

АНАЛИЗ ВЫСОТНО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОДРОСТА ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ПОРОД В ВОДООХРАННО-ЗАЩИТНЫХ ЛЕСАХ ПАВЛОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2007 А.Ю. Кулагин, А.Н. Давыдычев, Е.М. Дорожкин, Д.Г. Аскаргов

Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа

Приведены результаты исследований и анализ высотно-возрастной структуры подроста широколиственных пород: липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), ильма горного (*Ulmus glabra* Huds.), клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Для проведения анализа высотно-возрастной структуры впервые на примере подроста широколиственных пород был применен метод анатомического среза, который позволил точно определить календарный возраст и линейный прирост. Установлено, что высотная и возрастная структура подроста широколиственных древесных видов представлена тремя периодами, отличающимися различной интенсивностью роста растений. Первый период характеризуется слабой интенсивностью роста и сопровождается максимальным накоплением растений подроста. Второй период - началом интенсивного роста с незначительным накоплением подроста. В третьем периоде происходит снижение линейного прироста и уменьшение количества подроста широколиственных пород. Показано, что у ильма горного в третьем периоде наряду с резким отпадом подроста сохраняется прогрессивный рост растений.

Подрост древесных пород выступает составляющим звеном лесообразовательного процесса. Произрастая под пологом основного древостоя, подрост испытывает мощное давление со стороны окружающего его фитоценоза. Это оказывает влияние на рост и развитие растений подроста - будущего леса. Следовательно, для выявления общих закономерностей развития будущего древостоя, необходимо изучение динамики формирования подроста под пологом леса. В литературе сведения о характере роста и формирования подроста малочисленны. Вопросами развития хвойных пород на начальных этапах онтогенеза занимались И.И. Левицкий [14] и Р.С. Зубарева [8]. Наиболее подробно анализ высотно-возрастной структуры подроста хвойных пород был проделан Н.А. Мартыновым [16]. Было показано, что данный подход при анализе подроста дает не только наиболее полное представление о перспективе развития будущего леса, но также позволяет составить ретроспективную характеристику лесного фитоценоза. Сравнивая анализ высотно-возрастной структуры, можно также выяснить, как различные лесорастительные условия влияют на состояние отдельного вида в пределах лесорастительного района.

В данной работе анализируется материал по высотно-возрастной структуре подроста широколиственных пород в различных лесорастительных условиях в пределах водоохранно-защитных

лесов Уфимского плато (Предуралье).

Следует указать, что при изучении особенностей роста и развития подроста древесных растений для определения возраста применяют классические методы. Однако классические методы определения возраста по годичным кольцам стволовой древесины на срезах в области эпикотилия или путем подсчета количества годичных приростов по высоте не дают точного календарного возраста подроста древесных растений. Возраст растений, определенный этими классическими методами, может отличаться на десятки лет от абсолютного возраста исследуемых образцов подроста [6, 8, 19, 23]. Причина таких значительных отклонений связана с тем, что в течение онтогенеза наблюдается изменение формы роста подроста широколиственных пород, которое проявляется в полегании стволика (главной оси) и образовании впоследствии (из-за резкого изменения камбиальной деятельности) одревесневшего многолетнего корневища - ксилоризомы, или многолетнего основания - ксилоподия [1, 4, 5, 9, 15, 21, 22].

В представленной работе описывается анатомический метод определения точного календарного возраста, основанный на учете количества воздушных полостей, которые ежегодно образуются в основании верхушечной почки побега. Использование данного метода дает возможность не только избежать грубые ошибки при

определении календарного возраста, но также с высокой точностью определить годовой линейный прирост растений подроста по главной оси. Отметим, что на примере подроста широколиственных пород данный анатомический метод был применен впервые.

Объекты и методы исследования

Исследование особенностей подпологового возобновления и анализ высотно-возрастной структуры подроста широколиственных пород проводились в условиях Башкирского Предуралья (Уфимское плато) в пределах водоохранных лесов Павловского водохранилища (р. Уфа). Уникальность района исследования заключается в сосредоточении на небольшой территории широкого спектра типов лесорастительных условий (ЛРУ) (рис. 1). Здесь выделяется 14 типов ЛРУ [13, 17]. Особо следует отметить наличие многолетней почвенной мерзлоты на северных и южных склонах, а также представленность в этих лесах практически всех древесных пород-лесообразователей, произрастающих на территории Предуралья и Южного Урала. В пределах водоохранный-защитной полосы Павловского водохранилища отмечается наличие дубняков, ильмовников и кленовников, отсутствующих в центральной части Уфимского плато [10-12]. Следует отметить, что Предуралье является восточным крылом ареала клена остролистного [3].

Объектами настоящего исследования является мелкий (высотой менее 0,5 м) и крупный подрост липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), ильма горного (*Ulmus glabra* Huds.), клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.)

Отбор модельных растений подроста широколиственных пород проводился на сети постоянных пробных площадей. Пробные площади по 0,25 га закладывались в различных типах ЛРУ. В пределах каждой пробной площади для учета количества мелкого подроста закладывалось по 100 учетных площадок площадью по 0,5 м². Крупный подрост учитывался на 30 площадках площадью по 4 м². При перерасчете указывалась высота и возраст растений подроста, а также их жизненное состояние.

Для изучения особенностей роста и определения календарного возраста растения подроста выкапывались на участках, прилегающих к границам постоянных пробных площадей. При этом для характеристики подроста широколиственных пород впервые был применен метод анатомического анализа по следу верхушечной почки побе-

га на продольном срезе стебля. Для этого у каждого образца определяется местонахождение гипокотилия (подсемядольное колено). Затем, начиная с гипокотилия, ствол расщепляется по сердцевине. Далее с использованием монокуляра (МОВ-1-15х) просматривается сердцевина, учитывается количество расширений или воздушных полостей, ежегодно образуемых в основании верхушечной почки главного побега. В сумме их количество дает точный календарный возраст исследуемых образцов [2, 20].

Важной составляющей характеристики подроста древесных растений является жизненное состояние растений подроста. Под понятием «тип жизненного состояния» подразумевается преобладание в каждой группе сильноугнетенных, среднеугнетенных или неугнетенных растений. На этой основе выделяются следующие типы жизненного состояния подроста: процветающий (с преобладанием неугнетенных и среднеугнетенных растений), равновесный (с увеличенной долей среднеугнетенных растений) и депрессивный (с преобладанием сильноугнетенных растений) [7, 16].

Для анализа высотно-возрастной структуры подрост объединялся по 2 летним возрастным группам, для каждой из которых подсчитывалась средняя высота. При анализе были использованы: кривая линейного хода роста, кривая относительного линейного прироста, кривая относительного участия возрастных групп, а также диаграмма жизненного состояния растений подроста.

Построение кривой относительного линейного прироста производилось по точкам, найденным по формуле:

$$P = ((H_n - H_{n-1}) / H_{n-1}) \cdot 100\%, \quad (1)$$

где P - относительный линейный прирост, %; H_n - средняя высота подроста данной возрастной группы, см; H_{n-1} - средняя высота подроста предыдущей возрастной группы, см.

Кривая относительного участия возрастных групп строилась по точкам, определенным по формуле:

$$Y = (n/N) \cdot 100\%, \quad (2)$$

где Y - относительное участие возрастных групп, %; n - количество подроста данной возрастной группы, шт.; N - общее количество подроста в рассматриваемых возрастных группах, шт.

При определении состояния подроста осуществлялась его группировка на «сильноугнетенные», «среднеугнетенные» и «неугнетенные». Группировка проводилась вокруг среднего класса высоты, который определялся по формуле:

