau

Поступила в редакцию: 10.09.2020

DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-4-652-659](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-4-652-659)

ВВЕДЕНИЕ

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), наряду с елью обыкновенной (*Picea abies* L.) и пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), является основным лесообразующим видом темнохвойных лесов таежной зоны и зоны смешанных лесов. В то время как онтогенез ели обыкновенной и пихты сибирской охарактеризован достаточно подробно [Серебряков, 1961; Нухимовская, 1971; Белостоков, 1981; Махатков, 1991; Романовский, 2001], онтогенез ели сибирской изучен фрагментарно в некоторых частях ее географического ареала.

В предгенеративном периоде онтогенеза темнохвойных видов исследователи выделяют ряд возрастных состояний: предювенильное (всход, проросток), ювенильное, имматурное и виргинильное [Махатков, 1991; Романовский, 2001; Николаева, 2002]. Предювенильное возрастное состояние темнохвойных видов характеризуется наличием первичных листьев (семядолей), первичного корня, зачаточного стебля (подсемядольного колена - гипокотилея) и первой верхушечной почки, которые являются органами, образовавшимися за счет веществ материнского организма и семени. Для древесных растений в предювенильном возрастном состоянии характерен постепенный переход от гетеротрофного к автотрофному питанию [Кирсанов, 1982]. Ювенильное возрастное состояние начинается с роста вторичного стебля и появления на нем ювенильной хвои

[Николаева, 2002]. Ювенильное растение характеризуется ростом только верхушечной почки, наличием семядолей и теневой хвои, формированием главного побега (стволика) и ветвлением главного корня [Махатков, 1991; Романовский, 2001; Николаева, 2002]. Переход в следующее, имматурное возрастное состояние, по мнению большинства исследователей, связан с образованием неоморфных структур (началом ветвления главной оси - образованием первого бокового побега) [Махатков, 1991; Романовский, 2001]. Переход из ювенильного в имматурное возрастное состояние может быть связан с потерей палеоморфных структур (семядолей) [Мартыанов, 1996] или началом регулярного образования бокового побега [Николаева, 2002]. Отдельные исследователи вообще не выделяют ювенильное возрастное состояние [Кожевникова, 1982]. Имматурное растение характеризуется постепенным увеличением порядка ветвления и формированием ширококонической (иногда зонтиковидной) кроны, вследствие одинакового прироста главной оси и боковых ветвей (или прирост главной оси меньше прироста боковых). Переход в виргинильное возрастное состояние связан с усилением интенсивности роста главной оси, и как следствие формированием узкоконической кроны [Махатков, 1991; Романовский, 2001]. Переход из имматурного возрастного состояния в виргинильное характеризуется появлением первого межмутовочного побега [Нухимовская, 1971].

Следует отметить также, что при изучении онтогенеза (особенно предгенеративного периода) исследователи используют стандартные методики определения возраста древесных растений [Корчагин, 1960]. Однако, как показывают исследования [Придня, 1969; Бойченко, 1969; Давыдычев, Кулагин, 2004; Parent et al., 2000], использование стандартных методов определения возраста у предгенеративных растений (подроста) темнохвойных видов, приводит к значительным ошибкам. Возраст надземной части, традиционно определяемый подсчетом мутовок или следов от почечных чешуй на стволике или годичных колец на поперечном срезе на уровне почвы, как правило, меньше календарного (полного) возраста растений.

