



Кошкина Наталья Борисовна

**Начальные этапы возобновления древесных видов  
на верхнем пределе их произрастания в горах Урала**

Специальность: 03.00.16. – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Екатеринбург 2008

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Древесная растительность, произрастающая на верхнем пределе своего распространения, издавна привлекала внимание исследователей. Этот интерес значительно повысился во второй половине XX в. в связи с необходимостью изучения реакции наземных экосистем на глобальные и региональные изменения климата, так как структура и существование лесотундровых и лесолуговых сообществ в наибольшей степени зависит от изменения климатических условий (Köper, 2000). Анализ литературных источников показывает, что большинство работ посвящено изучению влияния этих факторов на рост и выживание взрослых деревьев и древостоев (Шиятов, 1967; Kearney, 1982; Lavoie, Payette, 1992; Jakubos, Romme, 1993; Taylor, 1995; Woodward et al., 1995; Lloyd, Graumlich, 1997; Kullman, Engelmark, 1997). В то же время исследований влияния изменений климата на процессы их естественного возобновления проведено крайне мало (Germino, Smith 1999, 2000, 2002).

Естественное возобновление древесных видов – одна из важнейших характеристик лесных сообществ, отражающая их репродуктивную способность, степень адаптации, стабильность и тенденции динамики численности. В экотоне верхней границы древесной растительности начальные этапы возобновления древесных видов во многом определяют дальнейшие изменения видового состава, структуры и продуктивности фитоценозов. Успешность возобновления зависит как от количества и качества семян, так и от условий, в которых развиваются проростки и всходы. Поэтому изучение возобновления лесообразующих видов является важной задачей исследования растительного покрова и имеет большое научное и практическое значение.

**Цель и задачи исследования.** Целью исследования являлось изучение начальных этапов возобновления ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих в экотоне верхней границы древесной растительности на Южном, Северном и Полярном Урале. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- определить урожайность шишек и семенную продуктивность изучаемых видов;
- исследовать качество семян ели сибирской и лиственницы сибирской;
- изучить появление и выживание всходов этих видов в первые годы жизни;
- оценить роль различных экологических факторов в естественном возобновлении изучаемых видов.

Научная библиотека

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных  
Уральского отделения РАН

Научный руководитель – доктор биологических наук, профессор  
ШИЯТОВ СТЕПАН ГРИГОРЬЕВИЧ

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
САННИКОВ СТАНИСЛАВ НИКОЛАЕВИЧ,  
Ботанический сад УрО РАН,  
кандидат биологических наук  
КУЧЕРОВ СЕРГЕЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ,  
Ботанический сад-институт Уфимского  
научного центра РАН.

Ведущая организация – Институт леса им В.Н. Сукачева СО РАН.

Защита диссертации состоится «25» ноября 2008 г. в ... часов на заседании  
Диссертационного совета Д004.005.01 при Институте экологии растений и живот-  
ных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. Факс:  
8(343)2608256, адрес сайта: <http://www.ipae.uran.ru>, e-mail: [common@ipae.uran.ru](mailto:common@ipae.uran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии  
растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «15» октября 2008 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

Нифонтова М.Г.



**Научная новизна работы.** Впервые в высокогорьях Урала изучены семенная продуктивность и начальные этапы естественного возобновления ели сибирской и лиственницы сибирской во взаимосвязи с особенностями структуры древостоев, семеношением деревьев, качеством семян и наиболее важными факторами среды. Проведен анализ урожайности шишек и семян, динамики появления, выживания, численности и роста всходов на различных высотных уровнях в пределах экотона верхней границы древесной растительности.

**Теоретическая и практическая значимость.** Оценка репродуктивной способности древесных видов в экстремальных условиях среды позволяет оценивать степень их адаптации и конкурентоспособности. Изучение начальных этапов возобновления в условиях высокогорий дает возможность прогнозировать ход лесообразовательного процесса в связи с изменениями климатических условий.

**Апробация работы.** Основные результаты исследований были представлены на всероссийских научных конференциях молодых ученых «Экология: от генов до экосистем» (Екатеринбург, 2005), «Экология в меняющемся мире» (Екатеринбург, 2006), на международной научной конференции «Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса» (Екатеринбург, 2006).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 6 научных работ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, списка литературы. Текст работы изложен на 197 страницах, иллюстрирован 25 таблицами и 27 рисунками. Список использованной литературы содержит 255 источников, из которых 75 работ на иностранных языках.

### Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе дается обзор отечественной и зарубежной литературы, посвященной семеношению хвойных видов и выявлению основных факторов, определяющих семенную продуктивность, распространение и прорастание семян, рост и выживание всходов. Отмечается, что эти процессы слабо изучены в высокогорных лесах по сравнению с равнинными лесами.

### Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Глава состоит из трех разделов, в которых характеризуются физико-географические условия исследуемых горных вершин Урала:

1. Массив Ирмель, состоящий из двух вершин (г. Бол. Ирмель высотой 1582 м и г. Мал. Ирмель высотой 1449 м), географические координаты которого 54°30'–54°34' с.ш. и 58°49'–58°54' в.д.). Он расположен в полосе наиболее высоких центральных возвышенностей Южного Урала.

2. Гора Серебрянский Камень (1306 м), являющаяся восточным отрогом Тылдайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива (59°21' – 59°59' с.ш., 58°33' – 59°43' в.д.), Массив расположен в южной части горных хребтов Северного Урала.

3. Сопки высотой 300-400 м. у подножия г. Черной (1030 м) и г. Сланцевая (407 м), расположенных на восточном макросклоне Полярного Урала (66°45' – 66°50' с.ш., 65°20' – 65°40' в.д.).

### Глава 3. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДЫ

Изучение естественного возобновления ели сибирской и лиственницы сибирской в каждом горном районе производилось на двух-трех высотных профилях, заложенных на горных склонах различной экспозиции (табл. 1.). Профили располагались в экотоне верхней границы древесной растительности (ЭВГДР), под которым понимается переходный пояс растительности в горах между верхней границей распространения сомкнутых лесов и верхней границей распространения отдельных деревьев в тундре (Шиятов и др., 2005). На каждом профиле было выделено по три основных высотных уровня (расположенных в пределах верхней, средней и нижней частях экотона), а на некоторых профилях – еще два добавочных (второй и четвертый) уровни. На каждом уровне закладывалось по три макроплощадки размером 20x20 м. Макроплощадки делились на четыре мезоплощадки размером 10x10 м, на которых производилось детальное таксационное описание древостоя. При этом две мезоплощадки были контрольными, а на двух остальных по определенной системе размечалось по 8 учетных микроплощадок размером 1x1 м. В итоге для каждого высотного уровня было заложено по 48 микроплощадок, а для каждого профиля по 144 микроплощадки. На каждой микроплощадке с помощью сетки Раменского размером 1x1 м, разделенной на 25 клеток размером 20x20 см, выполнялся тщательный поиск проростков (растение в период от прорастания до появления первого настоящего листа) и всходов (растение, несущее семядольные и настоящие листья) древесных растений. В ведомости для каждой особи отмечались такие параметры, как вид, жизненность, приуроченность к тому или иному типу почвенного субстрата (моховому, лишайниковому,

Таблица 1. Характеристика высотных профилей и объем выполненных работ

Район исследования	Южный Урал		Северный Урал		Полярный Урал					
	Иремель		Тылайско-Конжаковско-Серебрянский		-					
Горный массив	г. Мал. Иремель	г. Бол. Иремель	г. Серебрянский Камень		г. Черная		г. Сланцевая			
Вершина	юго-западная	северная	северная	юго-восточная	восточная	северо-восточная	юго-западная			
Экспозиция склона	Ель сибирская		Лиственница сибирская							
Изучаемый вид	Ель сибирская		Лиственница сибирская							
	I	II	I	II	III	I	II	III		
Высотный профиль	Часть ЭВГДР (высотный уровень), м н.у.м.	Верхняя (1)	1360	1365	1005	1030	1030	300	265	-
		Переходная (2)	1345	-	-	-	-	245	-	-
		Средняя (3)	1310	1330	950	980	960	223	243	250
		Переходная (4)	1280	-	-	-	-	199	-	-
		Нижняя (5)	1255	1290	905	950	920	185	220	185
Количество макроплощадок, шт.	18	9	9	9	-	15	9	-	-	
Количество микроплощадок, шт.	288	144	144	144	-	240	144	-	-	
Количество исследованных шишек, шт.	762	-	1500	1500	1500	1239	-	543	-	
Количество проб на определение всхожести семян, шт.	79	-	90	90	90	54	-	12	-	

минерализованному, травяному) и типу панорельефа, а также возраст. Кроме того, на каждой микроплощадке определялся видовой состав, проективное покрытие и высота растений нижних ярусов фитоценоза и проективное покрытие разных типов почвенного субстрата. Учет проростков и всходов на одних и тех же микроплощадках производился ежегодно в начале июня и конце августа 2004–2007 гг.

Урожайность шишек и семенная продуктивность у ели и лиственницы определялась для каждого высотного уровня. Сбор шишек (около 50 шт.) производился с 8–10 деревьев, типичных для данного местообитания. В лабораторных условиях из шишек после досушивания извлекались семена. Затем определяли длину и вес каждой шишки, количество и вес содержащихся в ней семян. Всхожесть семян определялась в соответствии с ГОСТом 13056.6-68.

На каждом высотном профиле в верхней, средней и нижней частях ЭВГДР были установлены автономные датчики (ТВИ32-20+50 StowAway Tidbit, Onset Computer corporation), которые записывали температуру каждый час в течение 1–2 лет. Датчики закреплялись в кроне дерева на высоте 2 м в затененной части ствола и в почве на глубине 10 см в пределах межкрупного пространства. На основании полученных данных были вычислены средние температуры отдельных месяцев. Также на всех высотных профилях в зимний период были проведены работы, по определению глубины снежного покрова.

