

На правах рукописи

ЖИЛЬЦОВА Светлана Геннадьевна

**БОЛОТНЫЕ БЕРЕЗНЯКИ И МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ (*BETULA PUBESCENS* EHRLH.) В
ГИДРОМОРФНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ**

06.03.03 – «Лесоведение, лесоводство, лесные пожары и борьба с ними»

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Красноярск, 2005

Работа выполнена в Лабораторий биогеоценологии Института леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН (г. Красноярск)

Научный руководитель:

доктор биологических наук
Ефремов С. П.

Официальные оппоненты:

доктор сельскохозяйственных наук
Фурьяв В. В.,
доктор биологических наук, профессор
Тулицына Н. Н.

Ведущая организация:

Томский государственный университет

Защита состоится «29» ноября 2005 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного
совета Д 003 056 01 в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН по адресу: 660056,
г. Красноярск-36, Академгородок, Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Факс: (3912) 433686
E-mail: institute@forest-akadem.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН

Автореферат разослан «20» октября 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат физ.-мат. наук



Шашкин А. В.

2006-4
17551

2185659

ВВЕДЕНИЕ .

Актуальность темы. Болотные и заболоченные березняки, образованные в пределах таежной зоны Западной Сибири березой пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*), обладают значимым лесоресурсным потенциалом - около 15,5 млн. га с запасом стволовой древесины свыше 1,6 млрд. м³ (Лесной Фонд России, 1999), отличаются специфическим экосистемным и видовым разнообразием и выполняют ряд важных экологических и биосферных функций. Древостои березы пушистой играют существенную роль в формировании торфяных залежей и древесных видов торфа, усиливая депонирующую роль болот по отношению к различным биогенам и в первую очередь углероду.

Количественные и качественные показатели пушистоберезовых древостоев в гидроморфных местообитаниях определяются их топтоэкологической приуроченностью и типом водно-минерального питания. Падение актуального плодородия торфяных почв на градиенте «евтрофные болота – мезотрофные болота – олиготрофные болота» сказывается на морфолого-анатомических характеристиках особой березы пушистой, влекущих за собой пространственно-экологическую неоднородность популяций и изменчивость производительности древостоев.

Береза издавна имеет широкое применение во многих отраслях хозяйства. Помимо промышленной ценности береза обладает рядом уникальных лесоводственных достоинств, являясь породой-пионером (Коллист, 1955; Ефремов, 1972, 1987) и породой-«нянькой» для хвойных пород (Пьявченко, 1967; Ефремов, 1967а, б, 1977; Медведева, 1989 и др.), породой-мелиоратором (Турский, 1954; Молчанов, 1955; Елпатьевский, 1955; Кошечев, 1955; Пьявченко, 1963; Федотов, 1973; Ефремова, 1975, 1992; Мелентьева, 1975).

Цель исследования. Основная цель проведенного исследования заключалась в оценке фитоценологических, таксационных и возобновительных особенностей болотных березняков различной экологической локализации, а также в выявлении функциональных маркеров адаптации вида на основе оценки морфолого-анатомических признаков болотных экотипов березы пушистой.

Задачи исследования:

1. Определить влияние типа водно-минерального питания, микро- и нанорельефа на флористический состав и структурную организацию напочвенного растительного покрова болотных березняков;
2. На основе установления доминирующих эколого-ценотических группировок в напочвенном растительном покрове составить представление о типологическом спектре болотных березняков и выявить особенности таксационной структуры их древостоев;
3. Оценить состояние возобновительного процесса под пологом болотных березняков с учетом семенного потенциала березы пушистой, мозаичного характера «возобновительной спелости поверхности почвы» и ее экранирования;
4. Изучить формовое разнообразие деревьев березы пушистой по морфологическим признакам корневых систем, крон, стволов и покрывающей их коры, а также листовых пластин и определить по анатомическому и морфологическому строению указанных органов признаки адаптации к произрастанию в гидроморфных условиях.

РОС. НАЦИОНАЛЬН.
БИБЛИОТЕКА
С.Петербург
796

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Насаждения, сформированные в гидроморфных условиях березой пушистой, обладают специфическим флористическим составом и ассоциативным своеобразием напочвенного растительного покрова, а также широкой амплитудой варьирования таксационных показателей древостоев, индицирующих качество экотопа.
2. Породный состав, количественные и качественные характеристики возобновления в болотных березняках находятся под контролирующим влиянием «материнского» полога, связаны с типологической принадлежностью насаждений и условиями водно-минерального питания; нередко болотные березняки являются промежуточным звеном на пути формирования более ценных в хозяйственном отношении хвойных формаций.
3. Проявление адаптивных реакций деревьев березы пушистой по отношению к факторам внешней среды в наибольшей степени выражается в морфолого-анатомической изменчивости корневых систем, коры стволов и листовых пластин.

Научная новизна. Научная новизна исследования заключается в том, что впервые предпринята попытка комплексной оценки многообразия проявлений реактивных способностей березы пушистой в виде структурных и лесорастительных особенностей образуемых ею древостоев, анатомических и морфологических особенностей органов и тканей деревьев при произрастании в гидроморфных условиях разных типов водно-минерального питания. Разработан типологический ряд болотных березняков с учетом падения продуктивности древостоев. Составлен список сосудистых растений, произрастающих под пологом болотных березняков различных экологических рядов в северной части междуречья Оби и Томи.

Практическая значимость работы. Подробное рассмотрение характеристик и свойств болотных березняков перспективно для целей рационального природопользования и интенсификации ведения хозяйства в болотных березняках. Выявленное экосистемное и флористическое своеобразие болотных березняков может послужить основанием для выделения в лесоболотной зоне Западной Сибири территорий, нуждающихся в особой защите и охране.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на 6-й Пущинской школе-конференции молодых ученых (Пущино, 2002), 1-й, 2-й и 3-й Научных Школах «Болота и биосфера» (Томск, 2002; 2003; 2004), международной научной конференции «Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты» (Сыктывкар, 2002), научно-практической конференции «Кедровые леса Западной Сибири» (Томск, 2002), II международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 2002), молодежной научной конференции «Экология – 2003» (Архангельск, 2003), XI съезде РБО (Новосибирск, 2003).

Публикации. По результатам исследования опубликовано 14 печатных работ, одна находится в печати.

Структура и объем диссертации. Материалы диссертации изложены на 306 страницах. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, списка литературы, включающего 272 литературных источника, и приложения. Работа иллюстрирована 18 таблицами и 52 рисунками.

ГЛАВА 1. БЕРЕЗА ПУШИСТАЯ В ГИДРОМОРФНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ И МЕСТО БОЛОТНЫХ БЕРЕЗНЯКОВ В СИСТЕМЕ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ (литературный обзор)

Береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), являясь широко распространенным представителем древесных растений (Доппельмаир, 1909; Сукачев, 1914; Пономарев, 1933; Махнев, 1965а, 1965б, 1965в, 1968, 1987; Флора Красноярского края, 1971; Магомедмирзаев, 1972; Пьявченко, 1975; Ермаков, 1975, 1986; Королачинский, 1983; Шемберг, 1986, 1993; Флора Сибири, 1992; Данченко, 1990; Скворцов, 2002), способна хорошо переносить избыточное увлажнение и образовывать при произрастании в высокогорье и на северном пределе распространения ряд экологических форм.