$$\pm AN_{cp} = (H_{max} - H_{min}) / 6, \quad (3)$$

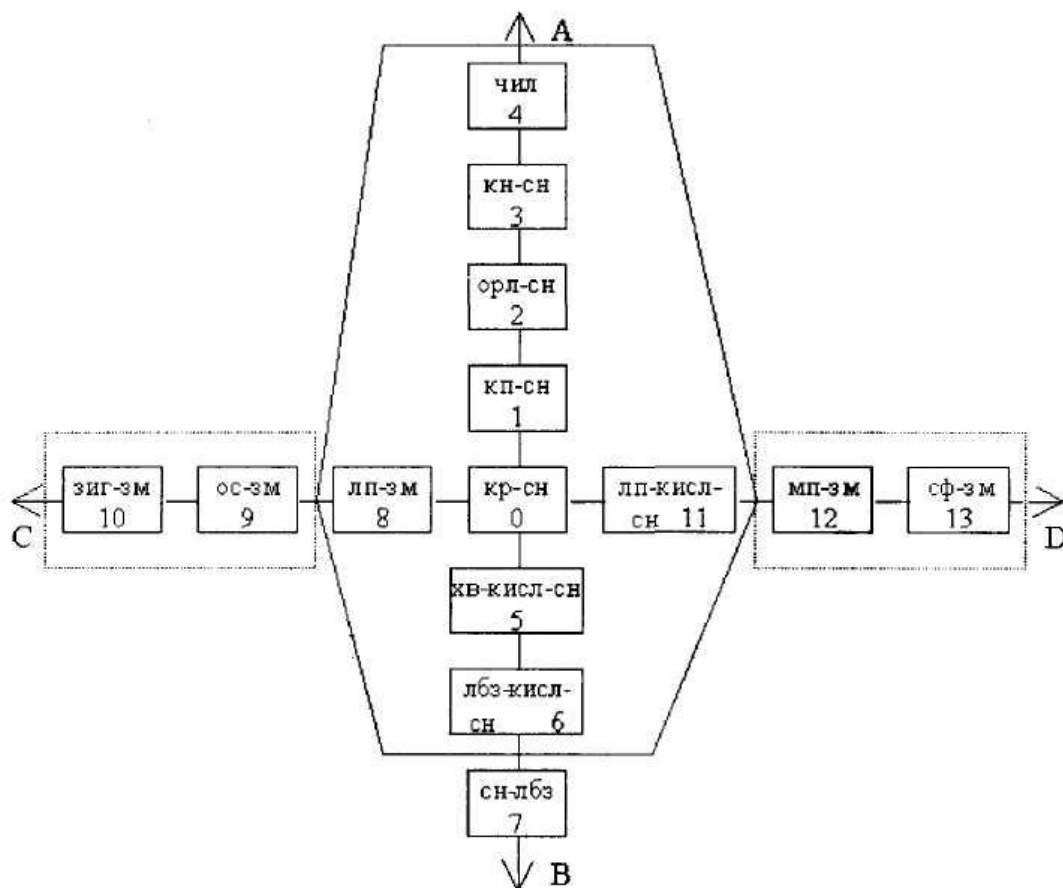


Рис. 1. Обобщенная схема типов лесорастительных условий (по Ю.З. Кулагину, 1978; Н.А. Мартьянову, А.А. Баталову, А.Ю. Кулагину, 2002).

A (0-4) – ряд ксеротрофитизации; C (0-10) – ряд гелиопсихротрофитизации;

B (0-7) – ряд гидротрофитизации; D (0-13) – ряд сциопсихротрофитизации.

————— – группа сложных (снитевых) типов леса;

..... – группа зеленомошных типов леса.

Расшифровка сокращений типов ЛРУ: 0-кр-СН – крапивно-снитевый; 1-кп-СН – крупнопоротниково-снитевый; 2-орл-СН – орляково-снитевый; 3-кн-СН – коротконожково-снитевый; 4-чил – чилиговый;

5-хв-кисл-СН – хвощево-кислично-снитевый; 6-лбз-кисл-СН – лабазниково-кислично-снитевый;

7-СН-лбз – снитево-лабазниковый; 8-лп-эм – липняково-зеленомошный;

9-ос-эм – осочково-зеленомошный; 10-зиг-эм – зигаденусово-зеленомошный;

11-лп-кисл-СН – липняково-кислично-снитевый; 12-мп-эм – мелкопоротниково-зеленомошный;

13-сф-эм – сфагново-зеленомошный.

где $\pm ДНср$ - средняя группа высот, см; $Н_{max}$ - максимальная высота подроста данной возрастной группы, см; $Н_{min}$ - минимальная высота подроста данной возрастной группы, см.

Результаты и их обсуждение

Высотно-возрастная структура подроста липы мелколистной

Анализ высотно-возрастной структуры подроста липы мелколистной охватывает возрастной период до 30 лет в крупнопоротниково-снитевом (1), до 28 лет - в хвощево-кислично-снитевом (5) и липняково-зеленомошном (8) типах ЛРУ.

Кривая линейного хода роста подроста липы

произрастающего под пологом крупнопоротниково-снитевого типа ЛРУ (рис. 2, кривая I) показывает, что лишь к 17-18 годам он достигает высоты 50 см, редкие растения достигают этой высоты к 13-14 годам. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 2, кривая II) четко выделяется три периода в росте липы: 1 - замедленного роста до 8 лет со значительным накоплением подроста (рис. 2, кривая III); 2 - усиленного роста до 22 лет со значительным накоплением подроста в начале периода и значительным отпадом в конце и 3 - замедления темпов роста и усиленным отпадом лишь в некоторых возрастных группах. В первом периоде подрост достигает высоты $15,9 \pm 0,3$ см, во втором -

112±5,1 см, третьем - 90,0±17,1 см (рис. 2, кривая I). Средние годовичные линейные приросты соответственно равны 2,1±0,1 см; 9,4±1,5 см и 5,4±1,1 см. В целом состояние подроста можно охарактеризовать как равновесное с увеличенной долей неугнетенных и преобладанием среднеугнетенных особей. Диаграмма жизненного состояния подроста показывает изменения в различных возрастных группах. Подрост 23-28 лет является депрессивным с большим преобладанием сильноугнетенных особей и уменьшенной долей среднеугнетенных. Для остальных возрастных групп подроста отмечается увеличенная доля участия среднеугнетенных и неугнетенных особей (рис. 2, IV).

Большинство растений подроста липы в хвощово-кислично-снытевом типе ЛРУ достигают высоты 50 см к 17-18 годам, а отдельные растения к 11-12 годам. При рассмотрении высотно-возрастной структуры подроста липы можно выделить три периода: 1- замедленного роста до 7-8 лет (рис. 3, кривая II), с небольшим накоплением подроста (рис. 3, кривая III), 2 - усиленного роста, со значительным накоплением подроста в 13-14 и 19-20 лет и его интенсивным отпадом в 17-18 и 23-24 летних возрастных группах и 3 - замедления темпов роста, где отпад подроста мал. В первом периоде подрост достигает высоты 18,0±0,4 см, во втором - 84,1±4,6 см и в третьем - 103,7±8,6 см. Средние годовичные линей-

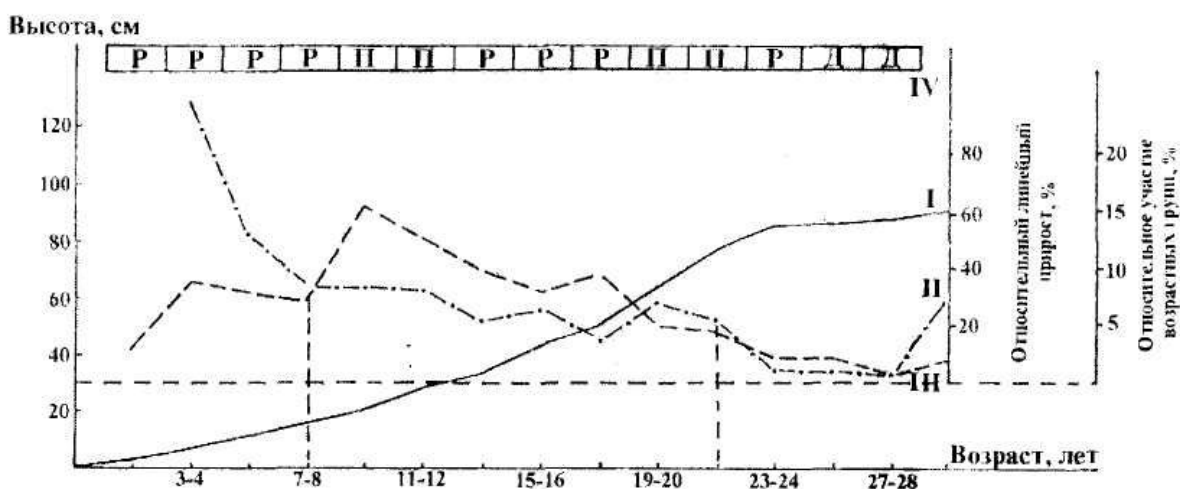


Рис. 2. Высотно-возрастная структура подроста липы мелколистной в крупнопоротниково-снытевом типе ЛРУ: I - кривая линейного хода роста, II - кривая относительного линейного прироста, III - кривая относительного участия возрастных групп, IV - диаграмма жизненного состояния подроста (П - процветающий, Р - равновесный, Д - депрессивный типы жизненного состояния [по: 7]).

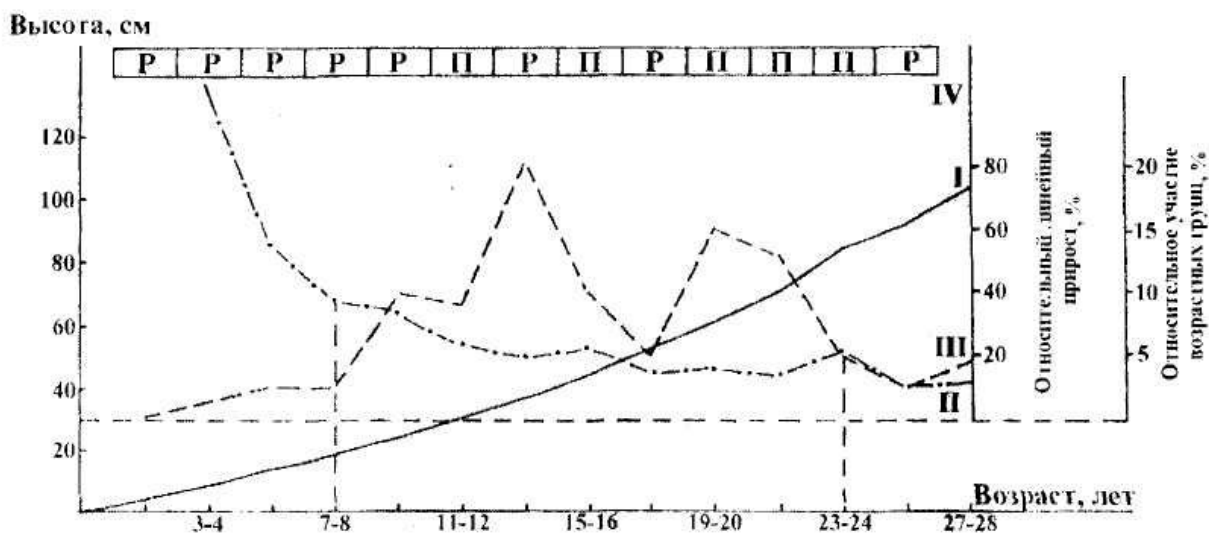


Рис. 3. Высотно-возрастная структура подроста липы мелколистной в хвощово-кислично-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2.