Ранее нами проведены исследования начальных этапов онтогенеза с учетом календарного возраста подроста [Кулагин и др., 2006, Давыдычев, Кулагин, 2007, 2010]. Установлено, что максимальная продолжительность ювенильного возрастного состояния ели сибирской может составлять 20 и более лет, имматурного – 50 и более лет. В виргинильном возрастном состоянии растения способны находиться до 80 и более лет (максимальный возраст, установленный методом анатомического среза составил 85 лет). Показано, что в онтогенезе ели реализуется два пути развития в зависимости от условий среды. Так, в наиболее благоприятных условиях (окна полога древостоя, микроповышения из гниющей древесины), наблюдается быстрый рост, накопление максимально возможной биомассы, сжатые сроки прохождения отдельных возрастных состояний, и как следствие, быстрый захват жизненного пространства. Растения, развивающиеся по данному пути, выполняют в ценопопуляции функцию освоения новых территорий. В случаях, когда условия не позволяют идти по данному пути развития, растения ели переходят в режим «ожидания» улучшения условий для роста и развития. При этом наблюдается: медленный, поступательный рост, позволяющий растениям ели постепенно перерастать ярусы травянистой и кустарниковой растительности; задержка индивидуального развития,

выражающаяся в увеличении продолжительности отдельных возрастных состояний; формирование ширококонической или зонтиковидной кроны, которая максимально использует доступную лучистую энергию. Адаптивным механизмом, позволяющим растениям ели переходить в режим «ожидания», является образование ксилоризома. В ценопопуляционном аспекте основная функция растений данной группы развития – удержание территории, кроме того растения данной категории являются резервом популяции на случай улучшения лесорастительной обстановки.

Однако, во всех вышеперечисленных работах по изучению онтогенеза исследователи основываются на анализе линейных показателей. **Цель работы** данной работы – изучить динамику накопления фитомассы подростом ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДИКА РАБОТ

Исследования проводились в широколиственно-хвойных лесах защитной полосы Павловского водохранилища (р. Уфа, Уфимское плато, Предуралье), в пределах которых отмечается региональный экотонный эффект при совмещении неморального, бореального и степного флоро-ценотических комплексов [Мартыанов и др., 2002; Водоохранно-защитные леса..., 2007]. Подробное описание природно-климатических условий и лесотипологических особенностей территории района исследований представлено ранее [Кулагин Ю.З., 1978; Мартыанов и др., 2002]. Образцы для анализа собирались в трех типах леса – пихто-ельнике осочково-зеленомошном, ельнике мелкопапоротниково-зеленомошном и лиственничнике сфагново-зеленомошном (рис. 1). Краткая характеристика таксационных показателей древостоя и естественного возобновления ели приведены в табл.1.

Таблица 1. Краткая таксационная характеристика древостоя пихто-ельника осочково-зеленомошного (пр. пл. 87), ельника мелкопапоротниково-зеленомошного (пр. пл. 57) и лиственничник сфагново-зеленомошного (пр. пл. 42) широколиственно-хвойных лесов защитной полосы Павловского водохранилища

Ярус	Состав древостоя	Возраст, лет [*]	Полнота	Бонитет [*]	Средний диаметр, см [*]	Средняя высота, м [*]	Запас, м ³ /га ^{**}
пихто-ельник осочково-зеленомошный (пр. пл. 87)							
I	5Е5П + С, Б	110	0,4	II	29,9	28,2	290
II	7П1Е1Кл1Лп	75	0,04		10,9	12,4	
ельник мелкопапоротниково-зеленомошный (пр. пл. 57)							
I	10Е ед. С, Лп, Б	150	0,45	III	31,3	25,6	258
II	6Е2Лп2Б	80	0,10		11,0	10,5	
лиственничник сфагново-зеленомошный (пр. пл. 42)							
I	5Лц5Е ед. П, Б	150	0,61	III	23,0	24,7	254
II	8Е2Лц +Б, ед. П		0,15				

Примечание: * - параметр взят по главной породе; ** - общий запас на га.

