

УДК 582.475.2:581.522.4:574.2.23

*А.Н. Давыдычев, А.Ю. Кулагин*

Давыдычев Александр Николаевич родился в 1979 г., окончил в 2000 г. Башкирский государственный аграрный университет, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории лесоведения Института биологии Уфимского НЦ РАН. Имеет 10 печатных работ в области естественного возобновления, онтогенеза и адаптации древесных растений в естественных и техногенных ландшафтах.



Кулагин Алексей Юрьевич родился в 1957 г., окончил в 1979 г. Саратовский государственный университет, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией лесоведения Института биологии Уфимского НЦ РАН. Имеет более 200 научных работ в области устойчивости древесно-кустарниковых пород к промышленным загрязнителям, лесовосстановления, защитного лесоразведения, экологической физиологии растений, индустриальной дендрэкологии.



### **ХАРАКТЕРИСТИКА ЮВЕНИЛЬНОГО ПЕРИОДА В БОЛЬШОМ ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ЕЛИ СИБИР- СКОЙ В ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ УФИМСКОГО ПЛАТО**

Выявлена различная продолжительность ювенильного периода в онтогенезе ели сибирской. Растянутость этого периода, медленный рост растений в первые годы жизни, образование придаточных корней и формирование ксилоризомы являются составляющими экологической специфичности вида и обеспечивают успешное естественное возобновление.

*Ключевые слова:* ель сибирская, онтогенез, ювенильный период, ксилоризома, адаптация.

Большой цикл онтогенеза древесных растений может быть разделен на ряд этапов. Основой для их выделения является морфологическая и функциональная специфичность онтогенеза, проявляющаяся в изменении структурно-функциональных особенностей в различные периоды индивидуального развития [14].

На этапе проростка (всхода) формируются первичные листья (семядоли), первичный корень, зачаточный стебель (подсемядольное колено – гипокотиль) и первая верхушечная почка, которые являются органами, образовавшимися за счет веществ материнского организма и семени. Древесным растениям на этом этапе свойственен постепенный переход от гетеротрофного питания к автотрофному [3]. Следующий за этапом проростка ювенильный период у темнохвойных древесных видов – ели и пихты – характеризуется наличием семядолей и теневой хвои, ветвлением главного корня, ростом только верхушечной почки и формированием главного побега (стволика) [1]. Выявлена различная продолжительность ювенильного периода у одного и того же вида древесных растений в зависимости от условий среды, а переход в виргинильное состояние связан с потерей растением

палеоморфных структур (семядолей) и появлением новообразований в виде бокового побега [7, 9, 12, 13].

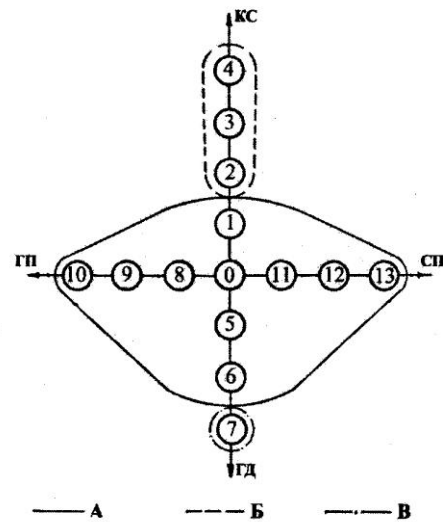
Объектом изучения онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях Предуралья служили водоохранные леса Павловского водохранилища (р. Уфа), расположенные на территории Уфимского плато. Эти леса уникальны по составу: на небольшой площади выделено 14 типов лесорастительных условий, различных по степени проявления ведущих факторов среды [6, 8]. На территории района исследования отмечены практически все породы-лесообразователи Предуралья и Южного Урала, а также такое уникальное явление, как многолетняя почвенная мерзлота на крутосклонах южной и северной экспозиций [5]. Ель сибирская, произрастающая здесь на южной оконечности своего ареала, формирует коренные типы леса в большинстве местообитаний Уфимского плато [10].

Таким образом, ювенильный период ели сибирской представляет собой этап сложных качественных изменений растения, а успешное его прохождение способствует хорошему естественному возобновлению этой лесообразующей породы в водоохранно-защитных лесах.

Цель нашей работы – изучить особенности ювенильного периода в большом жизненном цикле ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато. Исследовали развитие елочек под пологом пихто-ельника осочково-зеленомошного, ельника мелкопапоротниково-зеленомошного, лиственничника сфагново-зеленомошного и сосняка зигаденусово-зеленомошного (рис. 1).