Данный вид березы характеризуется достаточно выраженным полиморфизмом (Мегалинский, 1950; Тыртиков, 1951; Гроздова, 1955, 1956, 1958; Кошечев, 1955; Гельтман, 1956; Згуровская, 1962; Лебеденко, 1962; Пьявченко, 1963, 1975; Махнев, 1965а, в, 1975, 1987; Ефремов, Аринушкина, 1977; Юркевич, Попов и др., 1978; Косиченко, 1980; Ермаков, 1986; Данченко, 1990; Ветчинникова, 2004 и др.), обуславливающим широкий диапазон изменчивости метаболических процессов и приспособляемости вида (Кулагин, 1963; Згуровская, 1965; Петровская-Баранова, 1981; Веретенников, 1989). Береза пушистая обладает рядом особенностей, касающихся репродуктивной сферы (Богданов, 1949; Навашин, 1951; Кудрявцев, 1952, 1955; Привалов, 1960; Пятницкий и др., 1963; Фролова, 1965; Денисов и др., 1973; Бозриков, 1974; Махнев, Коробченко, 1976; Махнев, Махнева, 1979; Данченко, 1992; Данченко, Трофименко, 1993 и др.) и фенологии (Крючков, 1962; Юркевич, Гельтман, 1962; Махнев, 1965а, б; Молчанов, 1971; Данченко, 1974 и др.).

Известно, что в гидроморфных местообитаниях евтрофного и мезотрофного типов водно-минерального питания (Брадис, 1961; Пьявченко, 1961, 1963; Платонов, 1963; Денисенко, 2000) береза пушистая образует насаждения со специфическим таксационным строением и мозаичностью фитоценологических комплексов (Юркевич, Гельтман, 1956 Пьявченко, 1963; Платонов, 1963; Храмов, 1963; Юркевич, Петров, 1971; Маковский, 1976; Зворыкина и др., 1982; Абагуров и др., 1982; Петров, 1991; Смагин, 1991; Василевич, 1997; Дегтева, 2001; Лапшина, 2003 и др.). Пушистоберезовые древостои являются к тому же важным резервом гидролесомелиоративного фонда (Глебов, 1976; Елпатьевский, 1955; Литвиненко, Писарчук, 1976; Гольдин, 1976). Наиболее перспективны в этом отношении болотные березняки евтрофного ряда (Пьявченко, 1961), производительность которых после осушения повышается на 1-3 класса бонитета (Купчинов, 1955; Елпатьевский, 1955; Глебов и др, 1973; Орлов, 1978). Под пологом древостоев осушенных болотных березняков нередко формируется многочисленный подрост хвойных пород (Ефремов, 1967а, 1967б, 1972, 1987; Медведева, 1978, 1989; Смоляк, 1955; Коллист, 1955; Рубцов, 1955 и др.), который обеспечивает смену древостоев березы более ценными темно- и светлохвойных древесными породами.

ГЛАВА 2. КРАТКИЙ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Общая площадь территории Томской области, располагающейся в провинции Западно-Сибирских (равнинных) темнохвойных лесов (Шумилова, 1962; Горожанкина, Константинов, 1978), составляет 314,4 тыс. км² (Иоганзен, 1971). Зональным типом растительности является равнинная полидоминантная тайга.

- Болота, заболоченные леса и долгопоемные болотистые луга занимают до половины территории области (Дюкарев, 1991), а на низкопродуктивные мягколиственные леса (класс бонитета V – Va и ниже) приходится свыше 300 тыс. га (Лесной фонд России, 1999).

Климат Томской области континентально-циклонический (Коженкова, Рутковская, 1966; Бордовская, Цыбульский, 1976) с преобладанием западного переноса воздушных масс (Азьмука, 1991). На междуречье Оби и Томи (в районе исследований) отмечаются самые высокие для области средние январские (-19,5° С) и июльские (+18,1° С) температуры. Среднегодовая температура приземного слоя воздуха – 0,6° С. Длительность безморозного периода – 105-115 дней. Относительная влажность воздуха летом - 56-60 %. За год выпадает 500-550 мм осадков (Коженкова, Рутковская, 1966).

Наибольшее распространение на территории области имеют почвы восьми основных типов – подзолистые, подзолисто-болотные, серые лесные, серые лесные глеевые, черноземы, черноземно-луговые, болотные и пойменные (Кузнецов, 1949, 1951; Дюкарев, 1994; Дюкарев, Пологова, 2001) с материнскими породами в виде лессовидных суглинков и суглинков, обогащенных пылеватыми частицами (Иоганзен, 1971).

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕМ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в болотных березняках, произрастающих на территории Тимирязевского и Жуковского лесничеств Тимирязевского лесхоза Томской области (Томский лесоболотный стационар Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН). Общая площадь обследованных болотных березняков составляет 6,5 тыс. га, из них 1,2 тыс. га – на осушенных территориях. Для целей исследования было заложено 42 пробных площади, на которых производилась таксация древостоев, охарактеризовывалось возобновление, по общепринятым методикам производилось изучение структуры нижних ярусов растительности (Воронов, 1963; Корчагин, 1964; Александрова, 1964 и др.) и определение типов леса (Сукачев, Зонн, Мотовилов, 1957; Сукачев, Зонн, 1961; Воробьев, 1967; Корчагин, 1964). Листовой материал березы пушистой для фиксации (не менее 30 образцов) и гербаризации (30 гербарных листов) отбирался на 13 пробных площадях. На четырех пробных площадях выявлялась встречаемость отдельных морфологических форм березы пушистой с различными типами коры (Махнев, 1965; Гроздова, 1961 и др.) и производился отбор образцов коры, сопряженный с отбором стволовой древесины (керы) - по 10 образцов коры и древесины.

Камеральная обработка материала заключалась в изучении образцов древесины (кернов) с применением стереоскопического микроскопа «МБС-2», определении морфометрических параметров листовых пластин березы пушистой (по 250 листьев из 13 местообитаний) при помощи измерительной линейки и транспортира, изучении на микропрепаратах анатомической структуры листовых пластин (по 30 штук из 12 местообитаний) и коры (по 10 образцов из 4 местообитаний) с применением светового микроскопа «Биолам-Д13» при 10-кратной повторности для каждого микропрепарата. Для семенного материала болотных экотипов березы пушистой определялись технические качества (масса 1 тыс. шт.) и лабораторная всхожесть.

Обработка данных производилась с использованием специализированных программ для ПК (STATISTICA, Excel) и привлечением соответствующих методических разработок (Митропольский, 1961; Лакин, 1968; Ашмарин и др., 1971; Фалалеев и др., 1974; Шмидт, 1984 и др.).

ГЛАВА 4. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ И ТАКСАЦИОННАЯ СТРУКТУРА БОЛОТНЫХ БЕРЕЗНЯКОВ

4.1. Экологические ниши произрастания березы пушистой

На евтрофных болотах речных долин и частных водоразделов с высокой проточностью и неглубоким залеганием грунтовых вод береза пушистая образует древостой, в которых высота стволов достигает 23-27 м, а диаметры – 28-36 см и более при полноте – до 0,8. На слабооблесенных и сильнообводненных болотах евтрофного ряда береза пушистая не образует сомкнутых древостоев и произрастает в виде отдельных кустообразных особей и низкорослых групповых объединений (высота стволов до 3 м, диаметр – до 12 см).

Березняки мезотрофного ряда, распространенные по периферии верховых болот, в заторфованных межгрядных понижениях частных водоразделов, не отличаются высокими таксационными показателями – диаметр стволов – 7-12 см, высота – 8-12 м при полноте 0,5-0,7 и соответствуют IV-V классам бонитета, но, тем не менее, в совокупности обладают значимым запасом биомассы.

На болотах олиготрофного ряда произрастание березы приурочено к зоне контакта «болото-суходол» с условиями олиго-мезотрофного, мезотрофного, мезо-евтрофного типов. Характеристики древостоев, как правило, находятся за пределами бонитировочных шкал.

В составе хвойно-лиственных древостоев согр – экотопов, весьма распространенных в заторфованных и сильно обводненных долинах водораздельных речек и логах, где высота древесного яруса достигает 18-27 м, а класс бонитета – III-IV, доля участка березы пушистой, нередко образующей монопородные «островки», достаточно существенна.

Обычно появляющиеся на осушенных территориях пионерные древостой березы пушистой развиваются по II-III классу бонитета при достаточно высокой полноте – до 1,5.