## Глава 4. СЕМЕНОШЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

### 4.1. Состав и структура древостоев.

Преобладающими видами в составе древостоев на массиве Иремель в пределах ЭВГДР являются ель сибирская и береза извилистая (*Betula tortuosa* Ledeb.). Единично встречаются лиственница сибирская, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). Средние значения морфометрических параметров ели сибирской увеличиваются в 2–3 раза по мере снижения высоты над уровнем моря.

### 4.2. Семеношение деревьев и древостоев

Урожайность шишек. Хорошо известно, что плодоношение представителей рода *Picea* характеризуется определенной цикличностью с интервалами между урожайными годами в 3–6 лет. В частности, 2003 г. на Южном Урале отличался высоким урожаем семян ели сибирской. Численность плодоносящих деревьев и общее количество

ство шишек до (1999–2002 гг.) и после (2004–2007 гг.) урожайного 2003 г. были крайне низкими. Предшествующие урожайные годы в еловых древостоях Южного Урала по данным лесохозяйственных организаций отмечались в 1997, 1993, 1987, 1982, 1978, 1973, 1969, 1966 гг.

Даже в урожайные года количество шишек на разных деревьях ели сибирской сильно различается. Это связано с размерами дерева, его положением в древостое, погодными условиями и особенностями минерального питания. По мере снижения высоты над уровнем моря (табл. 2.) происходит резкое увеличение как количества плодоносящих деревьев (от 39–64 до 330–370 шт./га), так и общей урожайности шишек в древостоях (от 3,6 до 97,3–111,3 тыс.шт./га). Особенно заметно увеличение от верхней к средней части ЭВГДР количества плодоносящих деревьев (в 5–7 раз) и общей урожайности шишек (в 10–17 раз). От средней к нижней части экотона количество плодоносящих деревьев и общая урожайность шишек возрастает всего в 1,5–2 раза.

**Размеры и вес шишек.** Средние показатели длины шишек ели сибирской в разных частях ЭВГДР изменяются в пределах 37–53 мм. Мелкие (20–25 мм) и крупные (70 мм) шишки встречаются редко. По мере снижения высоты над уровнем моря происходит увеличение как размеров, так и веса шишек на 29–33%, при этом оно имеет нелинейный характер – от верхней к средней части ЭВГДР они увеличиваются на 20–22%, а от средней к нижней части экотона на 12–13%.

**Количество семян в шишке.** Так как средние размеры шишек увеличиваются по мере снижения высоты над уровнем моря, то увеличивается среднее количество семян в них. В верхней части ЭВГДР в шишках ели насчитывалось в среднем 14 полнозернистых семян, а в средней и нижней частях экотона их количество увеличилось в 8–10 раз (116 и 136 шт. соответственно). Такое различие можно объяснить разницей в размерах шишек, но при равной длине шишек количество семян в шишках в верхней части ЭВГДР почти в 7 раз меньше, чем в других частях экотона. В средней и нижней частях экотона количество семян при одинаковой длине шишки отличается значительно меньше.

**Семенная продуктивность древостоев.** Расчеты, проведенные для I профиля, показали, что среднее количество полнозернистых семян, продуцируемых одним деревом, может варьировать от 1,3 (в верхней части ЭВГДР) до 40,1 тыс. шт. (в нижней части экотона), причем наиболее резко увеличение продуктивности наблюдается при

переходе от верхней к средней части экотона – почти в 21 раз. Наибольшие различия наблюдаются при сравнении средней семенной продуктивности древостоев, произрастающих на различных высотных уровнях (табл. 2). В урожайный 2003 г на каждый гектар в верхней части экотона из шишек выпало по 50–90, в средней части – 7000–7300, а в нижней – 13200–15150 тыс. семян. При переходе от верхней к средней части ЭВГДР увеличение было максимальным (в 80–140 раз), а от средней к нижней части экотона всего в 1,9–2,1 раза.

Таблица 2. Урожайность шишек и семян и качество семян у ели сибирской на разных высотных уровнях (массив Ирмель, 2003 г.)

Профиль	I					II		
	1360	1345	1310	1280	1255	1365	1330	1290
Высота над ур. м., м								
Деревьев с шишками, шт./га	39	139	259	237	330	64	370	352
Шишек на гектар, тыс. шт.	3,6	17,0	60,2	60,3	97,3	6,4	62,9	111,3
Семян в одной шишке, шт.	14	66	116	126	136	14	116	136
Количество семян на дерево, тыс./шт	1,3	8,1	27,0	32,0	40,1	1,4	19,7	43,0
Вес 1000 шт. семян, гр.	4,2	4,4	4,5	5,0	5,4	4,2	4,5	5,4
Лабораторная всхожесть семян, %	14	20	27	31	34	14	27	34
Энергия прорастания, %	2	4	6	8	10	2	6	10
Урожайность семян, тыс. шт./га.	50	1120	6990	7590	13200	90	7300	15150
Жизнеспособных семян, тыс. шт./га	7	220	1890	2350	4500	13	1970	5150

**Качество семян.** Абсолютный вес 1000 шт. семян ели сибирской урожая 2003 г изменялся в пределах от 4,2 до 5,4 гр. В верхней части экотона, наихудшей по условиям произрастания, всхожесть и энергия прорастания семян оказались самыми низкими (14 и 2% соответственно) (табл. 2.). В средней части экотона всхожесть семян ели составила 27%, в нижней части экотона – 34%.