ные приросты соответственно равны $2,7 \pm 0,1$ см; $7,7 \pm 1,1$ см и $8,1 \pm 1,3$ см. В целом состояние подростка можно охарактеризовать как процветающее с увеличенной долей неугнетенных и преобладанием среднеугнетенных особей. Подрост с депрессивным жизненным состоянием отсутствует во всех возрастных группах (рис. 3, IV).

В липняково-зеленомошном типе ЛРУ подрост липы растет медленно и достигает яруса крупного подростка (высота 50 см) в основном к 23-24 годам, отдельные растения к 15-16. Различимы три периода роста (рис. 4, кривая II): 1 - медленный рост при незначительном отпаде подростка до 7-8 лет (рис. 4, кривая III); 2 - усиленный рост

с интенсивным отпадом после 13-14 летней возрастной группы и 3 - замедление темпов роста с продолжающимся интенсивным отпадом. В первом периоде подрост достигает высоты $17,3 \pm 0,4$ см, во втором - $44,7 \pm 1,8$ см, третьем - $59,6 \pm 1,4$ см. Средние годовые линейные приросты соответственно равны $1,9 \pm 0,1$ см; $4,0 \pm 0,4$ см и $2,0 \pm 0,7$ см. Общее состояние подростка липы в этих условиях является депрессивным с преобладанием сильноугнетенных и пониженным участием среднеугнетенных особей. Подрост с 17 до 22 лет находится в депрессивном состоянии, улучшая свою структуру до равновесной в 23-24 года (рис. 4, IV).

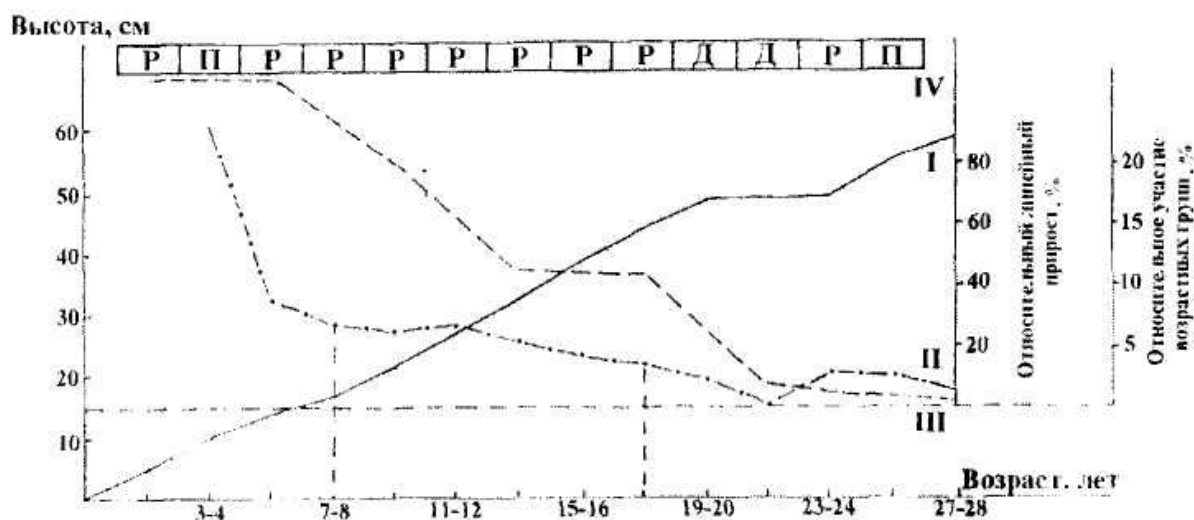


Рис. 4. Высотно-возрастная структура подростка липы мелколистной в липняково-зеленомошном типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что на рис. 2.

Сравнение кривых динамики роста подростка липы в различных типах лесорастительных условий показывает, что наиболее хороший рост подростка наблюдается под пологом насаждений хвощево-кислично-снытевого типа ЛРУ, самый медленный - в липняково-зеленомошном. Отличия роста в крайних вариантах значительны: подрост в хвощево-кислично-снытевом типе ЛРУ достигает высоты 50 см на 6 лет раньше, чем в липняково-зеленомошном, и к 28 годам разница в высоте достигает 44,1 см. Разницы в высотах во всех рассмотренных типах ЛРУ проявляются с 13-14 лет, и максимума достигают к 27-28 годам. Рост подростка липы в таких различных условиях, как крупнопоротниково-снытевый и хвощево-кислично-снытевый, практически аналогичен, но судьба его различна. В крупнопоротниково-снытевом типе ЛРУ в подросте липы после 23-24 лет преобладают сильноугнетенные

растения и их жизненное состояние можно охарактеризовать как депрессивное.

Высотно-возрастная структура подростка ильма горного.

Изучение динамики роста и возрастной структуры семенного подростка ильма горного проводились до возраста 26 лет в крупнопоротниково-снытевом (1) и липняково-зеленомошном (8), до 24 лет - в хвощево-кислично-снытевом (5) и до 22 лет в коротконожково-снытевом (3) типах ЛРУ.

Кривая хода роста ильма горного (рис. 5, кривая I), произрастающего в липняке крупнопоротниково-снытевом (1), свидетельствует о том, что лишь к 15-16 годам подрост достигает высоты 50 см, отдельные растения достигают этой высоты к 9-10 годам. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 5, кривая II)

четко выделяются три периода в росте: 1 - замедленного роста до 5-6 лет с незначительным накоплением подроста под пологом древостоя (рис. 5, кривая III); 2 - усиленного роста и значительного накопления подроста до 11-12 лет; 3 - сохраняется прогрессивный рост, с одновременным усиленным отпадом подроста в 17-18 летней возрастной группе. В первом периоде подрост достигает высоты $14,5 \pm 0,4$ см, во втором - $33,0 \pm 1,4$ см, третьем - $122,2 \pm 5,5$ см (рис. 5, кривая I). Средние годовые линейные приросты соответственно, составляют $2,1 \pm 0,1$ см; $4,4 \pm 0,6$ см и $11,4 \pm 0,9$ см. В целом состояние подроста равновесное с увеличенной долей неугнетенных и преобладанием среднеугнетенных особей (рис.

5, IV).

В пихтаче-ельнике липняково-зеленомошном (8) высота 50 см преодолевается основной массой подроста в 16 лет. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 6, кривая II) выделяются три периода: 1 - медленного роста до 7-8 лет, с незначительным накоплением подроста под пологом древостоя (рис. 6, кривая III); 2 - усиленного роста со значительным накоплением подроста в 14 лет; 3 - прогрессивного роста со значительным отпадом. В первом периоде подрост достигает высоты $21,0 \pm 0,7$ см, во втором - $45,1 \pm 2,8$ см и в третьем - $117,8 \pm 11,7$ см (рис. 6, кривая I). Линейный прирост в первом периоде равен $3,3 \pm 0,2$ см, во втором - $6,0 \pm 0,8$ см

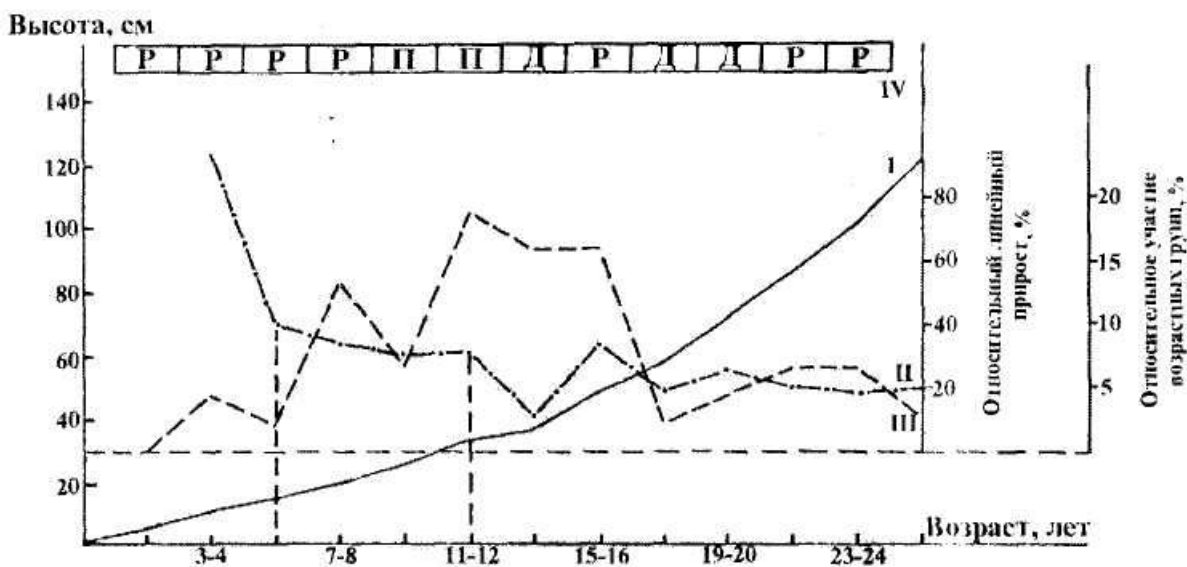


Рис. 5. Высотно-возрастная структура подроста ильма горного в крупнопоротниково-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