4.2. Видовой состав напочвенного растительного покрова болотных березняков

В напочвенном растительном покрове болотных березняков отмечено 298 видов растений, из которых 257 видов представлены сосудистыми растениями, что составляет 29,7 % аборигенной флоры Томской области.

В березняках евтрофного ряда встречается 253 вида сосудистых растений, относящихся к 150 родам из 63 семейств. Соотношение количества семейств, родов и видов сосудистых растений напочвенного покрова – 1:2,4:3,9. Отношение количества видов к количеству родов составляет 1,6. Большая часть родов (107 рода или 69,9%) содержит по одному виду, что свидетельствует, по мнению В. А. Мартыненко (1974, 1996) и С. В. Дегтевой (2001), о миграционном характере флоры. 10 наиболее крупных семейств (*Ranunculaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*, *Apiaceae*, *Scrophyllaceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae*, *Lamiaceae*, *Violaceae*) объединяют 123 вида – 49,8 % видовой состава сосудистых растений в условиях данного типа. К наиболее крупным родам относятся *Carex*, *Ranunculus*, *Stellaria*, *Viola*.

По мере ухудшения качества условий произрастания на градиенте «евтрофные болота – олиготрофные болота» значительно снижается видовая насыщенность напочвенного растительного покрова и в березняках мезотрофного ряда встречается всего 52 вида сосудистых растений в составе 26 родов из 18 семейств. Соотношение семейств, родов и видов – 1:1,4:2,9. Отношение количества видов к количеству родов – 2. На одновидовые роды (14 родов) приходится 53,8 % общего количества родов.

Наиболее крупные семейства (*Cyperaceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Rosaceae*) объединяют 11 родов и 27 видов. К крупным родам в мезотрофных условиях относятся *Carex*, *Salix*, *Eriophorum*.

4.3. Структура напочвенного растительного покрова болотных березняков

Пространственная экологическая неоднородность болотных березняков, среди прочего обусловленная наличием развитого микрорельефа поверхности торфяных почв, выражается в характерной мозаичности пространственного распределения и яркости микроассоциаций в напочвенном растительном покрове, видовой состав которого в различных типах местообитаний сильно варьирует.

В березняках евтрофного ряда, отличающихся значительным богатством флоры, ассоциативные объединения напочвенного растительного покрова микроповышений изобилуют мезофитными видами (крапива двудомная, костяника, линния северная, седмичник европейский и многие другие) нередко в сочетании с типично болотными видами (осоки). В микропонижениях, наряду с осоками, зелеными и сфагновыми мхами-евтрофами, встречаются тростник южный, манник трехцветковый, калужница и др. Наибольшим количеством сочетаемых видов обладают березняки болотно-травяные, в которых насчитывается до 10-12, а нередко и более, микроассоциаций травянистой растительности и мхов, при 6-7 наиболее характерных.

Значительно меньшим количеством микроассоциаций отличаются мшистые группы березняков, а среди них березняки мезотрофного ряда, флора которых значительно беднее. В отличие от евтрофных березняков, где большее количество встречающихся видов растений приурочено к микроповышениям, в мезотрофных березняках большее количество видов отмечается в микропонижениях и представлено типично болотными видами – осоки, белокрыльник болотный. пальцекорники, хвощи и др. в сочетании со сфагновыми мхами, имеющими широкую экологическую амплитуду. На микроповышениях же отмечается присутствие многих видов зеленых мхов (плеврозиум Шребера, птилиум гребенчатый и др.) в сочетании со сфагновыми. Количество типичных микрогруппировок растительности в напочвенном покрове мшистых березняков невелико и достигает в гипновых березняках 5-ти, долгомошных – 3-4 и сфагновых – 2-4.

4.4. Типы болотных березняков и их классификация

Типологический спектр формации *Pubescentio-Betuleta* (Юркевич, Гельтман, 1971) на территории междуречья Оби и Томи представлен болотно-травяной (*Betuleta uliginoso-herbosa*), долгомошной (*Betuleta polytrichosa*), гипновой (*Betuleta hypnosa*) и сфагновой (*Betuleta sphagnosa*) группами типов леса. Для условий евтрофного ряда наиболее характерны березняки болотно-травяной и гипновой групп типов. Мшистые группы (долгомошная и сфагновая) большее значение приобретают в условиях мезотрофного ряда. Среди березняков болотно-травяных и сфагновых наиболее часто встречаются коренные типы леса (Сукачев, 1938; Науменко, 1971; Юркевич, Гельтман, 1971; Крылов, Крылов, 1972; Денисенков, 2000 и др.).

Для болотных местообитаний березы пушистой в северной части междуречья Оби и Томи характерны следующие типы леса:

Евтрофный тип водно-минерального питания: 1) группа болотно-травяных березняков - крапивные, крапивно-папоротниковые, крапивно-папоротниково-лабазниковые, крапивно-лабазниковые, крапивно-вейниковые, лабазниково-вейниковые, крапивно-лабазниково-вейниковые, вейниковые, осоково-папоротниковые, вахтовые, вахтово-хвощовые, хвощовые, осоково-хвощово-

вахтовые, тростниковые, тростниково-вейниковые, тростниково-хвощовые, щитовниковые, осоково-вейниковые (кочкарные), тростниково-осоковые (кочкарные), осоково-разнотравные (кочкарные), осоковые; 2) группа гипновых березняков - гипновые, осоково-гипновые, вахтово-гипновые, гипново-сфагновые, осоково-гипново-сфагновые.

Мезотрофный тип водно-минерального питания: 1) группа сфагновых березняков - вейниково-сфагновые, осоково-пушицево-сфагновые, осоково-сфагновые, осоково-сфагнуво-гипново-кустарничковые, осоково-сфагнуво-кустарничковые. 2) группа долгомошных березняков - долгомошные, осоково-долгомошные.

4.5. Таксационные особенности березняков, произрастающих в гидроморфных условиях

4.5.1. Производительность древостоев в различных типах болотных березняков

Болотные древостои березы пушистой имеют значительные различия в производительности, что обеспечивается широким диапазоном изменчивости условий водно-минерального питания местообитаний. Наибольших показателей (240-245 м³/га) производительность древостоев березы достигает в местообитаниях евтрофного типа с выраженным естественным дренажем. В сильнообводненных местообитаниях евтрофного ряда производительность березовой составляющей древостоев существенно снижается - от 188 до 13 м³/га. По мере приближения условий водно-минерального питания к мезотрофному типу падения производительности древостоев принимает все более выраженный характер, и в типичных мезотрофных березняках производительность древостоев составляет 25-40 м³/га, нередко благодаря значительной доле участия (до трех единиц состава) хвойных пород.

По мере ухудшения условий трофности и дренированности местообитаний падение производительности древостоев в неосушенных болотных березняках наблюдается на градиенте - «березняки крапивно-папоротниковые → крапивно-папоротниково-лабазниковые → крапивно-лабазниковые → крапивно-вейниковые → лабазниково-вейниковые → крапивные → крапивно-лабазниково-вейниковые → вейниковые → осоково-гипновые → осоково-хвощово-вахтовые → осоковые → осоково-разнотравные → осоково-папоротниковые → осоково-вейниковые → осоково-сфагнуво-кустарничковые с участием сосны → осоково-гипново-сфагновые → вахтово-хвощовые → вахтово-гипновые → вахтовые → гипново-сфагновые → осоково-сфагнуво-кустарничковые (с участием гипновых мхов) → осоково-сфагновые → осоково-сфагнуво-кустарничковые → тростниково-вейниковые → тростниково-хвощовые».