На основе данных по семенной продуктивности и лабораторной всхожести, мы вычислили, сколько семян, из числа выпавших, потенциально сможет прорасти, если условия для этого окажутся оптимальными и если они не будут повреждены или съедены насекомыми, грызунами или птицами. Оказалось, что в верхней части ЭВГДР потенциально может появиться лишь 7,0–12,6 тыс. проростков на гектаре. В остальных частях экотона их количество намного больше и колеблется от 1890–2350 тыс. (в средней части) до 4500–5150 тыс. шт./га (в нижней части).

#### 4.3. Прорастание семян и появление проростков

В августе 2004 г. (после урожайного года) в верхней части экотона на обоих профилях проростков ели сибирской не было обнаружено (табл. 3.). В средней части

их количество составило 19,8–31,7 тыс. шт./га. Наибольшее количество проростков было обнаружено в нижней части экотона – до 85,2 тыс. шт./га. На II профиле в нижней части ЭВГДР проростков к концу вегетационного сезона насчитывалось всего 20,2 тыс. шт./га. В целом же количество проростков не превышало 6% от общего числа жизнеспособных семян, продуцируемых древостоем.

Таблица 3. Количество проростков ели сибирской, появившихся в 2004 г. на разных высотных уровнях (массив Иремель).

Профиль	I					II		
	1360	1345	1310	1280	1255	1365	1330	1290
Высота над ур. м., м.								
Количество проростков, тыс.шт./га	0	0,4	19,8	45,4	85,2	0	31,5	20,2
Количество проростков от общего количества семян, %	0	0,04	0,29	0,60	0,64	0	0,43	0,14
Количество проростков от количества жизнеспособных семян, %	0	0,5	3,1	5,8	5,7	0	4,8	1,2

#### 4.4. Выживание всходов

Наблюдения за выживанием всходов в последующие три года показали, что через год после появления их остается 3,2–17,9% от первоначальной численности в разных частях ЭВГДР (рис. 1.). Через два года число этих всходов уменьшилось до 1,4–11,3%. На третий год жизни их осталось 1,4–9,2% от первоначального количества.

