

5. Методические указания по проведению опытов с кормовыми культурами. – М.: Изд-во ВНИИ кормов им. В.Р.Вильямса, 1987. – 198 с.
6. Тютюнников А.И. Однолетние кормовые травы. – М.: Россельхозиздат, 1973. – 200 с.
7. Шатилов И.С. Биологические основы полевого травосеяния в центральных районах Нечерноземной зоны. – М.: Изд-во ТСХА, 1969. – 186 с.



УДК 58.009

И.Ф. Шаяхметов, Р.А. Сейдафаров

АДАПТАЦИЯ ПОДРОСТА ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ ВИРГИНИЛЬНОГО ВОЗРАСТА К ПЕССИМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ ПРОИЗРАСТАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ПАВЛОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)

Изучены особенности естественного возобновления и индивидуального развития подроста липы мелколистной виргинильного возраста в условиях водоохранно-защитных лесов Павловского водохранилища.

Установлено, что в экстремальных лесорастительных условиях Павловского водохранилища липа мелколистная формирует ксилоризому, что способствует выживанию под пологом леса и является условием сохранения способности к дальнейшему развитию при улучшении условий произрастания.

Ключевые слова: липа мелколистная, водоохранно-защитные леса, подрост, виргинильный возраст, ксилоризома, ортотропный побег, плагиотропный побег.

I.F. Shayakhmetov, R.A. Seydafarov

THE UNDERGROWTH ADAPTATIONS OF VIRGINAL AGE TILLET TO THE PESSIMAL GROWTH CONDITIONS (ON THE EXAMPLE OF PAVLOV RESERVOIR)

*The peculiarities of the natural regeneration and individual development of virginal age tillet (*Tilia cordata*) undergrowth in the Pavlov reservoir water-protective forests are studied.*

*It is determined that tillet (*Tilia cordata*) generates xylorhizome in the extreme forest conditions of Pavlov reservoir that promotes the survival under the forest canopy and is a condition of maintaining the ability to further development when improving growth conditions.*

Key words: tillet (*Tilia cordata*), water-protective forests, undergrowth, virginal age, xylorhizome, orthotropic sprout, plagiotropic sprout.

Введение. Водоохранно-защитные леса Павловского водохранилища представляют собой сложный породный состав, имеют большое водоохранное и почвозащитное значение. В связи с этим роль широколиственных пород в лесовозобновительных процессах в хвойно-широколиственных лесах немаловажна и заслуживает особого внимания. Представленность данного района сложной совокупностью типов лесорастительных условий (ЛРУ) делает район исследования удобным для изучения особенностей естественного возобновления широколиственных пород, в том числе липы мелколистной, в различных типах леса [3, 12].

Подрост широколиственных древесных видов при произрастании под пологом древостоя может различаться многообразием жизненных форм, их переходами и календарными возрастными. Последовательная смена новообразований и реализация различных путей онтогенеза широколиственных пород рассматривается как поливариантность (мультивариантность) индивидуального развития. Вопросы поливариантности онтогенеза подробно изучались, но остаются до сих пор актуальными [2, 5].

Виргинильный возраст является этапом онтогенеза, в ходе которого в основном формируются адаптации к условиям произрастания [1, 10]. Материалы, отраженные в статье, позволяют осветить малоизвестные аспекты в подпологовом естественном возобновлении, динамике формирования и онтогенезе липы мелколистной в естественных пессимальных экологических условиях. Результаты исследования позволяют раскрыть особенности развития данного вида на начальных этапах онтогенеза и более полно рассмотреть возможности его индивидуального развития.

Обобщение результатов исследований дополняет систему знаний о подпологовом возобновлении и развитии липы мелколистной и может быть использовано в качестве теоретической базы для разработки системы мероприятий по содействию ее естественному возобновлению.