В осушенных местообитаниях наиболее производительны древостои в травяных типах леса, где запас древесной массы достигает 350 м³/га. Наименее производительны древостои березняков травяно-мшистых, запас которых не превышает 100 м³/га. Варьирование производительности древостоев в осушенных местообитаниях связано с различной отзывчивостью конкретных древостоев на осушение (Пьявченко, Сабо, 1962; Ефремов, 1967; Вомперский, 1968; Великанов и др., 1997; Корепанов, 1997). В целом снижение производительности древостоев осушенных березняков наблюдается на градиенте - «березняки крапивно-лабазниковые → крапивно-папоротниково-лабазниковые → вейниковые → крапивно-вейниковые → крапивные → щитовниковые → щитовниково-мшистые → разнотравно-мшистые».

При рассмотрении таксационной структуры древостоев наиболее информативны распределения деревьев по толщине и высоте стволов и их возрасту. Обнаруженная нами неоднородность эмпирических распределений по данным параметрам деревьев березы пушистой в болотных древостоях побудила произвести их выравнивание с использованием функции Вейбулла (Ганина, 1984):

$$f(x) = a * (c/b) * ((x/b)^{(c-1)} * \exp(-1) * (x/b)^c),$$

$$x \geq a, b > 0, c > 0, \text{ где}$$

a – нормирующий множитель;

b – параметр масштаба (соответствует среднему значению эмпирического распределения);

c – параметр формы (характеризует высоту поднятия кривой и ее форму).

4.5.2. Распределение деревьев березы пушистой по толщине

Распределения деревьев березы по диаметрам в болотных древостоях неоднородны. Прослеживается зависимость между типами местообитаний, условиями дренированности и сосредоточением большинства особей в тех или иных ступенях толщины. По мере ухудшения режима водоснабжения и качества эдафогенов наблюдается переход асимметрии распределений правосторонней к левосторонней (табл. 1), что указывает на наличие тенденции к сосредоточению основной массы деревьев березы по мере приближения типа водно-минерального питания от евтрофного к мезотрофному в низших ступенях толщины и, соответственно, уменьшению среднего диаметра болотных древостоев.

Таблица 1.

Коэффициенты уравнений функции Вейбулла для распределений деревьев березы пушистой по толщине стволов

Тип условий, тип леса	Параметры уравнений				
	a	b	c	потери, Δ^2	Коэффициент детерминации, R^2
евтрофное болото, березняк лабазниково-вейниковый	198,4	23,56	4,355	43,53	0,908
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниково-вейниковый	203,8	19,17	3,789	73,84	0,828
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниковый	198,9	20,91	3,341	22,50	0,929
мезотрофное болото, березняк осоково-сфагново-кустарничковый	207,3	13,97	2,591	153,3	0,623

4.5.3. Распределение деревьев березы пушистой по высоте

Распределения по высотам стволов в болотных древостоях березы характеризуются значительными правосторонней асимметрией, выпуклостью и удлиненными левосторонними шлейфами (табл. 2), что свидетельствует о достаточной их разновысотности - сосредоточении значительного количества деревьев в высотных группах, близких по значению к средней высоте древостоя при значительном присутствии низковысотных деревьев. Одновременно характер распределений указывает на снижение высоты отдельных деревьев и древостоев в целом по мере приближения условий местообитания к мезотрофному типу.

Таблица 2.

Коэффициенты уравнений функции Вейбулла для распределений деревьев березы пушистой по высоте стволов

Тип условий, тип леса	Параметры уравнений				
	a	b	c	потери, Δ^2	Коэффициент детерминации, R^2
евтрофное болото, березняк лабазниково-вейниковый	95,59	18,70	6,939	66,16	0,861
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниково-вейниковый	100,3	16,74	5,553	87,76	0,748
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниковый	92,06	16,29	7,970	31,25	0,944
мезотрофное болото, березняк осоково-сфагново-кустарничковый	90,18	13,76	8,059	378,2	0,464

4.5.4. Соотношение диаметр-высота в болотных древостоях березы пушистой

Диаметры и высоты деревьев березы в гидроморфных условиях связаны корреляционно и их изменение, подчиняясь известным в лесной таксации закономерностям, описывается уравнением прямой линии – $h=a*\ln(d)-b$. При этом имеющее место уменьшение параметров уравнений по мере смещения экологического фона в сторону его большей мезотрофизации (табл. 3) отражает тенденцию к снижению соответствующих таксационных показателей древостоев на градиенте «евтрофные болота - мезотрофные болота».

Таблица 3.

Характеристика зависимости диаметр/высота в болотных древостоях березы пушистой

Тип условий, тип леса	Уравнение связи	Коэффициент детерминации, R^2
евтрофное болото, березняк лабазниково-вейниковый	$h=10,33*\ln(d)-12,92$	0,85
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниково-вейниковый	$h=9,76*\ln(d)-12,1$	0,77
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниковый	$h=7,63*\ln(d)-7,18$	0,85
мезотрофное болото, березняк осоково-сфагново-кустарничковый	$h=6,77*\ln(d)-5,4$	0,85

4.5.5. Возрастная структура болотных березняков

Распределения деревьев березы по возрасту достаточно однородны, в отдельных случаях характеризуются значительными правосторонней асимметрией и крутизной (табл. 4). В пределах евтрофного ряда наблюдается некоторое изменение характера кривых - сосредоточение основной массы деревьев березы в пределах более старших возрастных групп при значительной доле как молодых, так и средневозрастных деревьев. По мере приближения типа водно-минерального питания местообитаний к мезотрофному происходит некоторое сглаживание характера распределений. В целом тип распределений по возрасту в рассматриваемых древостоях позволяет квалифицировать их как относительно разновозрастные. При этом в пределах отдельных ступеней толщины и высотных групп отмечаются

значительные колебания возраста отдельных деревьев березы (более трех-пяти классов возраста), указывающие на серьезные различия в историях их роста и развития.

Таблица 4.

Коэффициенты уравнений функции Вейбулла для распределений деревьев березы пушистой по возрасту

Тип условий, тип леса	Параметры уравнений				
	а	в	с	потери, Δ^2	Коэффициент детерминации, R^2
евтрофное болото, березняк лабазниково-вейниковый	834,03	84,15	14,42	76,45	0,956
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниково-вейниковый	1049,7	77,18	4,894	114,7	0,793
евтрофное болото, березняк крапивно-лабазниковый	1018,2	68,43	4,401	231,9	0,684
мезотрофное болото, березняк осоково-сфагново-кустарничковый	840,02	60,46	7,317	166,4	0,771

ГЛАВА 5. ВОЗОБНОВИТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС В БОЛОТНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ

5.1. Породный состав возобновления

С таксационной структурой древостоев и лесорастительными условиями в болотных березняках прямым образом связаны характеристики возобновительного процесса. В составе возобновления как осушенных, так и неосушенных болотных березняков отмечаются береза пушистая, кедр сибирский, сосна обыкновенная, ель сибирская и в незначительном количестве – пихта сибирская, лиственница сибирская и осина. Хотя в целом породный состав возобновления адекватен составу «материнских» древостоев березняков, в отдельных случаях имеет место присутствие молодого поколения древесных пород, не зафиксированных в составе взрослых древостоев, равно как и наоборот, присутствие некоторых древесных пород в древостоях не всегда сопровождается наличием их возобновления.

5.2. Количественные показатели возобновления

На неосушенных болотах в различных типах березняков наблюдается значительное варьирование численности всходов и групп молодого подроста – 0,8-12 тыс. шт./га. Доля березы, особенно значительная в высокотравных типах березняков (до 90 %), уменьшается в низкотравных и низкотравно-мшистых (до 40 %), где главенство переходит к хвойным породам.

Продолжительное осушение болотных березняков (40 лет) не привело к значительному увеличению общего количества возобновления, численность которого стабилизировалась в пределах 4-6 тыс. шт./га. Однако доля хвойных пород возросла до уровня 30-50 %.

В большинстве типов как осушенных, так и неосушенных березняков максимальным участником березы характеризуются категория всходов и группа 1-5-летнего возобновления. В следующих возрастных группах возобновления (6-20 лет) доля участия березы заметно снижается, иногда не достигая даже 10 %, и в более старших возрастных категориях (21-30 лет) преобладание полностью переходит к хвойным породам. При этом по мере взросления возобновления его общие количественные показатели во всех типах местообитаний значительно снижаются, и общая численность 26-30-летнего возобновления часто не достигает даже 100 шт./га.