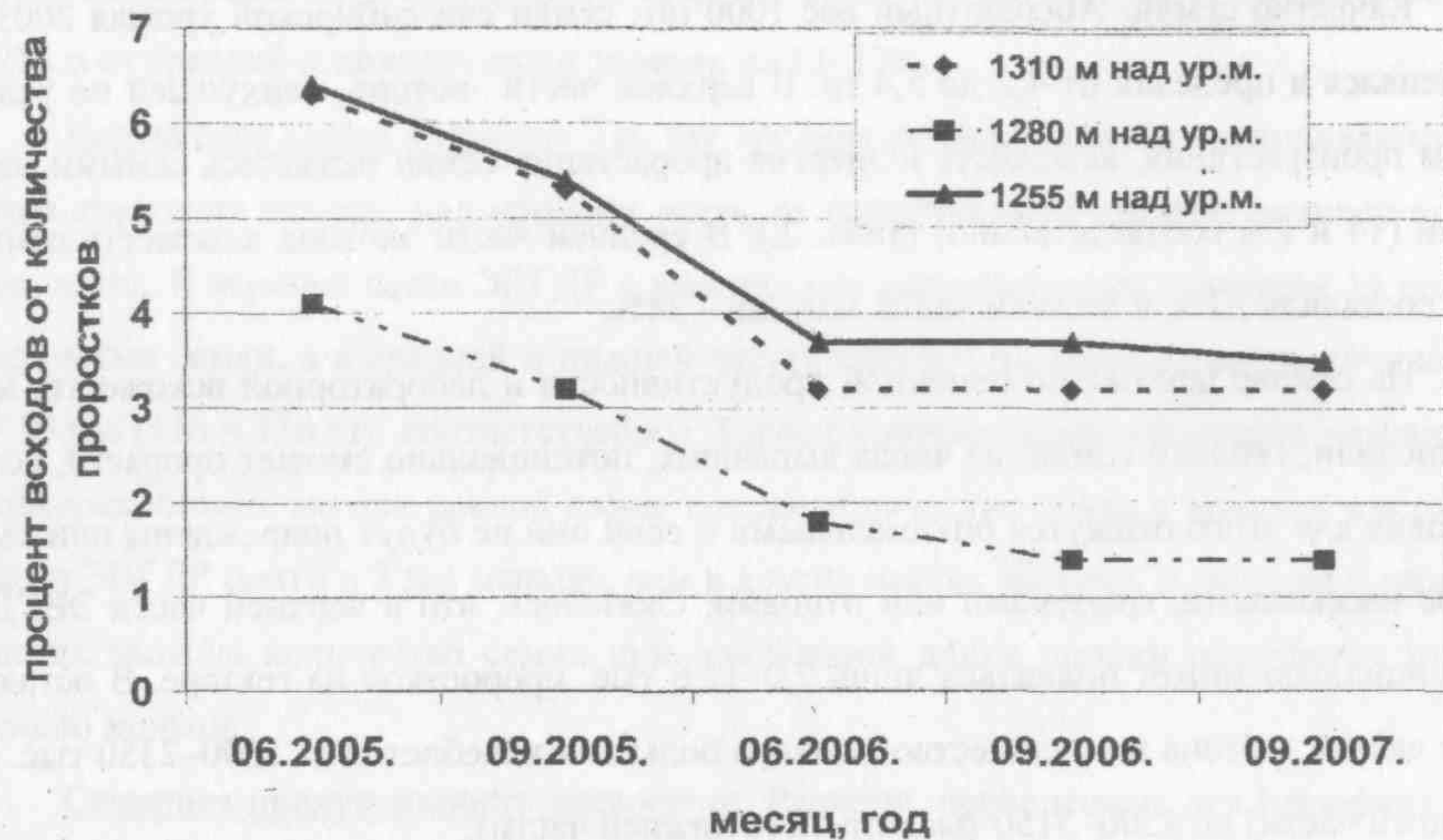


Рис.1. Выживание всходов ели сибирской, появившихся в 2004 г. на разных высотных уровнях (г. Мал. Иремель).

Особо следует отметить, что в холодный период наблюдался наиболее высокий их отпад. Так, в разных частях экотона в холодный период 2004–2005 гг. погибло 76–96% всходов от их количества в августе 2004 г., а в аналогичный период 2005–2006 гг. их количество сократилось на 30–60% по сравнению с численностью в августе 2005 г. За вегетационный сезон 2005 г. количество всходов уменьшилось на 15–40%, а в 2006 г. – на 0–25%, то есть темпы сокращения численности в вегетационный период по сравнению с холодным периодом были в 3–4 раза меньше. При учете в 2007 г. отпад этих всходов был незначительным.

После неурожайных лет проростки ели были обнаружены лишь в небольшом количестве в средней и нижней частях ЭВГДР. Всего в средней и нижней частях ЭВГДР в 2005 г. проростков было 0,9–3,8% от количества, появившихся в 2004 г., а в 2006 г. – не более 0,5%. В 2007 г. новых проростков ели сибирской не было обнаружено на всем протяжении экотона. И это небольшое число проростков ели, появившихся после неурожайных лет, значительно сокращается в последующем. Так, через год в нижней части экотона осталось 0,4 тыс. шт./га всходов, появившихся в 2005 г., что составило 16,7% от их первоначального количества. В остальных частях экотона погибли 75–80% всходов в течение первого зимнего периода. Большая часть оставшихся всходов погибли в течение второго года роста.

#### 4.5. Факторы среды и их влияние на семеношение, выживание и смертность проростков и всходов.

Высотный градиент температур воздуха и почвы. При анализе данных, полученных с помощью температурных датчиков в 2003–2005 гг., было установлено, что средние месячные температуры воздуха в различных частях экотона в течение года сильно не различаются (всего на 0,3–0,5°C). Лишь в апреле наблюдаются более высокие (на 0,6–1°C) температуры в нижней половине экотона по сравнению с верхней. При этом температура почвы (на глубине 10 см) в верхней части экотона по сравнению со средней и нижней отличается на целые градусы как в летние (1,5–3°C), так и в зимние (3–5°C) месяцы.

Высотный градиент мощности снежного покрова. Результаты снегомерных работ в марте 2006 г. показали, что с увеличением высоты над уровнем моря происходит резкое уменьшение средней мощности снежного покрова с 75–90 см до 10–25 см в интервале высот 1330–1370 м. Выше этого интервала средняя мощность снежного

покрова изменяется крайне мало, хотя в понижениях микро- и мезорельефа, а также за отдельно стоящими разбросанными по тундре деревьями скапливается снег глубиной до 80–110 см. Ниже этого интервала мощность снежного покрова незначительно уменьшается (до 55–75 см), что связано с постепенным увеличением сомкнутости крон елей от 20–30% до 80–90%, задерживающих большую долю снега на своих поверхностях. Такое резкое изменение мощности снега при переходе от верхней к средней части экотона (в 3–8 раз) можно объяснить сильным снегозадерживающим эффектом увеличивающихся по площади крон деревьев (от 5% до 20–30%), что и было выявлено нами при анализе связей между суммой проекций крон и мощностью снежного покрова ( $R^2=0,75$ ).

