

НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ОНТОГЕНЕЗА *PICEA OBOVATA* LEDEB НА РАЗЛИЧНЫХ ПОЧВАХ

© 2016 Н.С. Иванова, М.В. Ермакова, Е.С. Золотова

Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург

Статья поступила в редакцию 11.04.2016

Проведен контролируемый лабораторный эксперимент выращивания *Picea obovata* Ledeb. на почвах различных типов южно-таежных лесов и вырубок Зауральской холмисто-предгорной провинции. Изучено влияние бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почв лесов и вырубок на прорастание семян и формирование проростков ели сибирской. Выявлены статистически значимые различия в энергии прорастания, всхожести и размерных характеристиках проростков *Picea obovata*, выращенных на почвах различных типов леса. Сукцессионный статус (лес-вырубка) оказывает максимальное влияние на длину гипокотили и семядоли. Установлено, что наиболее благоприятными для возобновления ели сибирской являются дерново-палево-подзолистые почвы сосняка разнотравного, наименее благоприятными – почвы вырубок этого же типа леса.

Ключевые слова: *Picea obovata* Ledeb., проростки, онтогенез, тип леса, лесные почвы, вырубки, Урал

Работа выполнена при поддержке Комплексных программ Уральского отделения РАН (проект № 15-12-4-13)

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) – дерево достигающее, в зависимости от условий произрастания, высоты 30 м, 1 м в диаметре ствола и возраста свыше 200 лет. Кора в молодости буроватая, гладкая с мелкими чешуйками. К старости кора становится чешуйчато-шероховатой. Побег разный оттенков от коричнево-бурых до светло-желтых. Ветвление ствола и ветвей – моноподиальное. Ежегодно образуется один побег. Крона густая, коническая с заостренной вершиной. Ель размножается исключительно семенами. Пыльца и семена распространяются ветром. *Picea obovata* зимостойка, морозоустойчива и теневынослива. К почвам малотребовательна. Мезофит, но может расти в условиях избыточного увлажнения и на горах. Ареал распространения от Урала до Дальнего Востока. Один из главных видов лесообразователей Сибири и Урала. Ценный полезный и водоохраный вид. Совместно с пихтой сибирской, сосной обыкновенной, сосной сибирской, лиственницей сибирской и березами (пушистой и бородавчатой) образует темнохвойную тайгу, имеющую исключительное значение для стабилизации климата Планеты.

Огромные масштабы хозяйственного использования лесов Северного полушария, пожары и

ветровалы привели к серьезным изменениям в их структуре, функциях и тенденциях динамики [16-18, 21]. Катастрофически сокращаются площади темнохвойных лесов на всех континентах, происходит их замена на лиственные, наблюдаются обеднение видового состава, падение стабильности и природозащитных функций [16, 19, 20]. Остройшей проблемой становится сохранение коренных темнохвойных лесов как основы стабильности биосферы и жизнеобеспечения человечества.

Начальные этапы онтогенеза основных эдификаторов темнохвойных лесов определяют их устойчивость и «программируют» восстановительно-возрастные смены растительности после катастрофических воздействий [11].

Многочисленные исследования показали, что условия сплошных вырубок не соответствуют биологическим особенностям ели сибирской [2, 5, 7, 9, 10]. Более того, и под пологом темнохвойных лесов многие авторы констатируют строгую приуроченность всходов ели к гниющему валежу и практически полное отсутствие их в других микросредах [3, 14, 15]. При искусственном возобновлении ели сибирской часто отмечается гибель культур [3, 15].

Роль почвенного фактора и степень пригодности почв различных типов леса для прорастания семян и роста проростков ели сибирской остается не выясненной. Исследованиям препятствуют колоссальное разнообразие условий произрастания и действующих факторов, сложность и нелинейность взаимодействий в экосистемах, низкая всхожесть семян в естественных экосистемах (1-20%). Перспективным решением данной проблемы

Иванова Наталья Сергеевна, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник.

E-mail: i.n.s@bk.ru

Ермакова Мария Викторовна, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник.