5.3. Качественное состояние и особенности размещения возобновления

Специфика влияния подпологовой среды березняков в наибольшей степени благоприятна, особенно на ранних стадиях развития, для произрастания темнохвойных пород (кедр сибирский, ель сибирская). В то же время наличие взрослого полога березы способно серьезно снизить общую жизненность подроста, вызывая у него значительную задержку роста. Снижение экранирующего эффекта взрослого полога березы способствует значительному увеличению линейных приростов подроста хвойных, но при равном световом режиме преимущество в росте имеет возобновление на хорошо дренированных и проточных экотопах. В осушенных березняках темпы линейного прироста хвойных значительно превышают таковые же в неосушенных березняках, соответствуя второму-третьему, а в отдельные годы и первому, классам текущего бонитета. Однако, к массивированной смене породного состава взрослой части древостоев продолжительная мелиорация (40 лет), тем не менее, не привела.

Возобновление хвойных, за исключением кедра, характеризуется достаточно равномерным размещением при преимущественном освоении повышенных элементов почвенной поверхности и некотором сгущении вблизи источников обсеменения. Возобновлению кедра свойственно гнездное размещение, что связано с активным действием зоофактора в распространении его семян. Кроме того, для появления и сохранности возобновления большое значение имеют плотность и состав напочвенного растительного покрова, а также гидрологические характеристики участка.

5.4. Характеристика семенного материала болотных экотипов березы пушистой

Несопоставимость количественных показателей всходов березы и всходов других древесных пород под пологом болотных березняков отчасти обеспечивается высокой семенной продуктивностью березы, аэродинамическими свойствами ее семян и жизнеспособностью всходов, что особенно очевидно в случаях освоения незанятых древесной растительностью небольших участков или достаточно обширных территорий.

При изучении свойств и качества семенного материала болотных экотипов березы пушистой нами обнаружено, что показатели массы 1 тыс. ее семян из местообитаний с различными типами водно-минерального питания находятся в пределах средних известных - 0,19-0,29 г. При этом четкой зависимости между массой семян и характеристиками местообитаний не выявлено (табл. 5). Однако следует признать, что на погодичную изменчивость данного показателя могут оказывать влияние некоторые экологические факторы (сезонная тепло- и влагообеспеченность, условия опыления, освещенность и т. д.). Показатели всхожести семян, определенные в лабораторных условиях, варьируют в пределах 30 %, что является вполне удовлетворительным результатом.

Таблица 5.

Показатели массы семян березы пушистой из болотных местообитаний различных типов водно-минерального питания

Год сбора	Масса 1 тыс. шт. семян, г		
	олиготрофное болото	мезотрофное болото	евтрофное болото
2002	0,2911	0,2812	0,2744
2003	0,1908	0,2578	0,2604

ГЛАВА 6. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕРЕВЬЕВ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ В ГИДРОМОРФНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

6.1. Морфология стволов и крон деревьев березы пушистой

Разнообразие габитуальных форм березы пушистой, встречающихся в пределах болотных местообитаний с различными типами водно-минерального питания, сводится к трем основным морфотипам, преимущественная встречаемость которых определяется жестким контролем факторов среды обитания. На евтрофных густооблесенных болотах стволы деревьев малосбежистые, прямые. Кроны занимают не более 1/3-1/4 высоты ствола, полушаровидные, зонтиковидные или флаговидные. На мезотрофных болотах стволы ровные, плохо очищенные от сучьев. Кроны занимают от 1/3 до половины и более длины ствола, компактные, широко яйцевидные, полушаровидные и, реже, зонтиковидные. На слабооблесенных евтрофных и олиготрофных болотах обычные кустообразные формы березы с невыраженным основным стволом. У встречающихся реже типичных деревьев стволы ровные, плохо очищенные от сучьев: Кроны обычно низко опущенные, ажурные яйцевидной или полушаровидной формы. По мере ухудшения условий местообитания в сомкнутых древостоях увеличивается доля деревьев березы, имеющих саблевидный изгиб в комлевой зоне ствола. При снижении степени сомкнутости кроны в массе побегов перевес складывается в пользу брахибластов, в силу более жестких условий внутрикронового освещения.

6.2. Морфолого-анатомические особенности покровных тканей стволов березы пушистой

6.2.1. Встречаемость форм березы пушистой, различающихся типом трещиноватости и сущивания коры

Болотные экотипы березы пушистой представлены преимущественно шероховатокорой и белокорой формами. Повсеместно в довольно большом количестве встречается волнистокорая форма. Преобладающими цветовыми вариациями поверхностных слоев коры являются различные оттенки белого цвета. При анализе формовых составов древостоев березы, обнаружено, что на пространственно удаленных болотных массивах встречаемость отдельных морфологических форм, различающихся типом коры, неодинакова при отсутствии значительных различий в пределах одного массива. Таким образом, встречаемость отдельных форм березы пушистой, различающихся морфологической структурой коры, в наибольшей степени определяется действием исторических факторов развития древостоев, в том числе их возрастными особенностями и формовым составом исходных популяций.

6.2.2. Изменчивость структуры годичных колец коры различных форм березы пушистой

При исследовании структуры коры рассматриваемого вида было обнаружено, что морфология и общая толщина коры определяются клеточной организацией ее годичных слоев (количеством клеток в слоях, их формой, взаимным расположением, размерами) и в конечном счете - принадлежностью деревьев к различным морфологическим формам по типу коры.

Среди прочих морфологических форм наибольшей толщиной коры характеризуется волнистокорая форма. Сравнение минимальной и максимальной толщины слоев ранней и поздней зон коры в пределах годичного слоя различных форм березы в соответствии с минимальным и максимальным количеством рядов

клеток в них показало (табл. 6), что у волнистококорой формы отмечается наибольшая толщина ранней коры вместе с наибольшим количеством слагающих ее рядов клеток, в то время, как толщина поздней зоны коры находится в пределах, сопоставимых с таковой же у других форм. Наименьшая толщина коры и обратное соотношение количества клеток ранней и поздней зон коры (количественное преобладание клеток поздней коры в годичном слое) свойственны желтококорой форме березы.

Таблица 6.
Средние количественные показатели анатомической структуры коры различных форм березы пушистой

Формы березы	Количество годовичных слоев, шт.	Средняя толщина годичного слоя коры, мкм			Количество рядов клеток в годичном слое, шт.	
		всего	ранняя ткань	поздняя ткань	ранняя ткань	поздняя ткань
евтрофное болото, осушенный участок						
гладкококорая (белококорая)	19	85,55±3,61	65,40±5,08	20,15±4,48	5	3
волнистококорая	23	166,92±6,44	145,64±6,14	21,28±0,92	9	3
шероховатокорая	21	104,24±2,47	85,36±2,61	18,88±0,57	6	3
желтококорая	15	53,69±2,53	34,53±2,32	19,16±1,11	3	3
евтрофное болото, неосушенный участок						
гладкококорая (белококорая)	43	59,97±2,81	46,26±2,79	13,71±0,41	3	2
волнистококорая	47	62,33±3,42	47,53±3,26	14,80±0,54	3	2
шероховатокорая	43	55,75±1,64	43,44±1,51	12,31±0,49	3	2
желтококорая	30	41,98±2,09	28,48±2,11	13,50±0,66	2	2

Между средними значениями ширины зон ранней и поздней коры в пределах годичного слоя и средним количеством рядов клеток в них для всех без исключения форм отмечается тесная положительная связь. Наличие связи между параметрами указывает на то, что возрастное изменение размеров клеток коры происходит пропорционально возрастному изменению диаметра ствола дерева.