В каждом из изучаемых типов леса за пределами пробной площади отбирали 50 ... 150 молодых елочек, которые откапывали с глыбкой почвенного субстрата. Корневые системы отмывали в воде, органический субстрат осторожно удаляли. У каждого растения измеряли линейные размеры (высота, диаметр стволика на уровне почвы, длина погребенной части,

Рис. 1. Экологический ареал ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) [6].  
 Условные обозначения: КС – ряд ксеротрофизации; СП – ряд сциопсихротрофизации; ГД – ряд гидротрофизации; ГП – ряд гелиопсихротрофизации; А – доминирует или содоминирует в древостое; Б – единичные деревья; В – недолговечный подрост. Типы ЛРУ: 0 – крапивно-снытевый; 1 – крупнопоротниково-снытевый; 2 – орляково-снытевый; 3 – коротконожково-снытевый; 4 – чилиговый; 5 – хвощово-кислично-снытевый; 6 – лабазниково-кислично-снытевый; 7 – снытево-лабазниковый; 8 – липняково-зеленомошный; 9 – осочково-зеленомошный; 10 – зигаденусово-зеленомошный; 11 – липняково-кислично-снытевый; 12 – мелкопоротниково-зеленомошный; 13 – сфагново-зеленомошный



высота образования первого бокового побега, годовые приросты), определяли календарный и биологический возраста, а также возраст образования бокового побега и придаточной корневой системы. Возраст растений определяли с учетом методических рекомендаций М.В. Придни [11], предложенных для ели сибирской и примененных А.М. Бойченко [2] для других хвойных пород. За высоту растения принимали размеры надземной части, за длину – высоту с прибавлением длины погребенной части. Под календарным возрастом понимали отрезок времени от возникновения растения и до изучаемого момента [14], под биологическим – возраст надземной части растения [4].

С завершением прорастания, развертыванием семядолей, окончательной потерей связи проростка с остатками эндосперма и формированием верхушечной почки растение вступает в ювенильный этап онтогенеза и начинает самостоятельно осваивать ресурсы окружающей среды. Как правило, в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато формирование проростка заканчивается осенью в год прорастания, а ювенильный этап начинается весной на следующий год после прорастания семени. Изредка в особо благоприятных условиях среды верхушечная почка раскрывается в год прорастания семени и из нее формируется побег с первой настоящей хвоей. Фактически в этом случае растение переходит в ювенильное состояние. На этом этапе для растений ели характерны рост побегов из верхушечных почек, формирование главного стебля, наличие палеоморфных структур (семядолей). Ювенильный этап заканчивается опадением семядолей и образованием первого бокового побега, после чего растение переходит в вирги-

Таблица 1

Возраст расте- ний, лет	Процент растений от общего количества										
	без боко- вого по- бега	с боковым побегом, возраста, лет									
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	Всего
2	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	60,0	40,0	–	–	–	–	–	–	–	–	40,0
5	42,4	30,3	27,3	–	–	–	–	–	–	–	57,6
6	20,0	60,0	–	20,0	–	–	–	–	–	–	80,0
7	37,5	–	37,5	25,0	–	–	–	–	–	–	62,5
8	40,0	20,0	–	20,0	20,0	–	–	–	–	–	60,0
9	10,3	2,5	17,9	38,5	23,1	5,1	25,5	–	–	–	89,7
10	21,4	1,8	3,6	14,3	19,6	14,3	16,1	8,9	–	–	78,6
11	22,6	–	–	–	3,3	6,4	27,4	24,2	16,1	–	77,4
12	0,0	–	–	–	–	16,7	16,7	50,0	–	16,7	100,0

нильное состояние. По нашим наблюдениям, в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато семядоли у ели сохраняются до возраста 2 ... 4 лет. Продолжительность жизни семядолей не зависит от условий среды, а является морфофизиологической особенностью ели. Образование первого бокового побега начинается значительно позднее. Установлено (табл. 1), что образование первого бокового побега у ювенильных растений ели в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато происходит в возрасте от 3 до 11 лет. Такая продолжительность ювенильного этапа онтогенеза у растений ели тесно зависит от условий среды и в первую очередь от освещения. Выявлено, что в «окнах» полога древостоя на повышениях из гниющей древесины (замшелые пни, валежник), где создаются наиболее благоприятные условия освещения, растения ели начинают ветвиться в возрасте 3 лет. В менее благоприятных условиях освещения боковой побег образуется в 10 ... 11 лет.

Растения ели в ювенильном периоде растут очень медленно. Образование бокового побега сочетается с лучшим ростом по высоте и диаметру (табл. 2). После перехода ели в виргинильное состояние формируются боковые побеги и закономерно усиливается рост в высоту (табл. 3). Несмотря на значительные различия в продолжительности изучаемого периода, образование боковых побегов происходит во всех типах леса при практически одинаковой высоте растений ели.