E-mail: m58_07e@mail.ru

Золотова Екатерина Сергеевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник. E-mail: afalinakate@gmail.com

является лабораторное изучение начальных этапов роста и развития проростков ели сибирской.

Цель исследований: в условиях контролируемого лабораторного эксперимента изучить влияние почв различных типов леса и их антропогенных вариантов – вырубок на герменальную стадию онтогенеза (гетеротрофного проростка) *Picea obovata* Ledeb.

Объекты и методы. Для эксперимента взяты бурые горно-лесные и дерново-палево-подзолистые почвы под пологом условно-коренных (140-160 лет) лесов и на соответствующих им сплошных вырубках (порубочные остатки сжигались) в южно-таежном округе Зауральской холмисто-предгорной провинции на территории в пределах 57°00′-57°05′ с.ш. и 60°15′-60°25′ в.д. Район исследований представляет собой расчлененное предгорье, образованное чередованием меридиональных возвышенностей и гряд с широкими межгорными вытянутыми понижениями, в которых расположены крупные озера, окруженные торфяниками [8]. Абсолютные высоты 200-500 м над ур. м. Возвышенности имеют мягкие очертания, тупые и широкие вершины. Склоны – длинные и пологие. Климат умеренно холодный, умеренно влажный. Безморозный период 90–115 дней, среднегодовая температура +1, снежный покров 40-50 см [8].

Основными факторами почвообразования на Урале являются горный рельеф, континентальный климат, широкое распространение как древних, так и молодых почвообразующих пород, которые в сочетании с растительностью обуславливают большую пестроту и своеобразие почвенного покрова. Для горных почв характерна сравнительно небольшая мощность, легкий механический состав (преобладают легкие и средние суглинки), различная степень скелетности, возрастающая по мере снижения мощности почвы.

Для лабораторного эксперимента отобраны образцы почв из гумусового горизонта A_1 в трех типах сосновых лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции (брусничниковом, ягодниково-липняковом, разнотравном) и на соответствующих им сплошных вырубках. Данные типы леса различаются положением в рельефе и режимом увлажнения.

На вершинах и верхних половинах склонов возвышенностей влажность в наибольшей степени зависит от погодных условий и сильно варьирует. В этих условиях произрастают сосняки брусничниковые. На пологих склонах в условиях устойчивого увлажнения наиболее продуктивным и распространенным типом леса является сосняк ягодниково-липняковый. Для свежих, периодически влажных местообитаний характерны сосняки разнотравные. Более подробное описание структуры растительности, морфологии и свойств почв изученных типов леса и соответствующих им сплошных вырубок приведены ранее [4, 6].

Проращивали семена ели сибирской в лабораторных условиях в соответствии с требованиями ГОСТа 13056.6-97 «Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести» [1]. После замачивания подсушенные до сыпучести семена равномерно (10x10 штук) раскладывались в 3-кратной повторности на поверхности почвы, помещенной в кюветы слоем 2,5 см. В течение всего периода проращивания поддерживались постоянными оптимальные влажность почвы 65% и температура 22 °С.

В качестве контроля использовалось проращивание семян ели сибирской на фильтровальной бумаге сложенной в несколько слоев и смоченной дистиллированной водой. Влажность фильтровальной бумаги соответствовала влажности почвенных субстратов в вариантах опыта.

Энергия прорастания определялась на 7-й день, а всхожесть на 14-й день проращивания, что соответствует герменальной стадии онтогенеза. Размерные характеристики определены на 14 день. Для каждого варианта опыта измерялось не менее 100 экземпляров. Измерения проводили с точностью до 0,1 мм.

Зависимость всхожести, энергии прорастания и размерных характеристик ели сибирской от бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почв различных типов леса и различного сукцессионного статуса (лес – рубка) исследована с помощью многофакторного дисперсионного анализа в программном пакете для статистического анализа Statistica 6.0. Для сравнения средних значений использован LSD-тест (критерий наименьшей значимости) [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Начальный этап роста *Picea obovata* Ledeb. соответствует герменальной стадии онтогенеза – стадии гетеротрофного роста проростка, включающей два этапа: «прорастание семени» и «формирование проростка» [12].