6.2.3. Соотношение приростов коры и древесины березы пушистой

Количество сохраняемых поверхностных слоев коры находится в зависимости от экологической приуроченности несущих ее стволов березы и их возраста. В лучших условиях роста на евтрофных болотах кора березы имеет большую толщину и количество сохраненных годовичных слоев, чем на олиготрофных болотах, где при меньшей толщине коры происходит более быстрое слущивание ее поверхностных слоев. При этом отмечается связь между количеством сохранившихся слоев коры и возрастом дерева. В серии совмещенных сопоставлений годовичных приростов коры и древесины четко выделяются годы-маркеры с максимальными и минимальными величинами прироста, причем для коры прослеживается тенденция к некоторому запаздыванию годовичных приростов, соответствующих годовичным приростам древесины.

6.3. Морфолого-анатомические особенности листовых пластин болотных экотипов березы пушистой

6.3.1 Морфология листовых пластин

Морфологические варианты листовых пластин ограничиваются несколькими наиболее типичными для данного вида формами - яйцевидная (типичная), округлая (овальнолистная или широкояйцевидная), ромбовидная и сердцевидная

(липовиднолистная). Среди проанализированных морфологических признаков листовых пластин (табл. 7) наибольшей внутривидовой вариабельностью отличаются показатели длины черешка листа, длины и ширины листовых пластин, угла при вершине листа и отношения длины листа к длине его черешка. На низком и среднем уровне внутри популяций варьируют количество жилок второго порядка, угол их отклонения от жилки первого порядка и отношение длины листа к его ширине. Между отдельными морфологическими признаками листовых пластин в пределах рассматриваемых популяций отмечаются корреляционные связи различной тесноты. Наиболее тесные связи существуют между длиной и шириной листа, длиной листа и длиной его черешка, количеством жилок второго порядка и количеством зубцов по краю листа.

Анализ межпопуляционных различий показал, что под контролем факторов среды обитания находятся длина и ширина листовых пластин, длина черешка листа, количество жилок второго порядка и толщина листовых пластин в целом. Последовательность изменения показателей количества зубцов по краю листа, угла при вершине листа и отношения длины листовой пластины к длине ее черешка не связана со снижением качества эдафотопов. Относительное постоянство вне связи со средой обитания сохраняют показатели угла отклонения жилок второго порядка от жилки первого порядка и угла при основании листовых пластин.

Таблица 7.

Средние показатели морфологических элементов листовых пластин экотипов березы пушистой

Признак	Условия местопроизрастания				
	суходол	евтрофное густооблес. болото	евтрофное слабооблес. болото	мезотрофное болото	олиготрофное болото
длина черешка, см.	1,70±0,03	1,76±0,04	1,22±0,03	1,34±0,02	1,17±0,02
длина/ширина листа, см.	<u>5,46±0,07</u> 4,22±0,06	<u>6,02±0,09</u> 4,61±0,08	<u>4,23±0,07</u> 3,33±0,05	<u>4,46±0,07</u> 3,53±0,04	<u>4,14±0,06</u> 3,19±0,04
отношение длины листа к ширине/длины листа к длине черешка	<u>1,30±0,01</u> 3,33±0,06	<u>1,32±0,01</u> 3,59±0,08	<u>1,28±0,01</u> 3,64±0,07	<u>1,27±0,01</u> 3,39±0,05	<u>1,30±0,01</u> 3,70±0,05
количество жилок, шт.	7,76±0,07	7,70±0,08	7,08±0,08	7,81±0,06	6,45±0,06
угол отклонения жилок второго порядка, град.	30,07±0,35	30,97±0,36	28,73±0,33	28,49±0,24	29,32±0,30
количество зубцов по краю листа, шт.	54,90±0,93	54,73±0,96	43,43±0,61	41,59±0,60	43,84±0,56
угол при верш./основан. листа, град.	<u>1,75±0,06</u> 66,85±0,75	<u>2,27±0,08</u> 67,09±0,90	<u>1,77±0,06</u> 65,51±1,09	<u>1,45±0,04</u> 59,58±0,67	<u>2,81±0,06</u> 66,30±0,81

6.3.2 Анатомические особенности листовых пластин

Среди изучавшихся признаков анатомической структуры листа (табл. 8) наиболее вариабельны в пределах популяций толщина верхней и нижней кутикул и количество устьиц на единицу площади листа (1 мм²). Уровень варьирования от низкого до среднего имеют количество кусток верхнего и нижнего эпидермисов и их толщина, длина и ширина устьиц, толщина губчатой паренхимы. Отдельные

анатомические признаки листовых пластин в каждой из рассмотренных популяций имеют между собой очень тесную положительную корреляционную связь - количество клеток верхнего эпидермиса связано с количеством клеток нижнего эпидермиса, а толщина нижнего эпидермиса, верхнего эпидермиса и толщина губчатой паренхимы с толщиной листовой пластины в целом.

Существенные межпопуляционные различия отмечаются по количеству клеток верхнего эпидермиса и толщине губчатой паренхимы. Кроме различий в количественных показателях имеется ряд качественных отличительных признаков - извилистость антиклинальных стенок клеток эпидермиса листовых пластин на евтрофных густооблесенных болотах, мелкоклеточность эпидермиса листьев на слабооблесенных евтрофных и олиготрофных болотах, большие межклетники в губчатом мезофилле листьев на мезотрофных и олиготрофных болотах.

Таблица 8.

Средние показатели анатомических элементов листовых пластин болотных экотипов березы пушистой

Признак	Тип условий местопроизрастания			
	евтрофное густооблес. болото	евтрофное слабооблес. болото	мезотрофное болото	олиготрофное болото
толщина листовой пластинки, мкм	169,07±3,18	214,45±1,60	219,09±1,51	192,34±1,31
толщина верхней/нижней кутикулы, мкм	3,10±0,10 1,88±0,10	4,61±0,09 2,48±0,06	4,14±0,13 2,17±0,05	3,85±0,09 1,79±0,05
количество клеток верхнего/нижнего эпидермиса, шт./мм ²	849,46±12,59 973,66±20,70	1439,73±15,40 2165,33±22,96	1177,93±13,22 1969,40±28,92	1374,93±11,87 2202,47±18,07
толщина зоны верхнего/нижнего эпидермиса, мкм	30,05±1,06 17,48±0,48	25,29±0,34 14,19±0,26	27,59±0,37 15,24±0,25	27,81±0,31 14,09±0,21
количество устьиц, шт./мм ²	71,80±1,87	105,60±2,60	103,47±2,02	131,07±2,03
длина/ширина устьиц, мкм	35,17±0,60 25,34±0,43	38,63±0,39 26,87±0,28	42,37±0,32 29,79±0,25	40,02±0,30 27,58±0,23
толщина зоны губч./столбч. мезофилла, мкм	124,74±3,26 45,54±1,55	81,31±0,90 79,43±0,93	93,15±1,27 72,89±0,64	82,15±0,83 58,12±1,01

6.4. Некоторые морфологические особенности корневых систем болотных экотипов березы пушистой

При произрастании в гидроморфных условиях деревья березы пушистой, в силу выраженной способности вида к образованию придаточных корней, формируют в течение своей жизни по мере нарастания торфяной залежи несколько корневых ярусов. При этом в лучших условиях роста (евтрофный и частично мезотрофный типы водно-минерального питания с высокой и средней степенью проточности) крупным проводящим корням вблизи комля свойственны «ходульность» и досковидность поперечного сечения, возникающая вследствие резкой асимметрии радиального прироста их древесины и приводящая к смещению «генетического центра» корня по вертикали вниз. Продольное сечение крупных проводящих (опорных) корней, обычно испытывающих большие статические нагрузки, приобретает форму треугольника, либо простой или сложной дуги за счет наращивания реактивной древесины в местах приложения наибольших деформирующих сил. В худших условиях роста (мезотрофные, олиготрофные условия и сильнообводненные местообитания евтрофного типа) проводящие корни

немногочисленны, не имеют большой толщины и корневым системам в целом, свойственна шлейфообразная форма.