Семенная продуктивность и факторы среды. Наиболее значительные изменения семенной продуктивности происходят при переходе от верхней к средней частям экотона. Поскольку различия средних летних и зимних температур воздуха в этих частях экотона незначительны (0,3–0,5°C), то этим фактором нельзя объяснить столь явно выраженную тенденцию в снижении урожайности. Известно (Cairns, 2001), что сильные (более 10–15 м/сек) ветры, характерные для высокогорий, приводят к значительному морозному иссушению и снежной абразии хвои, почек и побегов, расположенных выше уровня снега, что вызывает ежегодно гибель от 4 до 10 % ассимиляционного аппарата деревьев. Кроме того, ветер резко снижает мощность снегового покрова в верхней части лесотундрового экотона, что приводит к понижению зимней температуры почвы до –5...–6°C, промерзанию и морозному пучению верхних слоев почвы и, как следствие, существенному повреждению мелких корней. По данным Д. Тиерней и др. (Tierney et al., 2001) понижение температуры почвы ниже –4°C и ее промерзание до 25–30 см определяет увеличение в два раза доли отмерших мелких корней (с 14 до 28%), нарушение симбиотических взаимоотношений с микоризными грибами и снижение бактериальной активности (Mikan et al., 2002). Все это ведет к уменьшению количества всасываемых из почвы минеральных веществ, в частности азота и фосфора и замедлению кругооборота минеральных веществ (Kammer et al., 2007). Глубокое промерзание почвы в верхней части экотона приводит к более длительному ее отогреванию после зимы и более низким температурам в летние месяцы. Потеря части ассимиляционного аппарата и фракций мелких корней, а также ухудшение минерального питания деревьев оказывают отрицательное воздействие на нетто-фотосинтез, запаса-

ние питательных веществ, количество и размеры репродуктивных органов, что в итоге приводит к резкому снижению количества и качества продуцируемых семян.

Изучение лабораторной всхожести семян, собранных на разных высотных уровнях на массиве Ирмель, показало, что размах изменений этих показателей значительно меньше (2–2,5 раза), чем изменения семенной продуктивности (170–265 раз). Некоторые исследователи указывают (Almqvist et al., 1998), что для вызревания 50% семян ели европейской необходимо не менее 700 градусодней с температурой выше 5°C, а для 95% – 875 градусодней. Сравнение сумм температур выше 5°C летом 2003 г., рассчитанных по данным термодатчиков, показало, что они были выше пределов, указанных в литературе (1085, 1150, 1125 град/дн. в верхней, средней и нижней частях экотона соответственно) и не имели существенных различий между высотными уровнями. Поэтому мы пришли к выводу, что сумма температур в летний период не определяет различий в качестве семян, собранных в верхней и средней частях экотона. Вероятнее всего, что семенная продуктивность в большей степени зависит от температурных и ветровых условий зимнего периода.

Появление проростков и факторы среды. Учет проростков после урожайного 2003 г. показал, что при переходе от верхней к средней части ЭВГДР их численность увеличивается от нуля до 20–30 тыс. шт./га. На наш взгляд, это не может быть объяснено лишь резким уменьшением выпадающих на единицу площади жизнеспособных семян, а связано во многом со значительным влиянием локальных условий местообитания на прорастание семян и выживание проростков. Г.Б. Гортинский (1964) указывает, что нижняя граница температуры субстратов, при которой еще возможно прорастание семян представителей рода ели в экологически допустимые сроки (не более 40 дней), находится в пределах от 9°C до 11°C. При повышении температуры до 18°C прорастание семян сокращается до 5 дней, а в пределах от 18°C до 25°C оно уже мало зависит от температурных условий. Недостаток или избыток влаги и тепла в почве может сократить благоприятный период для прорастания буквально до нескольких дней. Это, на наш взгляд, оказывает влияние, наряду с малым количеством жизнеспособных семян, на небольшое количество проростков в верхней части ЭВГДР (0–0,4 тыс. шт./га).

Выживание проростков в первые месяцы жизни и факторы среды. С укоренением проростков и переходом их на автотрофный тип питания роль светового ре-

жима, условий минерального питания и других факторов среды, от которых зависят жизненное состояние и выживаемость всходов, существенно возрастает (Факторы регуляции экосистем еловых лесов, 1983). На первое место по своей значимости выступают различные формы конкурентных влияний древостоев и растений нижних ярусов на всходы, что и определяет судьбу новых генераций ели. Так, в сообществах всех типов еловых лесов южной тайги корни всходов редко проникают в почву глубже 3–4 см (Абражко, 1995). В этом слое сконцентрирована основная масса всасывающих корней деревьев, кустарничков и трав, что часто создает напряженность во влагообеспеченности елового самосева. Запасы влаги в верхнем слое почвы являются главной причиной массовой гибели проростков и ювенильных елочек (Карпов, 1969; Абражко, 1995). Как показали опыты В.Г. Карпова (1969), выживаемость проростков ели уже с 2–3-недельного возраста зависела от условий освещенности. Низкий уровень освещения под пологом густых высокотравных лугов из *Polygonum alpinum* в нижней части экотона на II профиле (см. табл. 3), вероятно явился причиной низкой численности проростков по сравнению со средней частью, где доминирует низкорослый и разреженный травяно-кустарничковый напочвенный покров.