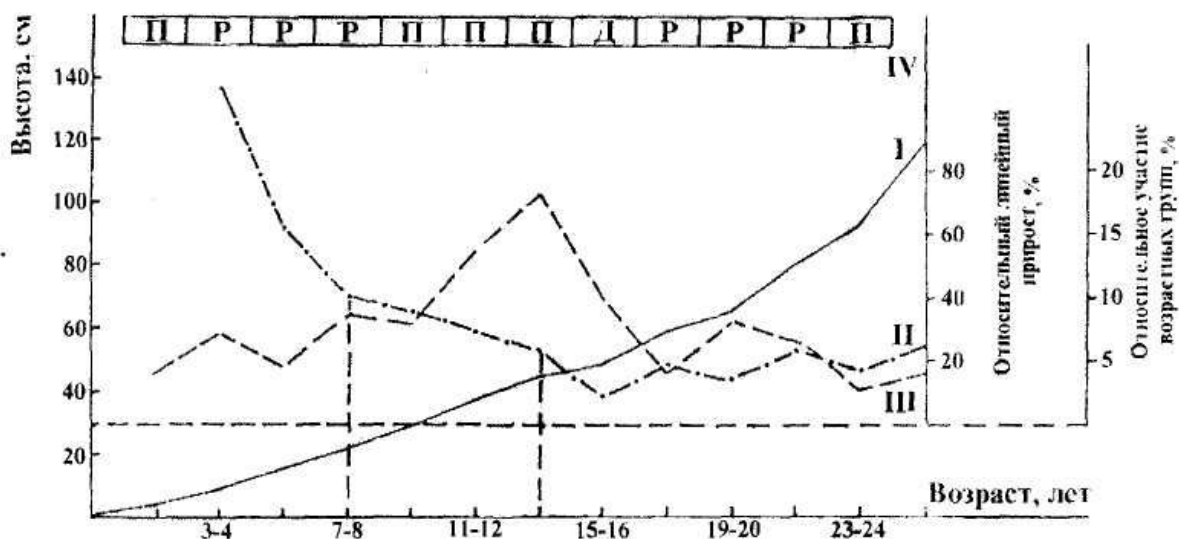


Рис. 6. Высотно-возрастная структура подроста ильма горного в липняково-зеленомошном типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

и третьем - $21,9 \pm 6,0$ см. Тип жизненного состояния подроста в этом типе леса равновесный с преобладанием неугнетенных и среднеугнетенных растений (рис. 6, IV). Лишь в 15-16 лет подрост характеризуется как депрессивный с преобладанием сильноугнетенных растений.

Большинство экземпляров подроста, в ельнике-пихтаче хвощево-кислично-снытевом (5) достигает высоты 50 см к 15-16 годам (рис. 7, кривая I), отдельные растения к 11-12 годам. При рассмотрении высотно-возрастной структуры подроста выделены три периода (рис. 7, кривая II): 1 - замедленного роста до 7-8 лет, со значи-

тельным накоплением подроста (рис. 7, кривая III); 2 - усиленного роста со значительным накоплением подроста до 12 лет; 3 - прогрессивно-го роста с усиленным отпадом подроста. В первом периоде подрост достигает высоты $21,2 \pm 0,5$ см, во втором - $43,7 \pm 1,9$ см и третьем - $90,3 \pm 14,4$ см (рис. 7, кривая I). Среднегодовые линейные приросты, соответственно, равны $3,3 \pm 0,2$ см, $5,7 \pm 0,6$ см и $12,0 \pm 2,7$ см. В целом состояние подроста процветающее с увеличенной долей неугнетенных и преобладанием среднеугнетенных растений (рис. 7, IV).

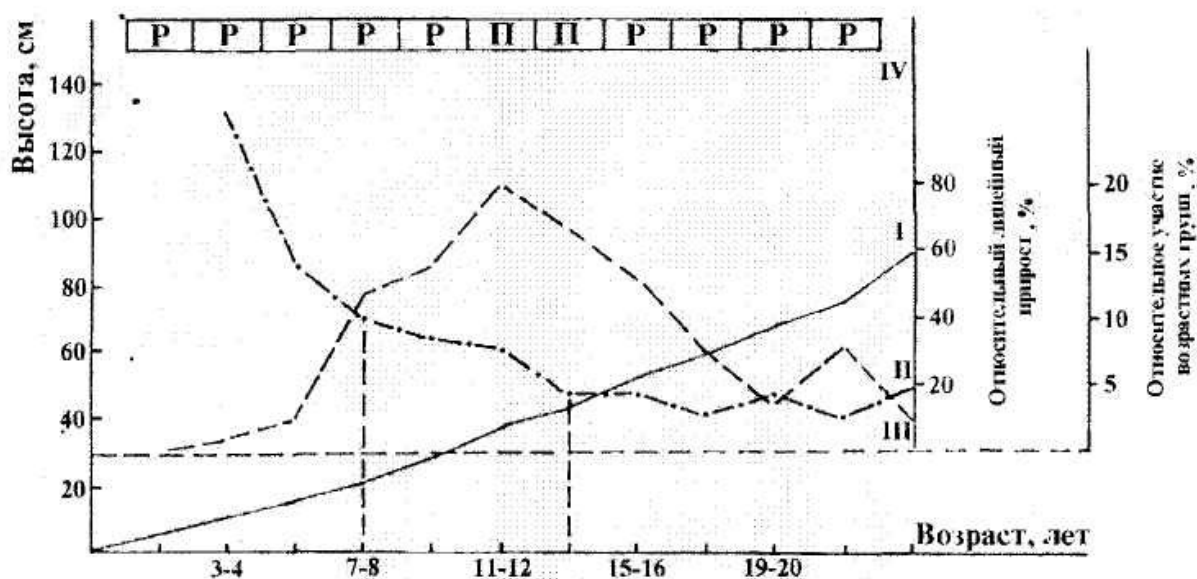


Рис. 7. Высотно-возрастная структура подроста ильма горного в хвощево-кислично-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Подрост под пологом липняка коротконожково-снытевого (3) достигает высоты 50 см в основном к 15-16 годам, отдельные растения к 11-12 годам. Выделяются три периода роста (рис. 8, кривая II): 1 - медленный рост и значительное накопление подроста до 7-8 лет (рис. 8, кривая III); 2 - усиленный рост, сопровождающийся интенсивным отпадом; 3 - замедление роста с интенсивным отпадом подроста. В первом периоде подрост достигает высоты $24,7 \pm 1,3$ см, во втором - $47,5 \pm 1,8$ см и третьем - $40,4 \pm 3,8$ см. Соответственно, линейные приросты в первом периоде составили $4,1 \pm 1,0$ см, во втором - $3,9 \pm 1,3$ см и в третьем - $8,4 \pm 1,9$ см. Резкое падение высоты растений в третьем периоде объясняется многочисленными перевершиниваниями, побеги замещения при этом характеризуются интенсивным ростом. Тип жизненного состояния подроста в этом типе леса равновесный с преобладани-

ем сильно- и среднеугнетенных растений (рис. 8, IV).

При рассмотрении кривых роста подроста ильма горного под пологом леса в различных типах ЛРУ отмечено, что в условиях местообитания, приуроченных к широким плато, западным и восточным крутосклонам, а также к подошвам склонов развитие растений происходит сходным образом, но с небольшими отклонениями. Так, подрост ильма в липняке крупнопоротниково-снытевом, отставая в интенсивности роста относительно ельника-пихтача хвощево-кислично-снытевого в 11-14 лет на 6.3 см, догоняет его к 18 годам. В первые 14 лет наиболее интенсивно растет подрост в липняке коротконожково-снытевом типе леса, однако затем рост его значительно снижается.