На этапе «прорастания семени» происходит набухание, развитие процессов дыхания, ферментативного гидролиза, транспорта и превращения резервных соединений эндосперма в конституционные вещества клеток [12]. Указанные процессы зависят от множества факторов. Нами выдвигается гипотеза о существенности различий свойств почв между типами леса и рубками для прорастания семян ели сибирской. Интенсивность процессов оценивалась по двум характеристикам: всхожести и энергии прорастания.

Энергия прорастания и всхожесть. На рис. 1 приведены результаты дисперсионного анализа, показаны средние значения и 95% интервал. Прослеживается тенденция возрастания энергии прорастания и всхожести на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах в обобщенном топоэкологическом профиле от сосняков

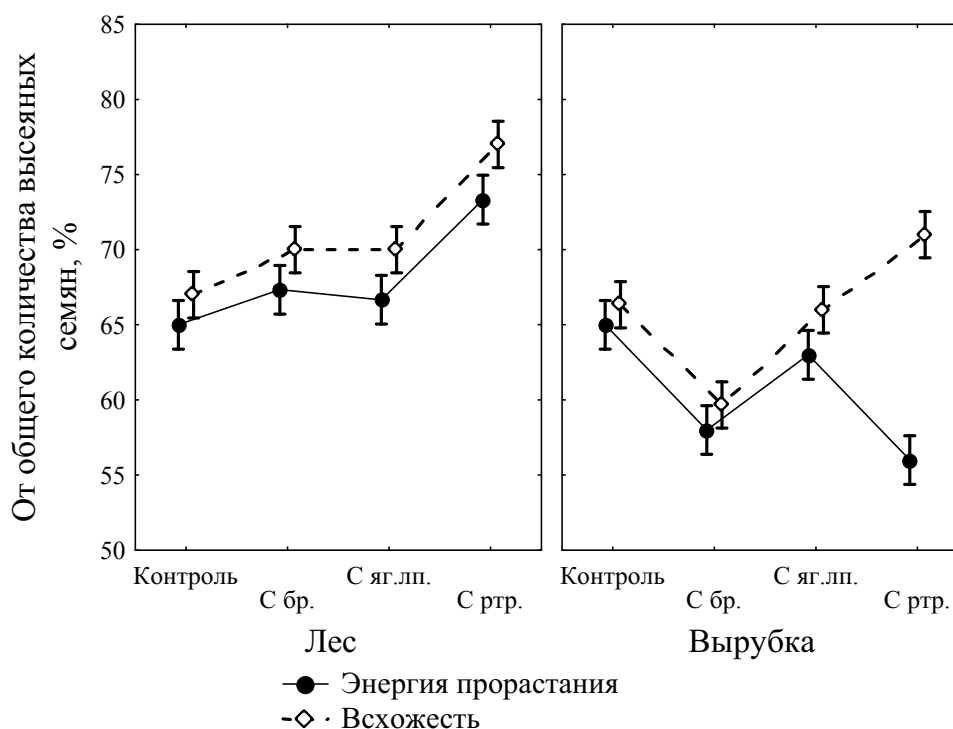


Рис. 1. Энергия прорастания и всхожесть семян *Picea obovata* на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах лесов и вырубок в различных типах леса Среднего Урала

брусничниковых до сосняков разнотравных. На почвах вырубок для всхожести семян тенденция сохраняется, а для энергии прорастания – нет.

LSD-тест позволил сделать вывод о статистической достоверности различий в энергии прорастания и всхожести ели сибирской на почвах лесов и вырубок для всех изученных типов леса (табл. 1). Энергия прорастания и всхожесть семян

на почвах вырубок достоверно ниже по сравнению с условно-коренными лесами.