Район, объект и методика исследования. Исследование особенностей естественного возобновления и индивидуального развития подроста липы мелколистной проводилось в водоохранный-защитных лесах Павловского водохранилища, расположенного в долине реки Уфы и образованного плотиной Павловской ГЭС.

Верховья и среднее течение расположены в Караидельском районе Республики Башкортостан, нижняя часть – между Благовещенским и Нуримановским районами республики.

Изучение подпологового возобновления проводилось методом закладки пробных площадей и обследования насаждений [10, 11]. 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 0,5 м². Крупный подрост (высотой более 0,5 м) учитывался на 30 площадках площадью 4 м². На заложенных пробных площадях измерялась высота подроста и учитывался его биологический возраст.

Для анализа высотно-возрастной структуры подрост объединялся по двухлетним возрастным группам, для которых подсчитывалась средняя высота.

Отбор образцов с пробных площадей производился с учетом степени освещенности произрастания, которые были подразделены на открытые, среднезатененные и затененные. Определение освещенности было выполнено в полуденные (12–14) часы люксметром типа Ю-17 (Россия). В различных подпологовых условиях освещенность изменяется от 0,5 до 1,5 тыс. люкс в затененных, от 1,5 до 15 тыс. люкс в среднезатененных и от 15 до 50 тыс. люкс в открытых условиях произрастания [11].

Результаты исследования. Липа мелколистная по сравнению с другими широколиственными породами характеризуется эвритопностью. Находясь на восточном пределе своего ареала, липа мелколистная представлена насаждениями семенного или вегетативного происхождения практически во всех типах ЛРУ.

Несмотря на столь широкую распространенность липы, подрост вегетативного происхождения преобладает над семенным. Поэтому в онтогенезе липы целесообразно разделять отдельно семенной и вегетативный ряд [5–7, 13–15]. Отметим, что эти два ряда взаимосвязаны друг с другом.

Из всех рассмотренных типов леса подрост липы семенного происхождения представлен только в трех: ельнике-пихтаче крупнопоротниково-снытевом, пихтаче-ельнике хвощово-кислично-снытевом и сосняке липняково-зеленомошном.

Переход в виргинильное возрастное (следующее после всходов и ювенильного возрастного состояния) состояние характеризуется следующими качественными преобразованиями. Первое – образование боковых побегов. Второе – начало формирования кроны и, соответственно, перестройка структуры верхних листьев от теневых к световым. Третье – начало очищения стволика от боковых ветвей и формирование коры.

Начало интенсивного роста в этой возрастной группе предшествует началу появления боковых осей. Другими словами, боковые побеги – зачатки будущей кроны. Максимальная длина погребенной части стволика в этой возрастной подгруппе липы равна 30 см, а максимальный возраст погребенной части – 14 лет. Средний возраст стволика, погребенного и укоренившегося, составил 6 лет, а его средняя длина 11,8 см.

В благоприятных условиях произрастания подрост липы переходит из первой возрастной подгруппы в другую в 15–16 лет, редкие экземпляры в 11–12 лет. У такого подроста средний годовой прирост достигает 6–7 см. На одном подиуме годичного побега количество листьев не превышает 4 шт. (по форме листья удлиненно-яйцевидные). Анатомическая структура листьев вначале теневая [13, 15]. В первой подгруппе виргинильного возрастного состояния подрост липы образует мощную придаточную корневую систему. Главный корень сохраняется практически у всего подроста липы.

Пессимальные условия произрастания складываются на периферии ареала вида, на севере или юге, а также в горных областях. Однако подобные условия могут сложиться и под пологом сомкнутого древостоя [9, 10]. При произрастании подрост под пологом леса нарушается стабильность его развития, что, однако, не приводит к гибели таких растений подрост [1, 2]. Для своего выживания подрост липы задерживает нормальный ход роста. Изменение формы роста заключается в полегании главной оси из-за резкого ослабления камбиальной деятельности и образования многолетнего одревесневшего корневища – ксилоризомы (рис. 1). То есть и в этой возрастной подгруппе проявляется поливариантность в онтогенезе липы мелколистной.