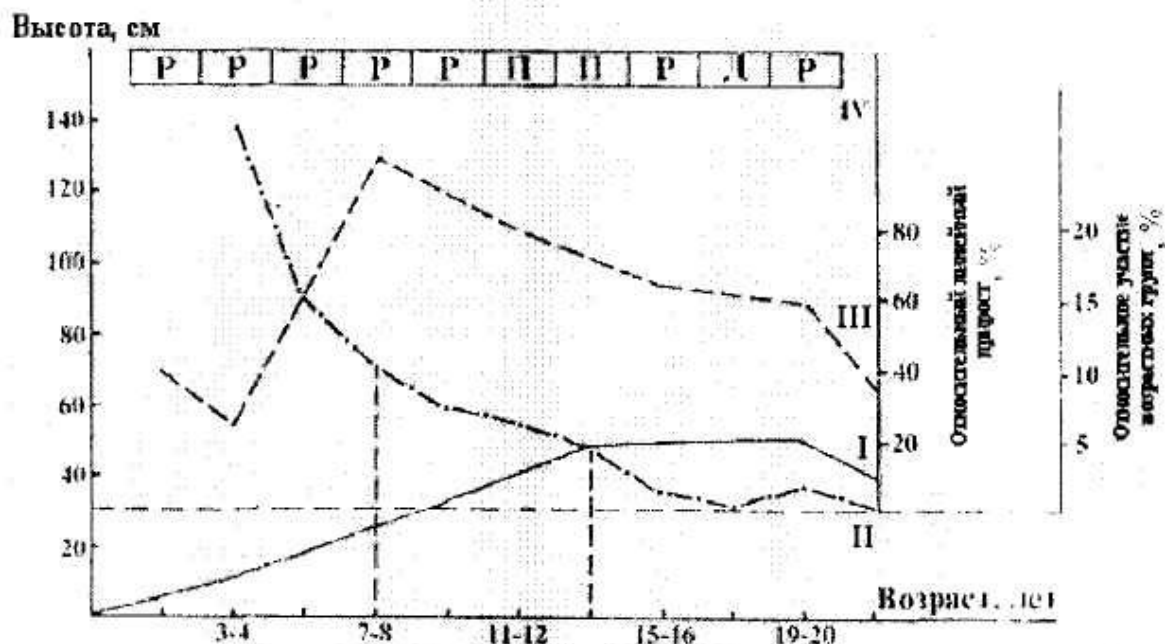


Рис. 8. Высотно-возрастная структура подроста ильма горного в коротконожково-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Высотно-возрастная структура подроста клена остролистного.

Изучение динамики роста и возрастной структуры подроста клена остролистного охватывает возрастной период до 38 лет в чилиговом, до 30 лет в крупнопоротниково-снытевом, до 26 лет в липняково-зеленомошном, до 24 лет в орляково-снытевом и до 12 лет в коротконожково-снытевом типах ЛРУ. Чилиговый тип ЛРУ приурочен к инсолируемым склонам, крупнопоротниково-снытевый и орляково-снытевый к широким выровненным плато, липняково-зеленомошный к восточным и западным крутосклонам, коротконожково-снытевый к узким плато и южным перегибам.

Кривая хода роста подроста клена (рис. 9, кривая I), произрастающего в чилиговом типе ЛРУ показывает, что лишь к 17-18 годам он достигает высоты 50 см, отдельные растения - в 13-14 лет. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 9, кривая II) выделяются три периода в росте клена: 1- замедленного роста до 7-8 лет с одновременным накоплением подроста в 5-6-летней возрастной группе и значительным отпадом в конце периода (рис. 9, кривая III); 2 - усиленного роста до 17-18 лет с интенсивным отпадом и 3 - замедления темпов роста с незначительным отпадом. В первом периоде подрост клена достигает высоты $19,9 \pm 0,5$ см, во втором - $55,3 \pm 2,8$ см и третьем - $107,7 \pm 3,3$

см (рис. 9, кривая I).

Средние годовые линейные приросты соответственно равны $2,3 \pm 0,2$ см, $4,7 \pm 0,7$ см и $5,1 \pm 0,7$ см. В целом состояние подроста можно охарактеризовать как равновесное с увеличенной долей неугнетенных и преобладанием среднеугнетенных растений. Растения подроста 17-18- и 27-30-летних возрастных групп являются депрессивными с большим преобладанием сильноугнетенных растений и уменьшенной долей среднеугнетенных. Для остальных возрастных групп подроста клена остролистного характерна увеличенная доля среднеугнетенных и неугнетенных растений (рис. 9, IV).

Высота 50 см преодолевается основной массой подроста клена, произрастающего под пологом крупнопоротниково-снытевого типа ЛРУ, в 15-16 лет. По характеру кривой относительного линейного прироста четко выделяются три периода (рис. 10, кривая II): 1 - замедленного роста до 7-8 лет с интенсивным отпадом подроста (рис. 10, кривая III); 2 - усиленного роста с перемежающимся накоплением и отпадом подроста до 21-22 лет и 3 - замедления темпов роста с незначительным отпадом. В первом периоде подрост достигает высоты $20,3 \pm 0,4$ см, во втором - $96,1 \pm 6,2$ см и третьем - $128,9 \pm 8,7$ см (рис. 10, кривая I). Средний годичный прирост в первом периоде равен $3,0 \pm 0,2$ см, втором - $8,8 \pm 1,3$ см и третьем - $3,5 \pm 0,6$ см. Тип жизненного со-

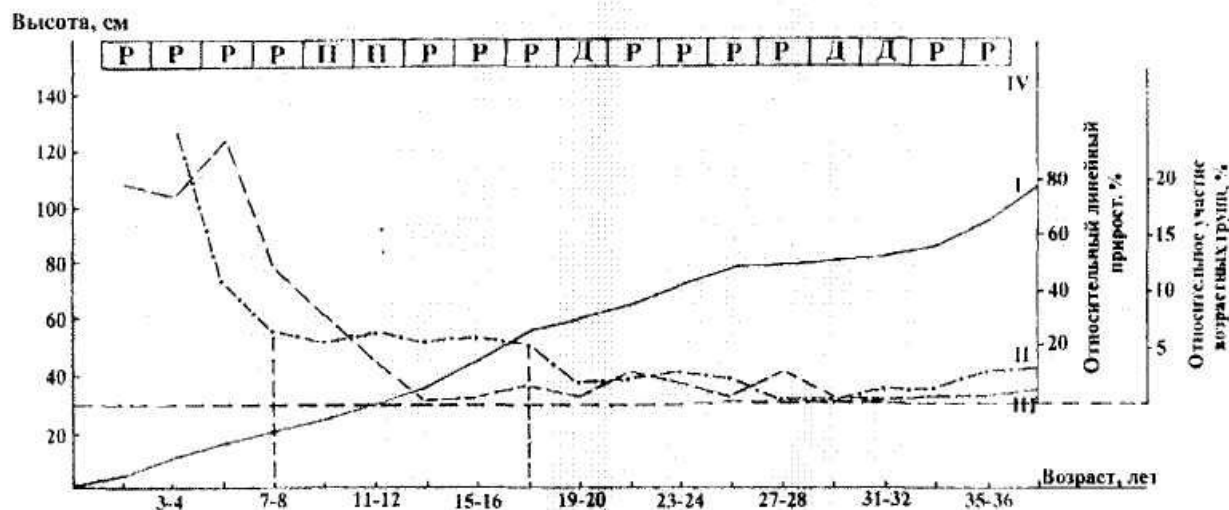


Рис. 9. Высотно-возрастная структура подроста клена остролистного в чилиговом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

стояния подроста клена равновесный с преобладанием неугнетенных и среднеугнетенных растений. Большинство растений различных возрастных групп подроста клена также равновесные

(рис. 10, IV). Показательно, что лишь подрост 25-26 лет является депрессивным с преобладанием сильноугнетенных растений.

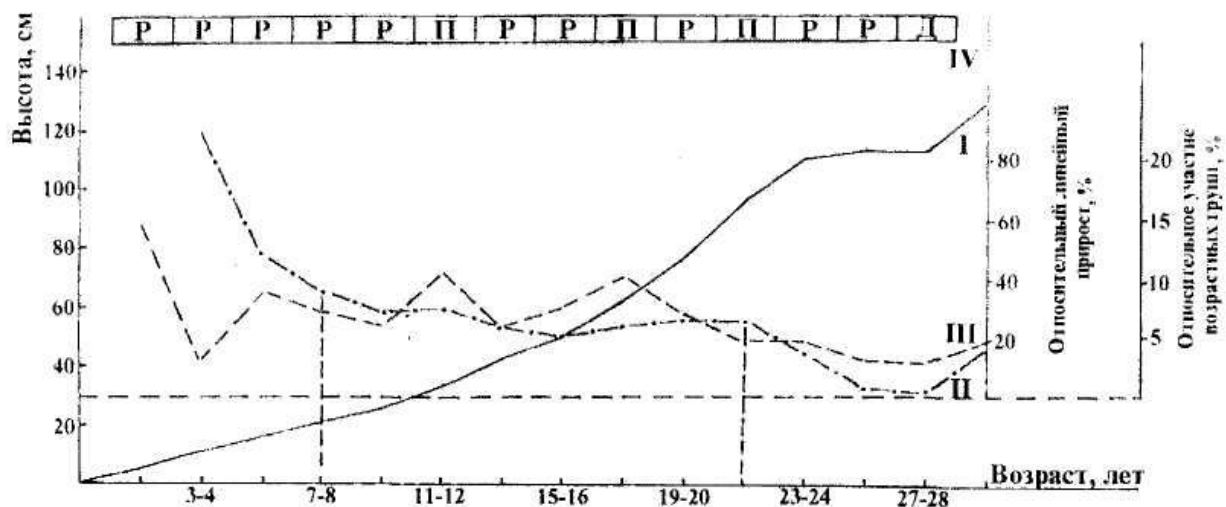


Рис. 10. Высотно-возрастная структура подроста клена остролистного в крупнопоротниково-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Большинство растений подроста клена в липняково-зеленомошном типе ЛРУ достигает высоты 50 см к 15-16 годам, отдельные растения в 11-12 лет. При рассмотрении высотно-возрастной структуры подроста клена можно выделить три периода (рис. 11, кривая II): 1 - замедленного роста до 7-8 лет со значительным накоплением подроста (рис. 11, кривая III); 2 - усиленного роста с постепенным накоплением подроста до 18 лет и 3 - уменьшение интенсивности роста с раз-