В каждом из вышеперечисленных типов леса обирались экземпляры растений подроста с расчетом собрать непрерывный возрастной ряд. В полевых условиях каждое растение выкапывалось с комом земли, после чего корневая система тщательно отмывалась с

целью максимально ее сохранить. После этого отобранное растение разделялось на фракции: хвоя 1-го, 2-го, 3-го, 4-го года и старше, побеги (при их наличии) 1-го, 2-го, 3-го, 4-го года и старше, стволы 1-го, 2-го, 3-го, 4-го года и старше. Корневая система делилась на три фракции: поглощающие (диаметром менее 1 мм.), проводящие (1-3 мм.) и скелетные (более 3 мм.). Полученные фракции тщательно упаковывались в отдельные пакетики. В лабораторных условия образцы сушились до воздушно-сухого состояния. После чего взвешивались с использованием электронных, лабораторных весов Ohaus E 10640 (Швейцария) с точностью до четвертого знака после запятой. Полученные данные обрабатывались с использованием программы Excel.

Рис. 1. Карта района исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований в сокращенном виде приведены ниже в табл. 2. Динамику накопления фитомассы удалось проследить до возраста 10 лет. Анализ табличных данных показывает, что накопление фитомассы подростом ели идет медленно, но достаточно стабильно. В первые пять лет жизни в среднем фитомасса растений увеличивается в 1,5-2,0 раза. Далее наблюдается скачок в динамике, когда в возрасте 6 лет фитомасса растений увеличивается более чем в 4 раза. Данное явление связано с началом массового ветвления растений (переходом из ювенильного онтогенетического состояния в имматурное) и, соответственно, появления побегов 1-го и выше порядков. Далее динамика выравнивается и снова наблюдается медленное, последовательное накопление фитомассы. Особо обращает на себя внимание значительный рост разницы между минимальными и максимальными значениями фитомассы в выборках. Так, если в возрасте 2-3 лет разница довольно незначительна (1,4 и 1,1 раза соответственно), то уже в 9 лет эта цифра достигает почти 90 раз. Данный факт свидетельствует о наличии значительного разнообразия растений подроста ели по фитомассе отдельных особей одного возраста. Анализ распределение фракций по долям от общей фитомассы растений ели показал, что его динамика вполне закономерна (рис. 2-4). С возрастом увеличивается доленое участие побегов за счет снижения долей хвои и стволика. Доля участия корневой системы в общей фитомассе достаточно стабильна и колеблется от 35 до 38%.

Рис. 2. Распределение фракций по долям от общей фитомассы растений ели в возрасте 2 года, %

Рис. 3. Распределение фракций по долям от общей фитомассы растений ели в возрасте 5 лет, %

Рис. 4. Распределение фракций по долям от общей фитомассы растений ели в возрасте 10 лет, %

Таблица 2. Динамика накопления фитомассы подроста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато, мг

Возраст, лет	Хвоя	Стволик	Побеги	Всего надземная часть	Корневая система	Итого	Соотношение мин и макс значений
всходы	-	-	-	6,4±0,51 2,2-13,8	3,2±0,57 0,5-14,1	9,6±0,97 3,0-23,2	7,7
2	6,7±1,70 5,2-10,1	6,9±0,91 5,2-7,9	-	13,6±0,86 12,9-15,3	5,4±2,13 3,3-9,4	19,0±1,99 16,4-22,5	1,4
3	12,1±1,10 10,6-13,0	10,5±1,02 9,4-11,9	-	22,7±1,66 20,8-24,9	6,8±1,13 5,4-8,2	29,4±1,50 27,3-30,75	1,1
4	19,9±7,55 7,5-35,0	13,8±5,04 6,2-25,1	1,2±0,95 0,7-2,2	34,3±13,03 13,7-62,3	17,8±6,88 6,9-31,4	52,1±19,07 25,8-89,5	3,5
5	26,8±19,18 12-74,2	19,5±5,93 11,2-29,3	5,0±6,08 1,9-8,1	47,9±26,62 24,6-111,6	19,0±24,03 2,9-80,0	66,9±49,72 28,0-191,6	6,8
6	119,0±118,71 16,6-281,8	75,2±78,12 12,5-185,9	25,2±25,39 1,1-45,5	213,1±217,99 29,05-513,2	60,7±46,80 14,6-125,2	273,8±264,38 43,65-638,4	14,6
8	123,8±173,82 17,4-299,9	68,5±82,93 13,2-151,6	32,3±49,39 7,1-57,5	213,8±292,08 30,6-509,0	84,8±107,74 20,7-194,2	298,6±399,76 51,3-703,2	13,7
9	206,9±133,42 7,7-672,1	139,2±76,81 8,2-403,7	90,1±69,07 2,1-302,8	413,6±263,13 15,9-1378,6	147,2±85,88 4,7-450,7	560,8±346,33 20,6-1829,3	88,8
10	220,4±85,81 10,9-1010,5	155,8±60,80 9,9-704,7	71,0±34,80 1,7-371,4	437,1±176,31 20,8-2086,6	151,8±51,43 4,0-540,0	588,9±220,91 39,8-2576,6	64,7