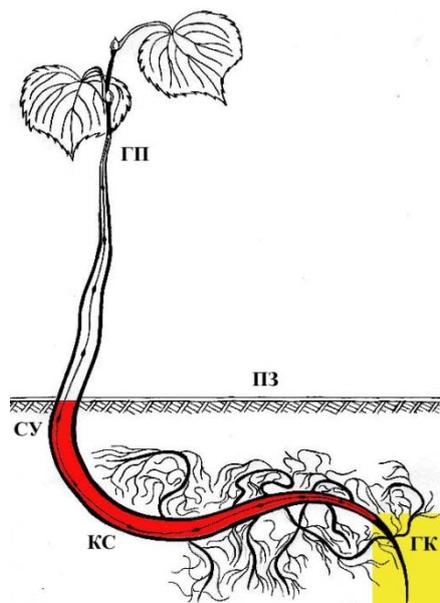


Рис. 1. Ксилоризомное развитие липы мелколистной:
 гп – главный побег; су – сердцевинные узлы; кс – ксилоризома; гк – главный корень;
 пз – поверхность земли

В первой подгруппе виргинильного возрастного состояния слабой фазой в онтогенезе липы мелколистной является перестройка верхних листьев от теневых к световым [14]. С этого момента недостаток света под пологом основного древостоя определяет переход липы к ксилоризомному развитию. Формирование на ежегодно увеличивающемся плагиотропном участке ксилоризомы является важным условием поддержания целостности онтогенеза липы. Благодаря образованию ксилоризомы подрост липы способен длительно произрастать под пологом леса – до 70 и более лет [4]. При этом такой подрост не утрачивает способности к восстановлению нормального роста при улучшении условий местопроизрастания. Благодаря ксилоризомности липа способна длительно существовать под пологом леса. Кроме того, при этом происходит постепенное накопление подроста. В результате этого биологически разновозрастный подрост на самом деле является календарно-разновозрастным. Разница в возрасте между такими растениями липы, которые находятся в одном ярусе (мелкий подрост), может достигать нескольких десятков лет.

Липа мелколистная способна образовывать ксилоризому во всех типах ЛРУ. Учеты ксилоризомности, проведенные в липняково-зеленомошном, хвощово-кислично-снытевом и крупнопоротниково-снытевом типах ЛРУ, показывают наличие ксилоризомы у 89,6–100,0 % подроста (табл.).

Соотношение вариантов жизненных форм подроста липы мелколистной в различных типах ЛРУ, %

Тип ЛРУ*	По прямому пути онтогенеза	По пути образования ксилоризомы
Лп-зм	10,0	90,0
Хв-кисл-сн	10,4	89,6
Кп-сн	-	100,0

*Расшифровка типов ЛРУ дана в тексте.

Наиболее высокая доля формирования ксилоризомы у липы наблюдается в крупнопоротниково-снытевом типе ЛРУ. Здесь практически весь подрост липы образует ксилоризому. Причиной тому выступает сильная конкуренция – вначале со стороны травянистого покрова, а затем и со стороны крупного подроста темнохвойных пород. Приблизительно равные соотношения вариантов жизненных форм отмечаются в хвощово-кислично-снытевом и липняково-зеленомошном типах ЛРУ. В хвощово-кислично-снытевом типе ЛРУ ксилоризомный подрост липы составил 89,6%, а в липняково-зеленомошном – 90,0%. Развитие подроста липы по прямому пути онтогенеза без образования ксилоризомы не превышает 10,4% от общего количества и отмечается лишь в благоприятных условиях местопроизрастания – в окнах, прогалинах, на опушечных участках.