личной долей участия растений разных возрастных групп и отпадом подроста. В первом периоде подрост достигает высоты $19,5 \pm 0,4$ см, во втором - $62,0 \pm 3,3$ см и третьем - $110,1 \pm 11,0$ см (рис. 11, кривая I). Средние годовые линейные приросты соответственно равны $2,7 \pm 0,1$ см; $6,6 \pm 0,8$ см и $8,7 \pm 1,9$ см. В целом состояние подроста клена остролистного в этом типе ЛРУ можно охарактеризовать как процветающее с увеличенной долей неугнетенных и преоблада-

нием среднеугнетенных растений. Только лишь подрост 19-20-летней возрастной группы являет-

ся депрессивным, в которой преобладают сильноугнетенные растения (рис. 11, IV).

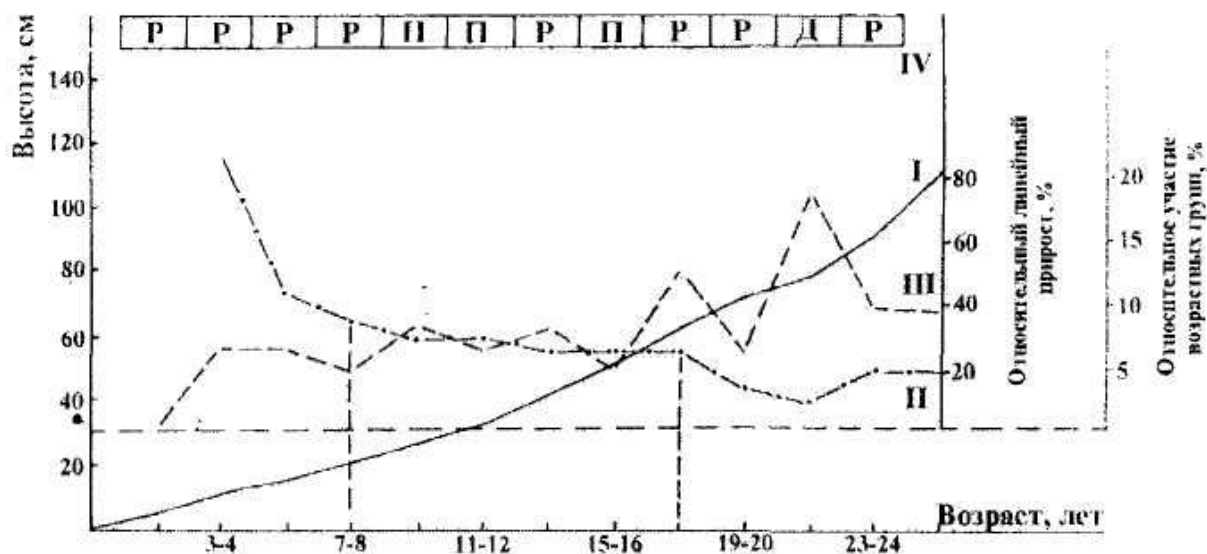


Рис. 11. Высотно-возрастная структура подростка клена остролистного в липняково-зеленомошном типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Кривая хода роста подростка клена, произрастающего в орляково-снытевом типе ЛРУ показывает, что лишь к 19-20 годам он достигает высоты 50 см, редко - в 15-16 лет. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 12, кривая II) четко выделяются три периода в росте подростка клена остролистного: 1 - замедленного роста с интенсивным накоплением подростка (рис. 12, кривая III); 2 - усиленного роста со значительным отпадом подростка и 3 - замедления темпов роста с продолжающимся интен-

сивным отпадом подростка. В первом периоде подрост достигает высоты $19,8 \pm 0,5$ см, во втором - $39,5 \pm 1,8$ см и третьем - $63,5 \pm 4,8$ см (рис. 12, кривая I). Средние годовые линейные приросты соответственно равны $2,4 \pm 0,2$ см, $3,4 \pm 0,6$ см и $2,0 \pm 0,5$ см. Жизненное состояние подростка можно охарактеризовать как равновесное с увеличенной долей среднеугнетенных и неугнетенных растений. Подрост с депрессивным жизненным состоянием отсутствует во всех возрастных группах (рис. 12, IV).

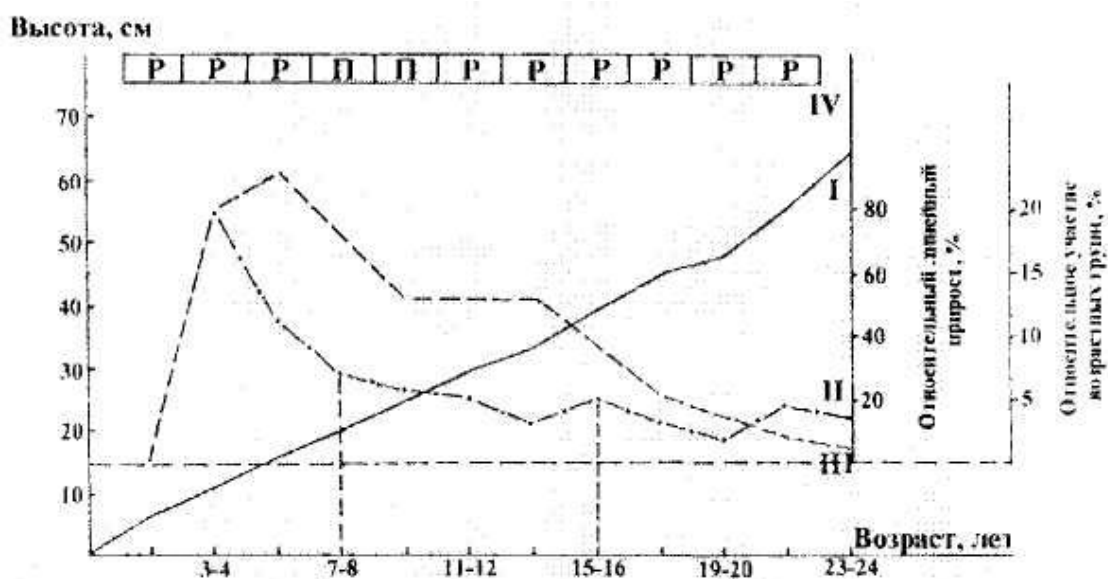


Рис. 12. Высотно-возрастная структура подростка клена остролистного в орляково-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Подрост клена в условиях коротконожково-снытевого типа ЛРУ представлен в основном угнетенными растениями подроста клена. Крупный подрост всегда немногочислен и встречается только в окнах древостоя. Мелкий подрост появляется регулярно, но отмирает в основной своей массе.

Растет клен в этих условиях неудовлетворительно и достигает максимальной высоты лишь

23 см, отдельные растения до 36 см. Относительные линейные приросты снижаются в течение всего рассматриваемого периода, но более резко в 5-6-летней возрастной группе (рис. 13, кривая II). Параллельно происходит интенсивный отпад подроста до 7-8 лет, после чего наблюдается небольшое накопление и снова отпад (рис. 13, кривая III). Общее состояние подроста клена здесь оценивается как депрессивное (рис. 13, IV).

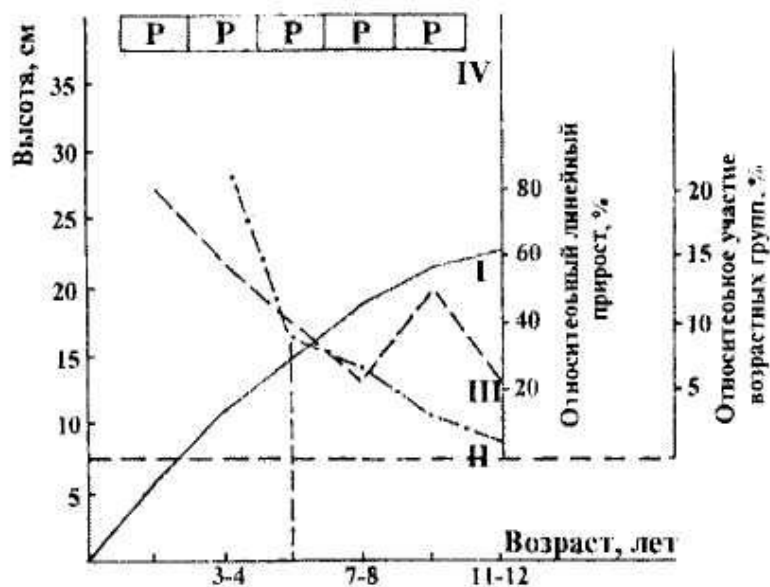


Рис. 13. Высотно-возрастная структура подроста клена остролистного в коротконожково-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Сравнение кривых динамики роста клена в различных типах ЛРУ показывает, что наиболее хороший рост подроста клена наблюдается под пологом насаждений крупнопоротниково-снытевого ($128,9 \pm 8,7$ см), липняково-зеленомошного ($110,1 \pm 11,0$ см) и чилигового ($107,7 \pm 3,3$ см) типов ЛРУ, а самый медленный - в коротконожково-снытевом ($22,9 \pm 1,3$ см). Средние показатели роста отмечаются в орляково-снытевом типе ЛРУ - $63,5 \pm 4,8$ см. Отличия роста в крайних вариантах значительны. Подрост в крупнопоротниково-снытевом типе ЛРУ достигает высоты 50 см на 4 года раньше, чем в орляково-снытевом типе ЛРУ. К 24 годам разница в высоте достигает 46,6 см. Отличия в росте начинают проявляться с 5-6 лет и достигают максимума в 19-24-летней возрастной период. В этот же период большие различия имеют и высоты подроста клена, произрастающего в насаждениях чилигового и орляково-снытевого типов ЛРУ.