Наиболее высокие показатели энергии прорастания и всхожести наблюдались на дерново-палево-подзолистой почве сосняка разнотравного. Минимальная всхожесть семян отмечена на бурой горно-лесной почве вырубки сосняка брусничникового, наиболее низкая энергия про-

Таблица 1. LSD-тест сравнения энергии прорастания и всхожести семян *Picea obovata* на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах различных типов леса и вырубок Среднего Урала

№	Сукцессионный статус	Шифр типа леса	№						
			1	2	3	4	5	6	7
Энергия прорастания									
1	Контроль			+	-	+	+	-	+
2	Лес	С бр.	+		-	+	+	+	+
3		С яг. лп.	-	-		+	+	+	+
4		С ртр.	+	+	+		+	+	+
5	Вырубка	С бр.	+	+	+	+		+	-
6		С яг. лп.	-	+	+	+	+		+
7		С ртр.	+	+	+	+	-	+	
Всхожесть									
1	Контроль			+	+	+	+	-	+
2	Лес	С бр.	+		-	+	+	+	-
3		С яг. лп.	+	-		+	+	+	-
4		С ртр.	+	+	+		+	+	+
5	Вырубка	С бр.	+	+	+	+		+	+
6		С яг. лп.	-	+	+	+	+		+
7		С ртр.	+	-	-	+	+	+	

Примечание: + различия статистически достоверны на уровне значимости $p \leq 0,05$; - различия не достоверны

растания – на почве вырубок в брусничниковом и разнотравном типах леса.

На бурых горно-лесных почвах вырубок наиболее высокие показатели энергии прорастания семян отмечены для сосняка ягодниково-липнякового, но по сумме проросших семян (всхожести) – для сосняка разнотравного. Таким образом, на почве вырубки сосняка разнотравного после периода ингибирования прорастания семян на начальном этапе последовал период значительной интенсификации этого процесса.

По показателям всхожести на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах условно коренных лесов и вырубок сосняка ягодниково-липнякового и сосняка разнотравного наблюдалось существенное увеличение количества проросших семян ели за период с 7 по 14 день проращивания. Особенно значительное (на 14%) увеличение количества проросших семян ели в период с 7 по 14 день было отмечено на почве вырубки сосняка разнотравного. Таким образом, имело место интенсивное пролонгированное прорастание семян ели до конца периода проращивания.

Длина корешка (Рис. 2, Табл. 2). Установлено статистически значимое (по сравнению

с контролем) ингибирование роста корешка проростков на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах всех изученных типов леса и вырубок. При анализе обобщенного топоэкологического профиля от сосняка брусничникового до сосняка разнотравного выявлено статистически достоверное снижение величины корешка проростков у *Picea obovata* на почвах вырубок. Минимальные значения длины корешка наблюдаются на почвах вырубок разнотравного типа леса.

Длина гипокотила (Рис. 3, Табл. 2). С помощью LSD-test выявлено статистически значимое, по сравнению с контролем, усиление роста гипокотила проростков на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах лесов и вырубок. Исключение составила почва вырубки сосняка разнотравного, при проращивании *Picea obovata* установлено ингибирование роста гипокотила по сравнению с контролем (нейтральная среда). Максимальные показатели длины гипокотила выявлены на дерново-палево-подзолистых почвах сосняка разнотравного, а минимальные – на почвах вырубки этого же типа леса. Различия в длине гипокотила между лесом

Таблица 2. LSD-тест сравнения линейных размеров проростков *Picea obovata* Ledeb. на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах различных типов леса и вырубок Среднего Урала

№	Сукцессионный статус	Шифр типа леса	№						
			1	2	3	4	5	6	7
Длина корешка									
1	Контроль			+	+	+	+	+	+
2	Лес	С бр.	+		-	-	+	-	+
3		С яг. лп.	+	-		-	+	-	+
4		С ртр.	+	-	-		+	+	+
5	Вырубка	С бр.	+	+	+	+		+	+
6		С яг. лп.	+	-	-	+	+		+
7		С ртр.	+	+	+	+	+	+	
Длина гипокотила									
1	Контроль			+	+	+	+	+	+
2	Лес	С бр.	+		-	+	+	+	+
3		С яг. лп.	+	-		+	+	+	+
4		С ртр.	+	+	+		+	+	+
5	Вырубка	С бр.	+	+	+	+		-	+
6		С яг. лп.	+	+	+	+	-		+
7		С ртр.	+	+	+	+	+	+	
Длина семядоли									
1	Контроль			+	+	+	+	+	+
2	Лес	С бр.	+		-	-	+	+	+
3		С яг. лп.	+	-		-	+	+	+
4		С ртр.	+	-	-		+	+	+
5	Вырубка	С бр.	+	+	+	+		-	+
6		С яг. лп.	+	+	+	+	-		+
7		С ртр.	+	+	+	+	+	+	