Ксилоризома выступает также и как способ возобновления – ксилоризомное вегетативное размножение. Именно этим и объясняется столь широкая эвритопность липы мелколистной, несмотря на ее неудовлетворительное семенное возобновление. Благодаря ксилоризомному размножению липа способна существовать под пологом леса в течение нескольких смен древостоя. Это возможно благодаря образованию ортотропных побегов на ксилоризоме. Ортотропный побег со временем сам способен образовывать ксилоризому и в дальнейшем вегетативно размножаться. Ортотропные побеги формируются из спящих почек, расположенных на ксилоризоме. Формировать ортотропные побеги на ксилоризоме липа способна с 10–15 лет (рис. 2).

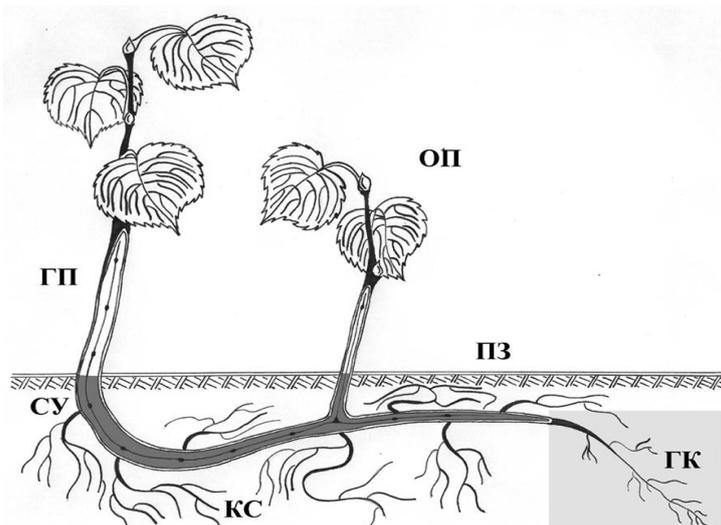


Рис. 2. Схема ксилоризомного вегетативного размножения липы мелколистной:
 гп – главный побег; су – сердцевинные узлы; оп – ортотропный побег; кс – ксилоризома;
 гк – главный корень; пз – поверхность земли

Кроме того, при ксилоризомном размножении у липы проявляется следующая биологическая особенность. Суть ее заключается в формировании ортотропным побегом собственного (отдельно от плагиотропного) мощного придаточного корня, внешне схожего со стержневым. При механическом повреждении или сгнивании ксилоризомы такие вегетативные растения подростка липы становятся морфологически сходными с семенными.

Такой подрост липы мелколистной был обнаружен в ельнике мелкопапоротниково-зеленомошном, ельнике-пихтаче хвощово-кислично-снытевом и в пихтаче-ельнике липняково-зеленомошном. Семенное возобновление липы здесь практически отсутствует. Подрост в этих условиях чаще всего образуется надземными отводками, которые возникают из стелющихся и дугообразно изогнутых к земле ветвей липы (рис. 3).

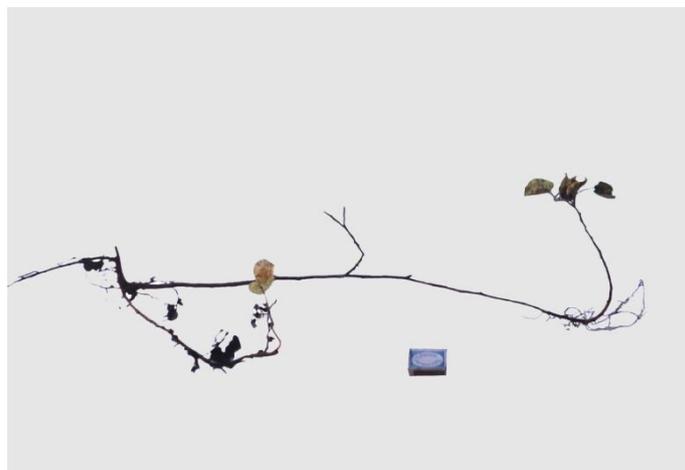


Рис. 3. Ксилоризома липы мелколистной

На плагиотропном участке такой полегшей липы начинает формироваться один или несколько ортотропных побегов (рис. 4).