Высотно-возрастная структура подроста дуба черешчатого.

Изучение динамики роста и возрастной структуры подроста дуба черешчатого изучалась до возраста 24 лет в чилиговом (4), до 18 лет в лип-

няково-зеленомошном (8) и до 10 лет в орляково-снытевом (2) типах ЛРУ.

Кривая хода роста показывает (рис. 14, кривая I), что подрост, произрастающий в дубняке чилиговом лишь к 15-16 годам достигает высоты 50 см, редкие растения к 5-6 годам. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 14, кривая II) четко выделяются три периода в росте: 1 - замедленного роста до 9-10 лет, с перемежающимся накоплением и отпадом подроста (рис. 14, кривая III); 2 - некоторое увеличение прироста с перемежающимся накоплением и 3 - прогрессивный рост с небольшим отпадом. В первом периоде подрост достигает высоты $37,1 \pm 1,6$ см, во втором - $61,7 \pm 3,5$ см и третьем - $76,2 \pm 4,9$ см (рис. 14, кривая I). Средние годовые приросты, соответственно равны $2,6 \pm 0,2$ см, $2,6 \pm 0,5$ см, $1,8 \pm 0,7$ см. В целом состояние подроста дуба можно охарактеризовать как равновесное с увеличенной долей неугнетенных и преобладанием среднеугнетенных растений. Подрост 15-16 и 17-18-летних возрастных групп является депрессивными с большим преобладанием сильноугнетенных и уменьшенной долей среднеугнетенных растений (рис. 14, IV).

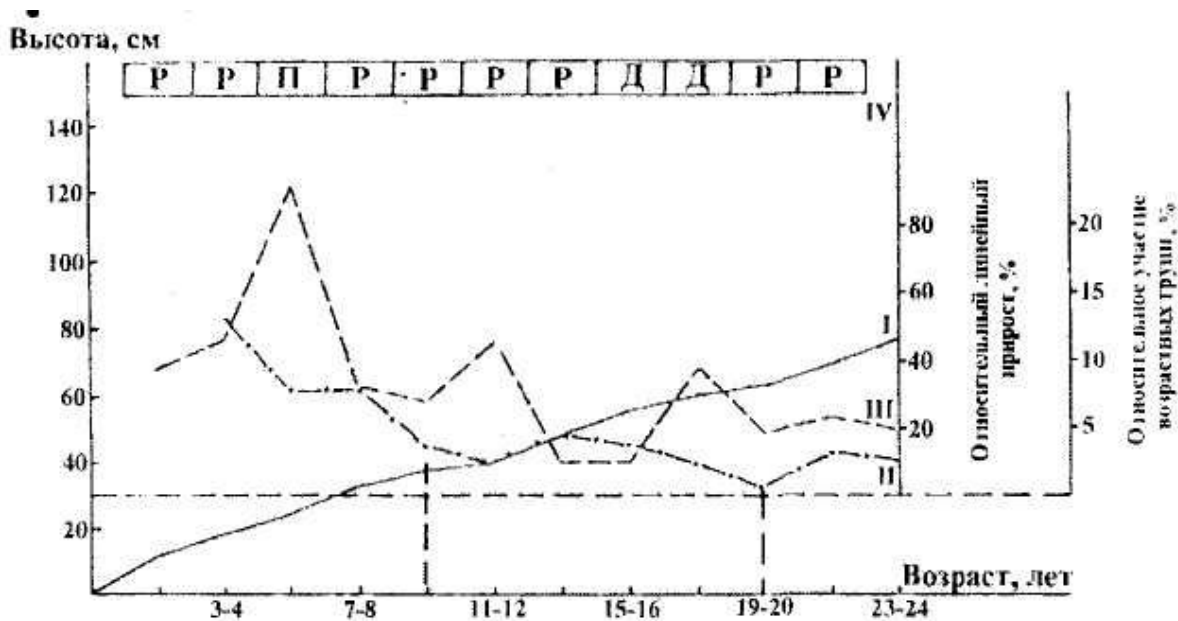


Рис. 14. Высотно-возрастная структура подроста дуба черешчатого в чилиговом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

Высота в 50 см преодолевается основной массой подроста дуба, произрастающего под пологом сосняка липняково-зеленомошного, в основном в 11-12 лет. По характеру кривой относительного линейного прироста (рис. 15, кривая II) четко выделяются три периода: 1 - замедленного роста до 7-8 лет со значительным накоплением подроста (рис. 15, кривая III); 2 - усиленного роста до 15-16 лет с интенсивным накоплением подроста в 9-10 лет и его резким отпадом до

15-16 лет; 3 - замедления темпов роста с продолжающимся отпадом. В первом периоде подрост дуба достигает высоты $35,4 \pm 1,5$ см, во втором - $81,9 \pm 6,8$ см и третьем - $88,4 \pm 10,0$ см (рис. 15, кривая I). Линейные приросты в высоту в первом периоде равны $3,3 \pm 0,3$ см/год, во втором - $5,2 \pm 1,1$ см/год и третьем - $2,7 \pm 0,5$ см/год. Тип жизненного состояния подроста дуба черешчатого под пологом сосняка липняково-зеленомошного равновесный с преобладанием неугнетен-

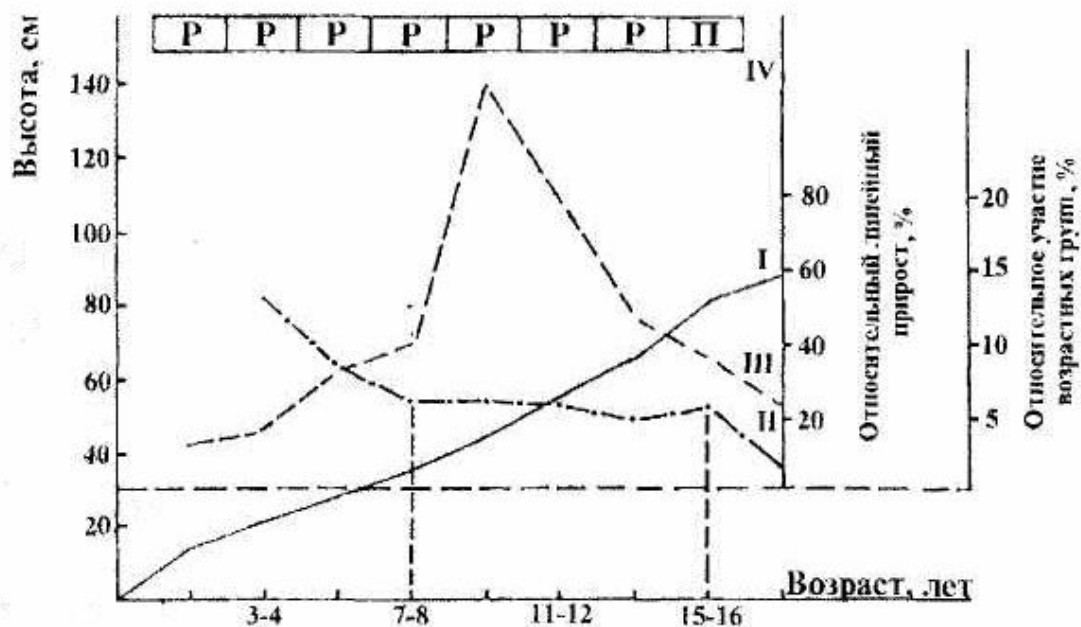


Рис. 15. Высотно-возрастная структура подроста дуба черешчатого в липняково-зеленомошном типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

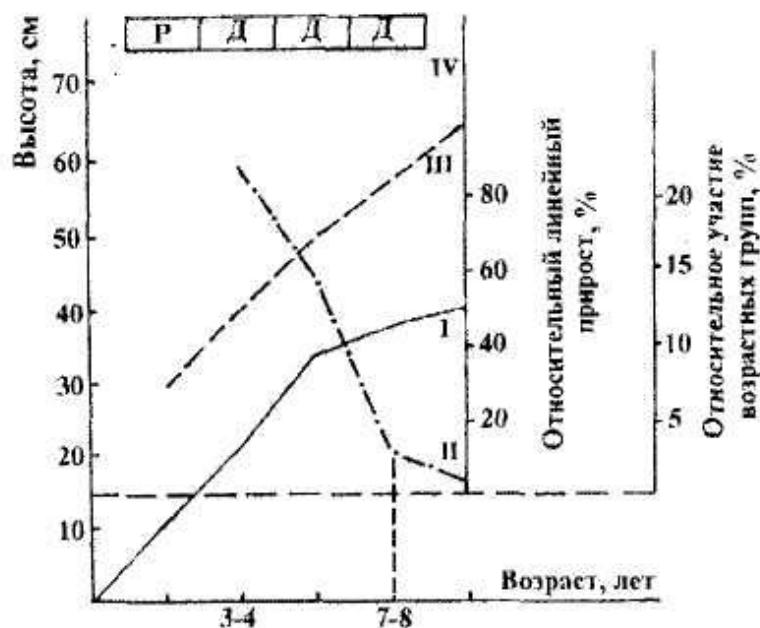


Рис. 16. Высотно-возрастная структура подростка дуба черешчатого в орляково-снытевом типе ЛРУ. Условные обозначения: те же, что и на рис. 2

ных и среднеугнетенных растений (рис. 15, IV).