Общими чертами как первичных, так и вторичных корневых систем березы пушистой во всех типах болотных местообитаний является их поверхностное расположение при проникновении в торфяной субстрат до глубины 20-35 см и предпочтительном освоении верхних, наиболее прогреваемых и аэрируемых горизонтов почвы (положительный термотропизм), наличие большого количества почти кольцевых чечевичек и частое отсутствие извилистости проводящих корней.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Береза, провозглашенная в 2000 году в Германии деревом года (Beysel, 1999; Kohstall, 2000) и ранее незаслуженно считавшаяся сорной породой, приобретает все большее хозяйственное, экологическое и экосистемное значение как исключительно быстрорастущая древесная порода-лесообразователь, обладающая массой полезных свойств. В ряде стран березы пушистая и повислая в настоящее время считаются достаточно перспективными для лесной промышленности (Auer, Färber, Leonhardt, 1990; Viherä-Aarnio, 1994).

Принимая во внимание большое экосистемное разнообразие березняков и их ресурсное значение, в данной работе предпринята попытка комплексной оценки болотных березняков, являющихся перспективными природными объектами не только с практической, но и с научной точки зрения в силу обнаруженной специфики структурной организации древостоев, флористического состава нижних ярусов растительности, типологической дифференциации, широкого диапазона морфологической изменчивости и адаптивных реакций деревьев березы пушистой. На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Произрастание березы пушистой в гидроморфных условиях северной части междуречья Оби и Томи приурочено к местообитаниям евтрофного и мезотрофного типов водно-минерального питания. На осушенных болотах наблюдается усиление лидирующих позиций березы пушистой, древостои которой в зависимости от реакции на осушение развиваются по I-III классам бонитета.

2. Флористический состав напочвенного растительного покрова болотных березняков включает 298 видов растений, из которых 257 представлены сосудистыми, что составляет 29,7 % аборигенной флоры Томской области. Преобладающее число видов (253) приурочено к местообитаниям евтрофного типа.

3. Типологический спектр болотных березняков включает 33 характерных типа леса, объединяемых в болотно-травяную, долгомошную, гипновую и сфагновую группы типов, в которых по мере ухудшения условий водно-минерального питания на градиенте «евтрофные → мезотрофные → олиготрофные болота» происходит снижение таксационных показателей древостоев и, как следствие, падение их производительности.

4. Возобновительный процесс под пологом болотных березняков тесно связан со структурой конкретных древостоев и качеством экотопа. В высокотравных типах леса количество молодого поколения редко достигает 7 тыс. шт./га, тогда как в низкотравных и мшистых типах составляет 10-12 тыс. шт./га. Продолжительное осушение не приводит к значительному увеличению общего количества возобновления, однако имеет место стабилизация доли хвойных на уровне 30-50 %.

5. Встречаемость отдельных морфологических форм березы пушистой, различающихся типом коры, предопределена генотипическим разнообразием

исходных популяций и зависит от условий местообитаний и возраста конкретных древостоев. Годичные приросты коры связаны с годичными приростами древесины ствола, имея тенденцию к некоторому запаздыванию адекватных приростов.

6. Длина, ширина и толщина листовых пластин березы пушистой, длина их черешка и количество жилок второго порядка в гидроморфных условиях проявляют значительную вариабельность, связанную с условиями местообитания. Сохранение основных пропорций листовых пластин и относительное постоянство показателей угла отклонения жилок второго порядка от жилки первого порядка и угла при основании листовых пластин свидетельствует о стабильности березы пушистой как ботанического вида.

7. Параметры анатомической структуры листовых пластин березы пушистой зависят от качества условий местообитания. Значительные межпопуляционные различия отмечаются по признакам толщины столбчатой паренхимы и количества клеток верхнего эпидермиса, приходящегося на единицу поверхности. Различия по признакам количества устьиц на единицу поверхности, их длины, ширины, а также толщины губчатой паренхимы возрастают по мере ухудшения условий произрастания, характеризуя способность березы пушистой к адаптации в пределах конкретных местообитаний.

8. Корневые системы березы пушистой в гидроморфных условиях произрастания приобретают поверхностное распространение. По мере нарастания торфяной залежи наблюдается формирование новых корневых ярусов. Крупным проводящим корням свойственна «ходульность», дощкообразная форма поперечного сечения со смещенным «генетическим» центром, вследствие неравномерности прироста их древесины.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Жильцова С. Г. Некоторые особенности анатомии листа болотных экотипов березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*) // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Красноярское отд. РБО РАН, 2002. – Вып. 10. – С.98-103.

2. Жильцова С. Г. Разнообразие форм коры болотных экотипов березы пушистой // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Красноярское отделение Российского ботанического общества РАН, 2002. – Вып.10. – С.104-109.

3. Жильцова С. Г. Некоторые особенности болотных экотипов березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*) // «Биология – наука XXI века: 6-я Пуштинская школа-конференция молодых ученых. 20-24 мая 2002 года.» Сборник тезисов. Пуштино, 2002. – Том 2. – С. 60.

4. Жильцова С. Г. Изменчивость ширины и структуры годичных слоев коры у березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*) на болотах междуречья Оби и Томи // «Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты: Международная научная конференция». Программа и тезисы докладов. Сыктывкар: изд-во Сыкт. ун-та, 2002. – С.100-101.

5. Жильцова С. Г. Анатомические особенности листовых пластинок болотных экотипов березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*) междуречья Оби и Томи // II Международная конференция по анатомии и физиологии растений. Санкт-Петербург, 14-18 октября 2002 года. Труды конференции. Секция IV: Экологическая анатомия. Санкт-Петербург: изд-во РАН, 2002. – С.277-278.

6. Жильцова С. Г. Типы болотных березняков//Болота и биосфера: Материалы Первой Научной Школы (23-27 сентября 2002). Томск: издательство гос. пед. ун-та, 2003.-С. 115-118.

7. Жильцова С. Г. О продолжительности «жизни» коры березы пушистой в гидроморфных условиях произрастания//Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Красноярское отд. РБО РАН, 2003.-Вып. 11.-С.48-52.

8. Жильцова С. Г. Фитоценозы болотных березняков северной части междуречья Оби и Томи в связи с продуктивностью древостоев// Болота и биосфера: Материалы Второй Научной Школы (8-12 сентября 2003). Томск: Издательство гос. пед. ун-та, 2003.-С.134-139.

9. Жильцова С. Г. Особенности растительного покрова болотных березняков междуречья Оби и Томи// Экология - 2003: Тезисы междунар. молод. конф./Отв. ред. чл.-кор. РАН Ф. И. Юдахин. Архангельск: Ин-т экологических проблем Севера УрО РАН, 2003. С.166-167.

10. Жильцова С. Г. Болотные березняки северной части междуречья Оби и Томи//Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18-22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул) Том 2.-Барнаул: изд-во «АзБука», 2003.-С.355-356.