Рис. 4. Формирование ортотропного побега на ксилоризоме липы мелколистной

Сформировавшийся ортотропный побег характеризуется хорошим приростом в высоту в первые 3 года. Такое растение способно в первые два года перейти в разряд крупного подростка (высотой более 0,5 м) и отличается прямоствольностью. Некоторое время такое растение остается прикрепленным к ксилоризоме сбоку тонкой перемычкой, сходной с брахибластом (рис. 5).

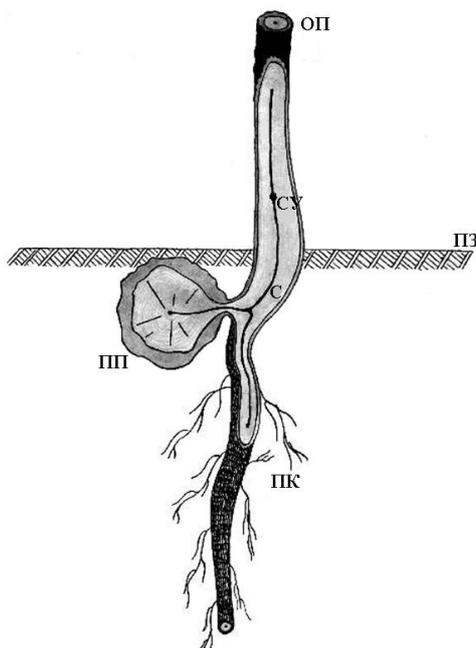


Рис. 5. Поперечный разрез плагиотропного и ортотропного побегов и корневой системы липы мелколистной: су – сердцевинные узлы; с – сердцевина; оп – ортотропный побег; пз – поверхность земли; пп – плагиотропный побег; пк – придаточный корень

В первые 2–5 лет вегетативный подрост чаще всего не имеет своей индивидуальной корневой системы и интенсивно развивает надземную часть за счет ресурсов материнского растения.

Позднее из спящих почек у основания ортотропного побега начинает формироваться корневая система. Вначале она состоит из одного или нескольких корневых отростков (рис. 6).



Рис. 6. Начало формирования ортотропным побегом липы мелколистной корневых отростков

Из них позже остается один, реже два доминирующих. Доминирующий корневой отросток со временем образует довольно глубоко проникающую корневую систему, морфологически схожую со стержневой (рис. 7). Благодаря связи материнского и дочернего растения этот корень развивается за короткий промежуток времени.



Рис. 7. Ортотропный побег липы мелколистной с собственной придаточной корневой системой

Связь эта долго существовать не может. Ксилоризома парцеллируется либо в результате перегнивания, либо от простого механического повреждения (рис. 8).



Рис. 8. Парцеллирование ксилоризомы липы мелколистной

Со временем этот кусочек ксилоризомы перегнивает полностью и такой подрост практически не отличается от семенного растения, а его корневая система способна успешно поддерживать положительный баланс надземной и подземной части, обеспечивать растение минеральными элементами и водой. Такой подрост отличается от семенного по следующим показателям: большими приростами за последние 3–5 лет (затем они снижаются), размерами листьев (они несколько больше) и формой корневой системы. В первой подгруппе виргинильного возрастного состояния в основном преобладает кистекорневая система [Чистякова, 1979]. У обнаруженных экземпляров она только стержневая.

Благодаря ксилоризомности подрост широколиственных не только способен длительное время произрастать под пологом леса (в среднем до 50–60 лет), но при этом и сохранять способность к восстановлению нормального роста и формированию полноценных здоровых деревьев при улучшении условий произрастания.