Примечание: + различия статистически достоверны на уровне значимости $p \leq 0,05$; - различия не достоверны

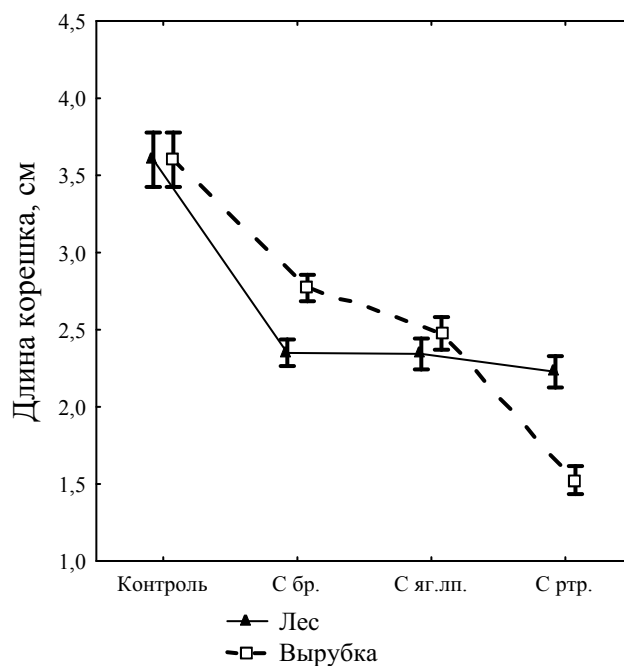


Рис. 2. Длина корешка проростков *Picea obovata* на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах лесов и вырубок в различных типах леса Среднего Урала

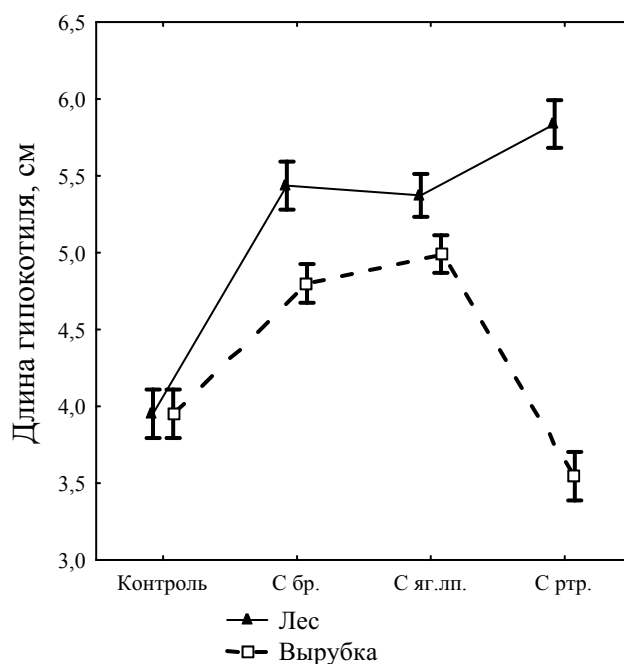


Рис. 3. Длина гипокотыля проростков *Picea obovata* на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах лесов и вырубок в различных типах леса Среднего Урала

и вырубкой статистически достоверны для всех типов леса. На почвах вырубок длина гипокотыля достоверно ниже.

Длина семядоли (Рис. 4, Таб. 2). В сравнении с контролем для бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почв условно-коренных лесов выявлено при использовании LSD-test значимое увеличение размера семядолей. Между типами леса статистически достоверных различий не выявлено. Почвы всех изученных лесов можно считать оптимальными для роста семядолей.