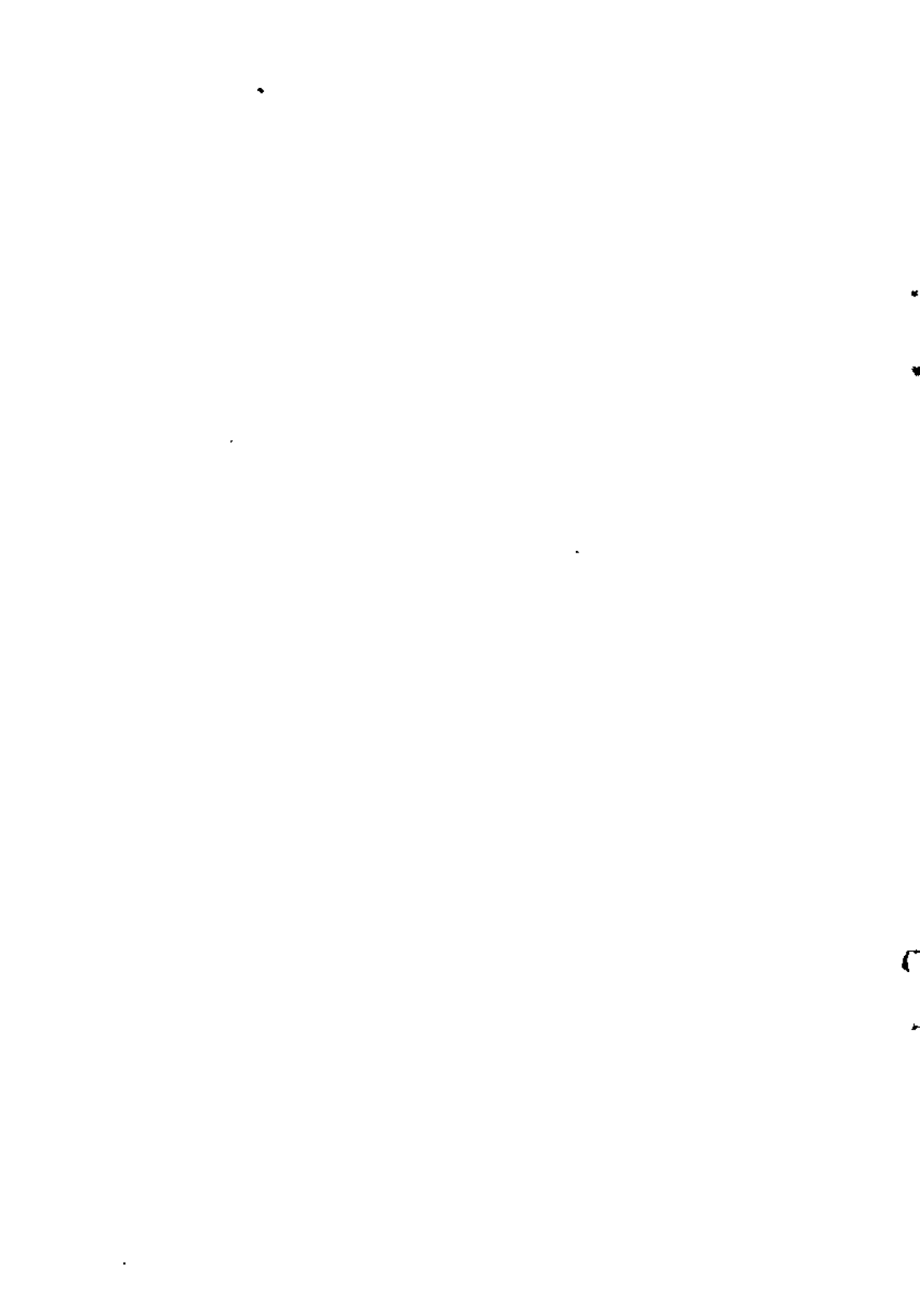
11. Ефремов С. П., Жильцова С. Г. Особенности возобновления хвойных в болотных березняках Томской области//Проблемы кедра: экология, современное состояние, использование и восстановление кедровых лесов Сибири. Сборник научных статей. Томск, 2003.-вып. 7.-С.62-75.

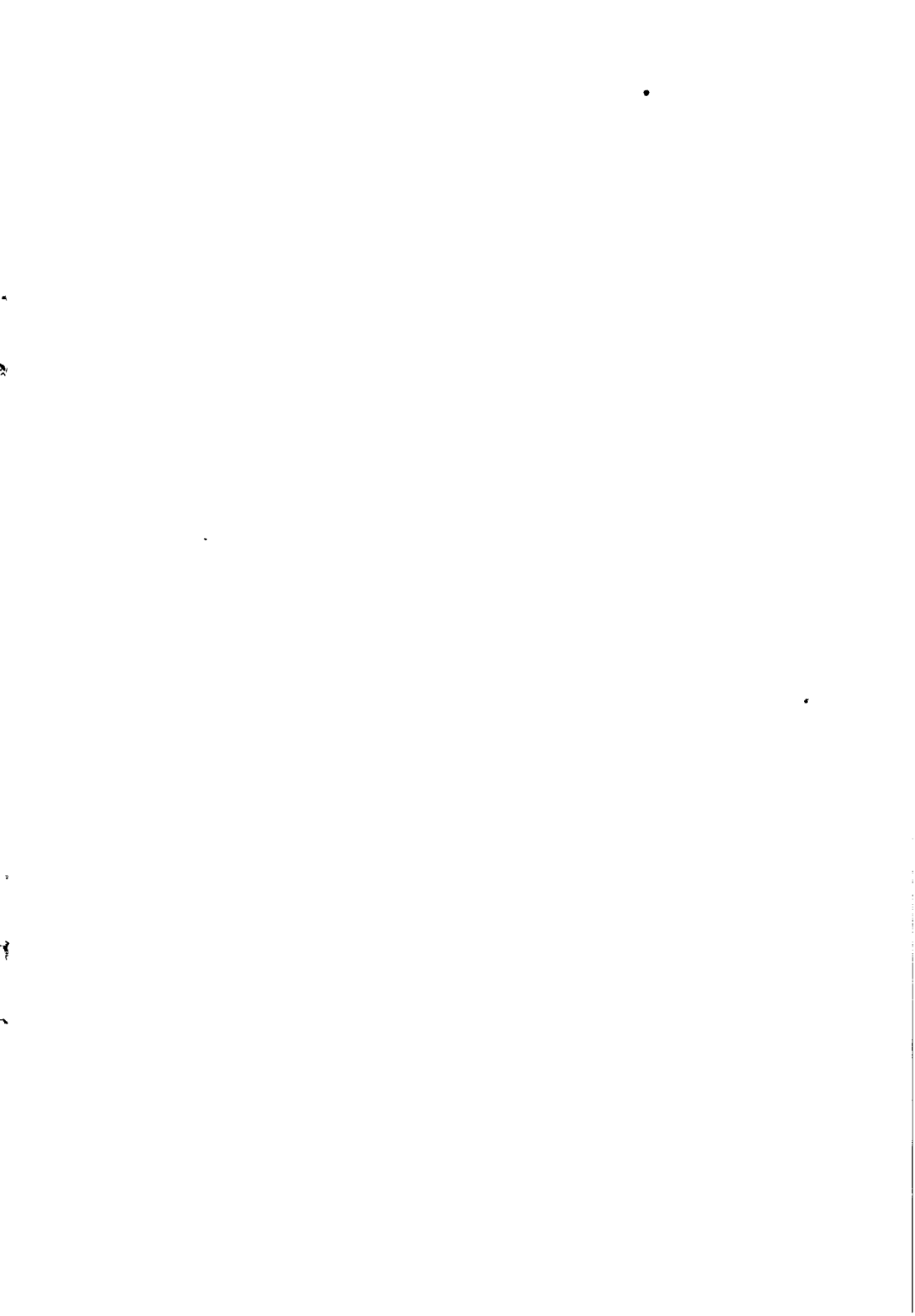
12. Ефремов С. П., Жильцова С. Г. Оценка возобновительного процесса в болотных березняках междуречья Оби и Томи//Вестник ТГУ, 2003.-№ 7.-С. 97-105.

13. Жильцова С. Г. Морфологические особенности листовых пластин болотных экотипов березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*)//Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Красноярское отд. РБО РАН, 2004.-Вып. 12.-С. 64-72.

14. Жильцова С. Г. Морфология листовых пластин болотных экотипов березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*)//Болота и биосфера: Сборник материалов Третьей Научной Школы (13-16 сентября 2004 г.) Томск: изд-во ЦНТИ, 2004.-С. 196-205.

ДЛЯ ЗАМЕТОК





№ 19893

РИБ Русский фонд

2006-4

17551