В ювенильном и начале виргинильного периода онтогенеза у большинства растений ели начинается образование придаточной корневой системы и формируется многолетнее одревесневшее корневище – ксилоризома (рис. 2). К возрасту 11 лет 62,8 % растений имеет хотя бы один придаточный корень (табл. 4).

При этом базальная часть стволика растений ели оказывается погребенной и при использовании традиционных методов (подсчет количества мутовок или годичных колец на срезе стволика на уровне почвы) возраст

Таблица 2

Календарный возраст, лет	Наличие бокового ветвления*	Высота, см	Длина, см	Диаметр, см	Биологический возраст, лет
2	–	4,00±0,92	4,00±0,92	0,48±0,11	2
3	–	5,40±0,81	5,74±1,07	0,58±0,15	3
4	–	5,20±1,34	5,93±1,03	0,62±0,30	4
	+	6,68±1,91	8,85±1,94	0,85±0,34	4
5	–	6,38±1,91	7,31±1,37	0,73±0,23	5
	+	7,97±2,13	9,86±1,79	1,18±0,28	4,89±0,46
6	+	10,13±3,08	12,75±3,10	1,26±0,51	6
7	–	5,20±1,08	10,60±0,30	0,82±0,14	4,67±1,53
	+	11,88±2,89	15,66±3,95	1,75±0,41	5,80±1,30
8	–	6,75±3,89	10,70±4,10	0,95±0,35	5,50±0,71
	+	13,60±1,13	16,50±1,27	1,73±0,04	6
9	+	14,98±4,56	18,80±4,07	2,00±0,71	7,48±1,42
10	–	5,66±1,69	10,80±1,50	0,96±0,14	6,50±1,07
	+	15,34±4,41	20,24±3,34	1,94±0,65	7,29±2,03

\* Знаком плюс отмечено наличие бокового побега, знаком минус – его отсутствие.

Таблица 3

Возраст образования бокового побега, лет	Прирост, см	Возраст образования бокового побега, лет	Прирост, см
3	$\frac{2,52 \pm 0,99}{1,62 \pm 0,42}$	7	$\frac{1,78 \pm 0,53}{1,96 \pm 0,31}$
4	$\frac{1,84 \pm 0,87}{1,85 \pm 0,96}$	8	$\frac{1,74 \pm 0,33}{2,01 \pm 0,80}$
5	$\frac{1,77 \pm 0,78}{1,82 \pm 0,80}$	9	$\frac{0,91 \pm 0,24}{1,52 \pm 0,95}$
6	$\frac{1,81 \pm 0,77}{1,88 \pm 0,70}$	10	$\frac{1,02 \pm 0,35}{2,89 \pm 0,86}$

Примечание. В числителе прирост до образования, в знаменателе – после образования бокового побега.

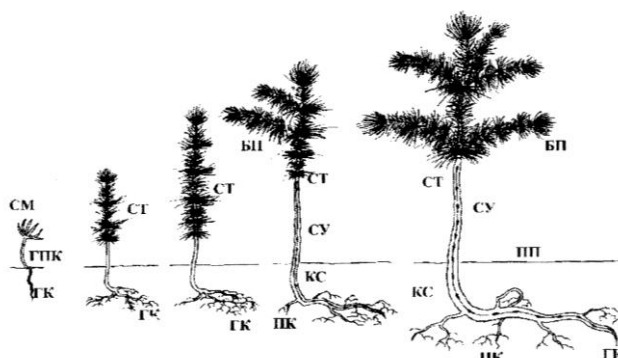


Рис. 2. Схема образования ксилоризомы у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.): см – семядоли; гпк – гипокотиль; ст – ствол; кс – ксилоризомы; пп – поверхность почвы; су – сердцевинный узел; гк – генетический корень; пк – придаточный корень, бп – боковой побег

Таблица 4

Возраст растений, лет	Процент растений от общего количества						
	без придаточного корня	с придаточным корнем возраста, лет					Всего
		1	2	3	4	5	
Ювенильные растения							
4	60,0	–	–	–	–	–	–
5	42,4	–	–	–	–	–	–
6	–	20,0	–	–	–	–	20,0
7	12,5	25,0	–	–	–	–	25,0
8	–	40,0	–	–	–	–	40,0
9	7,8	–	2,6	–	–	–	2,6
10	14,3	5,4	1,8	–	–	–	7,2
11	16,1	4,8	–	1,6	–	–	6,4
Виргинильные растения							
4	40,0	–	–	–	–	–	–
5	54,5	3,0	–	–	–	–	3,0
6	80,0	–	–	–	–	–	–
7	37,5	25,0	–	–	–	–	25,0
8	40,0	–	20,0	–	–	–	20,0
9	53,6	30,8	5,2	–	–	–	36,0
10	24,9	32,1	8,9	5,4	5,4	1,8	53,6
11	21,1	25,8	12,9	14,5	3,2	–	56,4

погребенной части остается неучтенным. Метод анатомического среза позволяет учесть календарный (полный) возраст растения, который зачастую отличается от биологического (возраста надземной части). Достоверные различия наблюдаются с возраста 7 лет и составляют 2-3 года.