На почвах вырубок длина семядоли достоверно меньше по сравнению с условно-коренными лесами. Наихудшие условия выявлены для почв вырубок разнотравного типа леса. В этих условиях семядоли формируются хуже, чем в контроле.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Герменальная стадия онтогенеза *Picea obovata* Ledeb. – основного эдификатора темнохвойных лесов, является исключительно важной для их

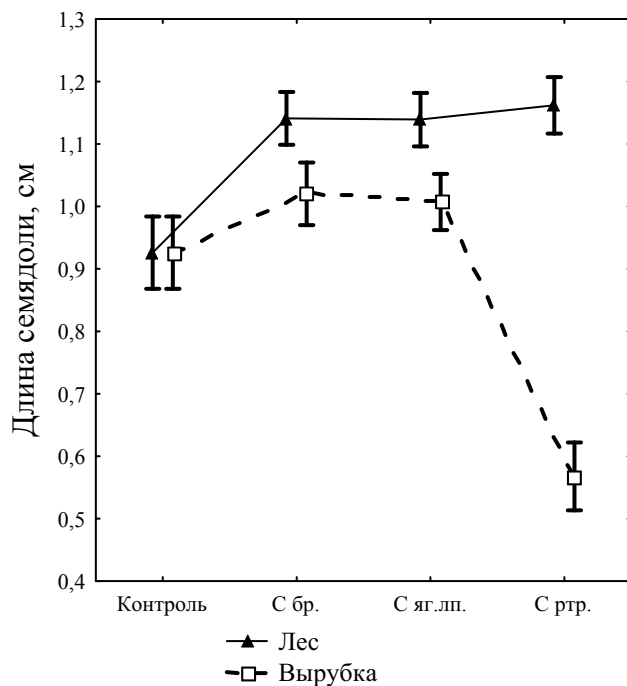


Рис. 4. Длина семядоли проростков *Picea obovata* на бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почвах лесов и вырубок в различных типах леса Среднего Урала

стабильности и восстановления. Роль эдафического фактора и степень пригодности почв различных типов леса для прорастания семян и роста проростков ели сибирской оставались до сих пор малоизученными. Получению достоверных выводов препятствует колоссальное разнообразие условий произрастания и действующих факторов, сложность и нелинейность взаимодействий в экосистемах, низкая всхожесть семян в естественных условиях. Нами проведен контролируемый лабораторный эксперимент выращивания *Picea obovata* Ledeb. на почвах различных типов южно-таежных лесов и вырубок Зауральской холмисто-предгорной провинции. Изучено влияние бурых горно-лесных и дерново-палево-подзолистых почв лесов и вырубок на прорастание семян и формирование проростков *Picea obovata* Ledeb. Выявлены статистически значимые различия в энергии прорастания, всхожести и размерных характеристиках проростков ели сибирской, выращенных на почвах различных типов леса. Сукцессионный статус (лес-вырубка) оказывает наибольшее влияние на длину гипокотилия и семядоли. Установлено, что наиболее благоприятными для возобновления ели сибирской являются почвы сосняка разнотравного, наименее благоприятными почвы вырубок этого же типа леса.