На основании проведенных исследований можно сделать вывод об адаптивном значении ксилоризомы и ксилоподия в онтогенезе широколиственных пород при произрастании в экстремальных лесорастительных условиях.

Заключение. Липа мелколистная, произрастая в экстремальных лесорастительных условиях Павловского водохранилища, формирует ксилоризому, что способствует выживанию под пологом леса и является условием сохранения способности к дальнейшему развитию при улучшении условий произрастания. Мощность развития ксилоризомы превышает таковую настоящей корневой системы, если бы последняя формировалась у липы в указанных условиях. Соответственно можно вести речь об увеличении массы и длины подземных вегетативных органов.

Подобный по принципу действия механизм адаптиогенеза был выявлен у липы мелколистной и в техногенных условиях. Произрастая на территории Уфимского промышленного центра, липа мелколистная формирует более мощную корневую систему, нежели в контрольных условиях. Увеличение корненасыщенности направлено как на компенсацию повреждений надземных вегетативных органов, так и на накопление токсикантов в паренхимных клетках корней. В условиях Стерлитамакского промышленного центра подобная особенность характерна лишь для деревьев в возрасте 11–30 лет, что обуславливает адаптацию растений данного возраста и отсутствие приспособлений у более поздних генераций [8].

Таким образом, увеличение степени развития подземных вегетативных органов является универсальной и главной адаптационной реакцией липы мелколистной к экстремальным (пессимальным) условиям

произрастания. Сформировавшись в течение веков в качестве адаптационной реакции в естественных условиях, данная особенность является обязательным условием выживания липы и в условиях действия техногенных факторов.

Выявление путей приспособления липы мелколистной к различным условиям произрастания является важнейшей составляющей экологической оценки данного вида и основой изучения его адаптационной пластичности.

Литература

1. Кулагин Ю.З. О критических периодах в онтогенезе растений // Журн. общей биологии. – 1972. – Т. 33. – Вып. 6. – С. 751–757.
2. Кулагин Ю.З. Экологические ареалы пород-лесообразователей в районе Уфимского плато // Лесоведение. – 1978б. – № 5. – С. 24–29.
3. Кучеров Е.В., Сираева С.М. Медоносные растения Башкирии. – М.: Наука, 1980. – 127 с.
4. Мартыанов Н.А. Об эколого-биологической классификации естественного подпологового возобновления древесных пород в водоохранны-защитных лесах Павловского водохранилища // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. – Уфа: Автор, 1997. – С. 39–43.
5. Мушинская Н.И. О естественном возобновлении липы мелколистной в липняках Башкортостана // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. – Уфа: Автор, 1997. – С. 165–166.
6. Мушинская Н.И. О жизнеспособности семян липы мелколистной // Тез. докл. конф. молодых ученых. – Уфа, 1981. – С. 166–167.
7. Мушинская Н.И. Экология семенного размножения клена остролистного и липы мелколистной в Башкирском Предуралье: дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 1976. – 189 с.
8. Сейдафаров Р.А., Сафиуллин Р.Р. Дендрэкологическая характеристика липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill) в различных техногенных условиях // Приволжский науч. вестн. – 2012. – № 2 (6). – С. 5–8.
9. Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд-ние биологическое. – 1955. – Т. 60. – Вып. 3. – С. 11–20.
10. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
11. Сукачев В.Н. Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1966. – 333 с.
12. Физико-географическое районирование Башкирской АССР (Репринтное издание. Ученые записки. Т. XVI. Серия географическая. №1). – Уфа: Изд-во БГУ, 2005. – 212 с.
13. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд-ние биологическое. – 1979. – Т. 84. – Вып. 1. – С. 85–98.
14. Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. Московского общества испытателей природы. Отд-ние биологическое. – 1978. – Т. 83. – Вып. 2. – С. 129–137.
15. Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений: мат-лы конф. к 85-летию со дня рождения А.А. Уранова. – М., 1987. – С. 39–43.