Образование придаточных корней и формирование ксилоризомы позволяют ювенильным растениям ели полнее использовать ресурсы верхних горизонтов почвы и успешнее конкурировать с взрослыми деревьями за воду и минеральные питательные вещества. Выявленные особенности развития ели в ювенильном периоде позволяют растениям выдерживать конкуренцию с растениями нижних ярусов за свет и накапливаться под пологом древостоя основного яруса в количестве, достаточном для успешного естественного возобновления и дальнейшего восстановления ельников.

#### *Выводы*

1. Различная продолжительность ювенильного периода у экземпляров ели сибирской связана с неоднородностью микроэкологических условий под пологом древостоев и интенсивностью роста растений по высоте и диаметру.

2. В экстремальных условиях у растений ели отмечается феномен отклонения от прямого пути онтогенеза, выражающийся в образовании многолетнего одревесневшего корневища – ксилоризомы, что является одним из способов защиты онтогенеза.

3. Растянность ювенильного периода, медленный рост в первые годы жизни растения, образование придаточных корней и формирование ксилоризомы являются составляющими экологической видоспецифичности ели сибирской и обеспечивают ее успешное возобновление.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белостоков, Г.П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений [Текст] / Г.П. Белостоков // Ботан. журн. – 1981. – № 1. – С. 86–98.
2. Бойченко, А.М. О методических особенностях определения возраста у подроста хвойных, растущих в северной тайге [Текст] / А.М. Бойченко // Лесн. журн. – 1969. – № 6. – С. 151–152. – (Изв. высш. учеб. заведений).
3. Кирсанов, В.А. К изучению ценологических популяций лесообразующих древесных растений на пробных площадях (элементы методики) [Текст] / В.А. Кирсанов // Биогеоценотические исследования на Урале. – Свердловск, 1982. – С. 58–77.
4. Кожевникова, Н.Д. Биология и экология тьянь-шаньской ели [Текст] / Н.Д. Кожевникова. – Фрунзе: Илим, 1982. – 240 с.
5. Кулагин, Ю.З. О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье [Текст] / Ю.З. Кулагин // Экология. – 1976. – № 2. – С. 24–29.
6. Кулагин, Ю.З. Экологические ареалы пород-лесообразователей в районе Уфимского плато [Текст] / Ю.З. Кулагин // Лесоведение. – 1978. – № 5. – С. 24–29.
7. Мартьянов, Н.А. Особенности начальных этапов онтогенеза хвойных в различных лесорастительных условиях [Текст] / Н.А. Мартьянов // Дендроэкология: техногенез и вопросы лесовосстановления. – Уфа: ИБ УНЦ РАН, 1996. – С. 36–49.
8. Мартьянов, Н.А. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато [Текст] / Н.А. Мартьянов, А.А. Баталов, А.Ю. Кулагин. – Уфа: Гилем, 2002. – 222 с.
9. Махатков, И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской [Текст] / И.Д. Махатков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – № 6. – С. 79–88.
10. Письмеров, А.В. Лесная растительность Уфимского плато [Текст] / А.В. Письмеров // Горные леса Южного Урала. – Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1971. – С. 109–118.
11. Придня, М.В. Опыт определения возраста у подростка ели сибирской по сердцевинным узлам [Текст] / М.В. Придня // Лесоведение. – 1967. – № 5. – С. 72–77.
12. Романовский, А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье [Текст] / А.М. Романовский // Ботан. журн. – 2001. – № 8. – С. 72–85.
13. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений [Текст] / И.Г. Серебряков. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
14. Чайлахян, М.Х. Терминология роста и развития высших растений [Текст] / М.Х. Чайлахян [и др.]. – М.: Наука, 1982. – 96 с.

Институт биологии Уфимского НЦ РАН

Поступила 15.07.04

---

*A.N. Davydychev, A.Yu. Kulagin*

**Characteristic of Juvenile Period in Long Life Cycle of Siberian Spruce in Deciduous-coniferous Forests of Ufa Plateau**

Different duration of the juvenile period in the Siberian spruce ontogenesis is discovered. Extension of this period, low growth of plants in the first years of life, formation of additional roots and xylorhizome are the constituents of the species' environmental specificity and ensure its successful natural reforestation.

---