ВЫВОДЫ

1. Использование весовых методов позволяет более точно изучить особенности начальных этапов онтогенеза по сравнению с изучением только линейных показателей.
2. Анализ динамики фитомассы подроста ели позволил уточнить наличие критического периода в онтогенезе связанного с образованием боковых побегов и подтвердил закономерность использования данного критерия для разграничения периодов онтогенеза (ювенильного и имматурного).
3. Появление боковых побегов резко увеличивает общую фитомассу растений, что приводит к увеличению общей ассимилирующей поверхности, и, как следствие, появление большего количества питательных веществ для постройки тканей и органов.
4. Анализ динамики фитомассы подроста ели подтвердил наличие такого важного адаптивного механизма, как способность длительное время произрастать в крайне пессимальных условиях, минимизируя свои размеры и, как выяснилось, массу. Таким образом в подполовых условиях отдельные 10-ти летние растения по массе не превышают лучшие 3-х летние экземпляры.
5. В целом наличие столь разнообразных по размерам и массе растений одного возраста свидетельствует о высокой модификационной изменчивости данного вида, направленного на его выживание.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белостоков Г.П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений // Ботанический журнал. 1981. № 1. Т. 66. С. 86–98.
2. Бойченко А.М. О методических особенностях определения возраста у подроста хвойных растущих, в Северной тайге // Лесной журнал. Известия ВУЗов. 1969. № 6. С. 151–152.
3. Давыдычев А.Н. Характеристика предгенеративного периода онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Уфимского плато // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. № 2. С. 59–66.
4. Давыдычев А.Н. Характеристика ювенильного периода в большом жизненном цикле ели сибирской в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато // Изв. ВУЗов. Лесн. журн. 2007. № 1. С. 27–33.
5. Кирсанов В.А. К изучению ценологических популяций лесообразующих древесных растений на пробных площадях (элементы методики) // Биогеоценотические исследования на Урале. Свердловск. 1982. С. 58–77.
6. Кожевникова Н.Д. Биология и экология тянь-шаньской ели. Фрунзе, 1982. 240 с.
7. Корчагин А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника Т. II. М., Л.: 1960. С. 209–241.
8. Кулагин А.Ю. Особенности роста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато // Экология. 2006. № 1. С. 70–73.

9. Мартянов Н.А. Особенности начальных этапов онтогенеза хвойных в различных лесорастительных // Дендрозкология: техногенез и вопросы лесовосстановления. Уфа, 1996. С. 36–49.
10. Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. 1991. № 6. С. 79–88.
11. Николаева С.А. Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях средней тайги // Ботанический журнал. № 3. Т. 87. С. 62–71.
12. Нухимовская Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской в условиях Подмосковья // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. 1971. №2. С. 105–112.
13. Придня М.В. Опыт определения возраста у подроста ели сибирской по сердцевинным узлам // Лесоведение. 1967. № 5. С. 72–77.
14. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботанический журнал. 2001. № 8. Т. 86. С. 72–85.
15. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. 1962. 378 с.
16. Parent S. Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. // Canadian journal of forest research. 2000. V. 30. № 3. P. 513–518.