Выживание всходов в последующие годы и факторы среды. Из-за позднего появления проростков значительно сокращается период их вегетации. Они не успевают завершить нормальный цикл роста и развития и в первый холодный период наблюдается массовая гибель всходов, в частности по причине морозного выжимания (Карпов и др., 1983; Старостина, 1988; Пугачевский, 1992 по Абражко, 1995). Выжимание всходов происходит весной и реже осенью, особенно при образовании кристаллов напочвенного льда при заморозках. Большую роль в элиминации всходов может играть опад трав (Абражко, Абражко, 1995). На массиве Иремель под пологом разреженных еловых древостоев развит ярус крупнотравья, который после отмирания толстым слоем покрывает поверхность почвы, что, несомненно, приводит к гибели молодых всходов. Морозное выжимание и придавливание всходов опадом являются основными факторами, влияющими на массовую их гибель в первый и второй зимний периоды.

Таким образом, возобновление ели сибирской на массиве Иремель наблюдается лишь после урожайных лет. Всходы, появляющиеся после малоурожайных лет, прак-

тически не участвуют в формировании верхнего яруса древостоев, так как в основной своей массе не доживают до взрослого состояния.

## Глава 5. СЕМЕНОШЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

### 5.1. Состав и структура древостоев

В пределах ЭВГДР на г. Серебрянский Камень доминирующим древесным видом является лиственница сибирская, особенно на северном склоне. Вторым по встречаемости видом является береза извилистая, которая приурочена преимущественно к нижней и средней частям экотона. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr) и пихта сибирская растут преимущественно на южном склоне, часто в виде многоствольных особей. Участие ели сибирской в образовании древостоев невелико. Морфометрические параметры деревьев и древостоев лиственницы на разных высотных уровнях различны. Средние диаметр ствола, высота, диаметр кроны, возраст деревьев увеличиваются примерно в три раза от верхней части ЭВГДР к нижней, а сумма площадей проективного покрытия крон – в 4 раза.

### 5.2. Семеношение деревьев и древостоев

Размеры и вес шишек. Параметры шишек лиственницы, произрастающей в разных частях экотона, значительно варьируют. Средняя длина шишек колеблется от 19 до 25 мм, при этом она увеличивается от верхней части экотона (1030 м) к его нижней части (950 м). Подобные изменения происходят и с весом шишек. В верхней части экотона вес одной шишки составляет 0,95–1,24 гр. По мере снижения вниз по склону вес шишек увеличивается до 1,47–1,79 гр.

Количество семян в шишке. По мере увеличения длины шишки соответственно увеличивается и количество семян в ней. Если в крупных шишках (длиной более 25 мм) содержится в среднем 40 шт. семян, то в средних по размерам шишках (длиной 20–25 мм) – 27 шт., а в мелких (длиной менее 20 мм) – 17 шт. В соответствии с размерами шишек изменяется и содержание в них семян (табл. 4). Количество семян в шишках изменяется по годам. В урожайные годы в шишках одного и того же размера их намного больше, чем в малоурожайные. Поэтому в 2005 г., когда урожай шишек был выше среднего, семян в шишках было несколько больше, чем в обычный по урожайности год.



Качество семян. Абсолютный вес 1000 шт. семян лиственницы изменяется от 5,7 до 8,4 гр. в зависимости от высоты над уровнем моря (табл. 4).

Таблица 4. Урожайность шишек и семян и качество семян лиственницы сибирской на разных высотных уровнях (г. Серебрянский Камень, 2005 г.).

Профиль	I			II			III		
	1005	950	905	1030	980	950	1030	960	920
Высота над ур. м., м									
Средняя длина шишки, мм	21,5 ±0,02	24,1 ±0,02	24,5 ±0,02	19,3 ±0,02	23,9 ±0,02	24,0 ±0,02	20,8 ±0,01	22,8 ±0,02	22,2 ±0,02
Среднее число семян в одной шишке, шт.	23,4 ±2,2	36,8 ±2,1	44,0 ±2,2	12,0 ±1,3	30,6 ±1,9	29,0 ±1,8	24,1 ±1,9	26,5 ±1,9	25,1 ±1,4
Вес 1000 шт. семян, гр.	6,2	7,8	8,1	5,7	7,9	8,3	6,3	8,4	8,2
Лабораторная всхожесть семян, %	4,9	41,8	36,4	2,0	21,7	36,5	26,8	42,7	42,0
Энергия прорастания семян, %	2,1	17,2	18,8	0,5	7,4	13,6	14,5	22,3	25,2
Среднее число жизнеспособных семян в шишке, шт.	1,1 ±2,2	15,4 ±2,1	16,0 ±2,2	0,2 ±1,3	6,6 ±1,9	10,6 ±1,8	6,5 ±1,9	11,3 ±1,9	10,5 ±1,4