Результаты исследований вносят значимый вклад в понимание роли почвенного фактора на герменальной стадии онтогенеза *Picea obovata* и вскрытие механизмов формирования разнообразия и динамики лесной растительности на Урале. Выявленные закономерности необходимо учитывать в природо-лесоохранном планировании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ГОСТ 13056.6-75 Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. М.: Изд-во стандартов, 1986. 39 с.
- Данилик В.Н. Микроклимат на лесосеках различных способов рубок // Леса Урала и хозяйство в них. – Свердловск, 1970. Вып. 4. С.63-68.
- Декатов Н.Е. Влияние микрорельефа на возобновление ели // Опытно-исследовательские работы по общему лесоводству. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. С. 251-295.
- Золотова Е.С., Иванова Н.С. Лесотипологическое исследование вырубок Зауральской холмисто-предгорной провинции // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Том 14. № 1(4). С. 1016-1019.
- Иванова Н.С., Андреев Г.В. Естественное восстановление структуры ценопопуляций ели сибирской и пихты сибирской под пологом длительно-производных березняков в горах Южного Урала // Аграрный вестник Урала. 2008. № 8. С. 74-76.
- Иванова Н.С., Золотова Е.С. Биоразнообразие условно-коренных лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 1. URL: <http://www.science-education.ru/107-8563> (дата обращения 15.02.2016).
- Исаева Р.П. Выживаемость и рост елового подростка на концентрированных вырубках Предуралья // Леса Урала и хозяйство в них. 1968. Вып. 1. С.205-232
- Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области / Б.Л. Колесников, Р.С. Зубарева, Е.П. Смолоногов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
- Побединский, А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.
- Придня М.В. Биологические свойства подростка ели сибирской на Тавда-Кондинском междуречье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1969. 27 с.

11. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк) / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 198 с.
12. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 272 с.
13. Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных: учебник. 2-е изд., переработ. и дополн. М.: ООО «Бином-Пресс», 2010. 528 с.
14. Юргенсон Е.И. Ельники Прикамья и проблема их возобновления. Пермь: Книгоиздат, 1958. 75 с.
15. Яценко И.И. К характеристике еловых лесов Петроградской губернии // Лесной журнал. 1916. Вып. 7-8. С. 838-855.
16. Achard F. et al. Areas of rapid forest-cover change in boreal Eurasia // Forest Ecology and Management. 2006. № 237(1-3). P. 322-334.
17. Bouchard M., Pothier D. Long-term influence of fire and harvesting on boreal forest age structure and forest composition in eastern Quebec // Forest Ecology and Management. 2011. № 261(4). P. 811-820.
18. De Groot W.J. et al. A comparison of Canadian and Russian boreal forest fire regimes // Forest Ecology and Management. 2013. № 294/ P. 23-34.
19. Forster D.R. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, south-western New Hampshire, U.S.A. // J. Ecol., 1988. № 76(1). P. 105-134.
20. Ivanova N.S. Differentiation of Forest Vegetation after Clear-Cuttings in the Ural Mountains / N.S. Ivanova // Modern Applied Science. 2014. № 8 (6), P. 195-203.
21. Wang X., Cumming S.G. Modeling configuration dynamics of harvested forest landscapes in the Canadian boreal plains // Landscape Ecology. 2009. № 24(2). P. 229-241.

THE INITIAL STAGE OF ONTOGENESIS OF *PICEA OBOVATA* LEDEB ON DIFFERENT SOIL

© 2016 N.S. Ivanova, M.V. Yermakova, E.S. Zolotova

Botanical Garden of Ural Branch RAS, Ekaterinburg

We conducted a controlled laboratory experiment on growing *Picea obovata* Ledeb. on soil of different types of southern taiga forests and clear cuts in Zauralskaya hilly foothill province. We studied the effect of brown mountain-forest and soddy-pale-yellow-podzolic soil of forests and clear cuts on seed germination and seedling formation of *Picea obovata*. We found statistically significant differences in germinations energy, germination and dimensional characteristics of *Picea obovata* seedlings grown on soil of different forest types. Successional status (forest – clear-cutting) has the greatest impact on the length of the hypocotyl and cotyledons. We found that the most favorable for the renewal *Picea obovata* are soddy-pale-yellow-podzolic soil of grass pine forest, less favorable – the soil of clear-cutting of the same forest type.

Key words: *Picea obovata* Ledeb., seedlings, ontogenesis, forest type, forest soil, clear cut, Ural

Natalya Ivanova, Candidate of Agricultural Sciences, Senior Researcher. E-mail: i.n.s@bk.ru
 Maria Yermakova, Candidate of Agricultural Sciences, Senior Researcher. E-mail: m58_07e@mail.ru
 Ekaterina Zolotova, Candidate of Biology, Researcher. E-mail: afaalakate@gmail.com