Подрост дуба под пологом липняка орляково-снытевого к 10 годам достигает средней высоты $39,8 \pm 5,8$ см (рис. 16, кривая I). Максимальная высота его в этом возрасте 44,0 см. Кривая относительного линейного прироста (рис. 16, кривая II) свидетельствует о резком снижении темпов роста во все рассматриваемые годы, однако при этом наблюдается значительное накопление подростка дуба (рис. 16, кривая III). Общее состояние подростка под пологом — депрессивное, с увеличенной долей сильноугнетенных растений (рис. 16, IV).

При рассмотрении кривых роста растений подростка дуба под пологом леса в различных типах ЛРУ видно, что наименьший рост отмечен в липняке орляково-снытевом, а наибольший в сосняке липняково-зеленомошном. В первые 8 лет наиболее интенсивно растет подросток дуба в липняке орляково-снытевом, но затем его рост значительно ухудшается.

Таким образом, для роста и развития подростка дуба в условиях водоохранно-защитных лесов Павловского водохранилища оптимальными являются условия сложившиеся под пологом дубняка чилигового и сосняка липняково-зеленомошного.

Заключение

1. Подрост липы имеет наибольшую высоту к 28 годам в пихтаче-ельнике хвощево-кислично-снытевом, наименьшую — в сосняке липняково-

во-зеленомошном. Разница достигает 44,1 см, тогда как в возрасте до 13-14 лет она небольшая. До этого возраста высота растений подростка в рассматриваемых типах леса практически одинакова и составляет 16-18 см в 7-8 лет, 21-24 см — в 11-12 лет и 33-37 см — в 13-14 лет. Следовательно, первые 14 лет липа малоотзывчива на изменение условий произрастания.

Анализ высотной-возрастной структуры подростка липы позволяет выделить три периода интенсивности роста. На первый период (7-8 лет) приходится слабая интенсивность роста и незначительное накопление подростка. Второй период характеризуется началом усиленного роста, значительным накоплением подростка в начале и отпадом в конце периода (кроме липняково-зеленомошного типа ЛРУ, где отмечается в течение всего периода). Третий период (21-22 лет) характеризуется резким отпадом подростка во всех типах леса, одновременно снижается интенсивность роста. Следовательно, усиление интенсивности роста во втором периоде сопровождается «переходом» среднеугнетенного подростка липы в разряд депрессивного жизненного состояния, с последующим отпадом его в третьем периоде.

2. При анализе высотной-возрастной структуры подростка ильма было выделено три периода интенсивности роста. В первом периоде слабой интенсивности роста (1-8 лет) наблюдается накопление подростка. Затем отмечается усиление темпов роста, что сопровождается накоплением подростка под пологом древостоя (9-13 лет). Рез-

кий отпад подроста ильма наблюдается в третьем периоде. Однако при этом у растений подроста ильма сохраняется прогрессивный характер роста. Это отмечается практически во всех рассмотренных типах леса. В то же время продолжающийся интенсивный рост способствует переходу среднеугнетенных растений в группу депрессивного состояния, а позже и к интенсивному отпаду подроста.

3. Анализ высотно-возрастной структуры клена позволил выявить три четко характеризующихся изменением интенсивности приростов и численности подроста. Для первого периода (7-8 лет) характерно резкое падение интенсивности роста с одновременным незначительным накоплением подроста. Второй период характеризуется интенсивным ростом с перемежающимся накоплением и отпадом подроста. Продолжительность второго периода может варьировать в пределах от 7-8 - до 21-22-летних группа. Наиболее короткий этот период в сухих условиях (липняк орля-

ково-снытевый), а длительный - в условиях широкого выровненного плато (крупнопоротниково-снытевый тип ЛРУ). В третьем периоде отмечается снижение роста и наблюдается отпад подроста. Однако во влажных условиях произрастания (липняково-зеленомошный тип ЛРУ) наряду со снижением интенсивности роста, отмечается постепенное накопление подроста.

4. По характеру кривой относительного прироста подроста дуба можно выделить три периода: 1 - замедленного роста и накопления подроста, интенсивно происходящих в более оптимально увлажненных условиях, 2 - усиление интенсивности роста, сопровождающееся перемежающимся значительным накоплением и отпадом, 3 - характеризуется падением интенсивности прироста и продолжающейся элиминацией подроста.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 02-04-97909, № 05-04-97903-р, № 05-04-97906-р).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белостоков Г.П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста лесных растений // Бот. журн. 1981. Т. 66, вып. 1.
2. Бойченко А.М. О методических особенностях определения возраста у подроста хвойных, растущих в Северной тайге // Вестник вузов. Лесн. журн. 1969. № 6.
3. Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала // Тр. ИЭРиЖ АН СССР. 1968. Вып. 59.
4. Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlelophyta* Anderss // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 2.
5. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3.
6. Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3.
7. Злобин Ю.А. Оценка качества ценопопуляции подроста древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6.
8. Зубарева Р.С. Особенности роста молодых поколений ели и пихты в широколиственно-темнохвойных лесах Среднего Урала // Тр. ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1970. Вып. 77.
9. Истомина И.И. Морфологические особеннос-
- сти деревьев и кустарников в неблагоприятных условиях // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл., представленных на II съезде Рус. Бот. о-ва. СПб., 1998. Т. 1.
10. Кадильников И.П., Тайчинов С.И. Условия почвообразования на территории Башкирии и его провинциальные черты // Почвы Башкирии. Уфа, 1973. Т. 1.
11. Кулагин Ю.З. О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье // Экология. 1976. № 2.
12. Кулагин Ю.З., Окишев Б.Ф., Баталов А.А., Мукатанов А.Х., Мартьянов Н.А. О типологическом и флористическом своеобразии водоохранно-защитных лесов Уфимского плато в связи с проблемой их охраны // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Урала. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1978.
13. Кулагин Ю.З. О видоспецифичности экологического ареала лесных деревьев // Экология. 1979. № 3.
14. Левицкий И.И. Сохранение подроста хвойных пород в горных условиях при сплошных вырубках // Сб. тр. по лесному хозяйству. 1962. Вып. 6.
15. Мазуренко М.Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Бот. журн. 1978. Т.63, вып. 4.
16. Мартьянов Н.А. Анализ высотно-возрастной структуры подроста хвойных в различных

- типах леса // Экология хвойных. Уфа: БФАН СССР, 1978.
17. Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато. Уфа: Гилем, 2002.
 18. Махашков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 4.
 19. Полтыкина И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 2.
 20. Придня М.В. Опыт определения возраста у подроста ели сибирской по сердцевинным узлам // Лесоведение. 1967. № 5.
 21. Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2.
 22. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Высш. шк., 1962.
 23. Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе. (На примере широколиственных пород) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6.

BROAD-LEAVES SPECIES LODGEDPLANTS HEIGHT-AGE STRUCTURE ANALYSIS IN PAVLOVKA RESERVOIR WATER-PROTECTIVE FORESTS

© 2007 A.Yu. Kulagin, A.N. Davydychev, E.M. Dorojkin, D.G. Askarov

Institute of biology of Ufa research center of the Russian Academy of Sciences, Ufa

Broad-leaves species lodgedplants height-age structure analysis researches materials are given: linden (*Tilia cordata* Mill.) elm (*Ulmus glabra* Huds.), maple (*Acer platanoides* L.) and oak (*Quercus robur* L). First time on an broad-leaves breeds lodgedplants example the anatomic analysis method was applied for height-age structure analysis realization which has allowed precisely determine calendar age and linear height growth. It was established that broad-leaves wood species lodgedplants high and age structure consists of three various intensity growth periods. The first period is characterized by weak growth intensity and maximal lodgedplants accumulation. The second period - beginning of intensive growth with insignificant lodgedplants accumulation. In the third period obtained linear height growth fall and broad-leaves breeds lodgedplants quantity reduction. Let's note, that in third period alongside with elm lodgedplants sharp fall of the progressive growth is kept.