В верхней части экотона существуют особи с относительно низкими значениями средней массы семян. Большая часть семян, продуцируемых такими деревьями, не жизнеспособна. Об этом свидетельствуют данные лабораторной всхожести семян, которая составляет 2% для верхней части, 22% – для средней и 36% – для нижней части экотона. Подсчеты показывают, что в верхней части экотона у 10 шишек содержится лишь 2 шт. жизнеспособных семян. В средней и нижней частях ЭВГДР количество таких семян значительно больше в связи с большим количеством семян в шишках и более высоким их качеством. Низкое качество семян лиственницы в верхней части экотона обусловлено воздействием таких неблагоприятных факторов среды, как сильные ветры, недостаток тепла, сильное промерзание почвы.

### 5.3. Прорастание семян и появление проростков.

В августе 2006 г. в верхней части ЭВГДР на г. Серебрянский Камень проростков лиственницы не было обнаружено, а в нижней части экотона их появилось лишь 0,2 тыс. шт./га (табл. 5). Наибольшее число проростков (1,3 тыс. шт./га) было выявлено в средней части экотона на I профиле. На II профиле в средней части экотона проростков лиственницы к концу вегетационного сезона насчитывалось в два раза меньше – всего 0,6 тыс. шт./га. Так как наши наблюдения проходили в августе, то можно

говорить только о численности проростков лиственницы сибирской к концу вегетационного сезона. Во всяком случае, количество появившихся в 2006 г. проростков лиственницы сибирской являлось крайне низким.

Таблица 5. Количество проростков лиственницы сибирской и их выживание на разных высотных уровнях (г. Серебрянский Камень).

Профиль	I			II		
	1005	950	905	1030	980	950
Высота над ур. м., м						
Количество проростков в 2006 г., тыс. шт./га	0	1,3	0,2	0	0,6	0,2
Количество всходов, появившихся в 2006 г, на 1 сентября 2007 г.	тыс. шт./га	0	0,2	0	0	0,2
		в %	0	16,7	0	0
Количество проростков в 2007 г., тыс. шт./га	0,2	0	0	0	0,4	0,2

В 2007 г. количество появившихся проростков лиственницы в пределах ЭВГДР было гораздо более низким (табл. 5), особенно на I профиле. Здесь проростки были обнаружены только в верхней части экотона. На II профиле проростки появились как в средней (0,4 тыс. шт./га), так и нижней частях экотона (0,2 тыс. шт./га).

### 5.4. Выживание всходов

Наблюдения за ростом и выживанием всходов лиственницы сибирской, появившихся в 2006 г. на г. Серебрянский Камень, показали, что через год их остается до 33 % от первоначальной численности (табл. 5). Следует заметить, что наблюдения за численностью всходов проходили только в середине августа, поэтому невозможно определить, условия какого периода (летнего или зимнего) наиболее неблагоприятны для всходов лиственницы. Так, в нижней части экотона к концу первого вегетационного периода не осталось ни одного всхода лиственницы, появившегося в 2006 г.. В средней части экотона всходы лиственницы оказались в более благоприятных условиях, так как почти каждый пятый на I профиле и каждый третий на II профиле благополучно продолжали свой рост и развитие.

### 5.5. Факторы среды и их влияние на семеношение, выживание и смертность проростков и всходов.

Микроклимат и особенности снегонакопления в экотоне ВГДР. Наблюдения за изменением температуры воздуха в различных частях ЭВГДР на г. Серебрянский Камень в 2004 – 2007 гг. показали, что в верхней части экотона самым холодным был январь 2006 г. (-23°C), а самым теплым – июль 2004 (+17,5°C). Положительная сред-

няя месячная температура воздуха наступает в мае и длится до октября. В разных частях ЭВГДР средняя месячная температура воздуха отличается на доли градуса.

Характерной чертой хода температуры воздуха является ее сильная изменчивость в течение вегетационного периода (рис. 2). Температура воздуха с 1 июня по 31 августа 2006 г. изменялась от 3°C до 19,4°C. В 2006 г. июнь был наиболее теплым месяцем. Первый благоприятный период для прорастания семян в 2006 г. продолжался с 23 по 30 июня, температура воздуха была около 16,5°C. Первая треть июля была довольно прохладной, средняя суточная температура в течение двух дней (3-4 июля) опускалась до 3°C. 3 июля 2006 г. выпал снег, который лежал в пределах ЭВГДР в течение трех дней. Глубина снегового покрова составляла в среднем 10 см. После 10 июля температура достигла высоких значений (около 18°C) и оставалась на этом уровне до 20 июля. В последнюю треть июля температура воздуха не поднималась выше 10°C. 31 июля 2006 г. снег выпал во второй раз. В августе температура не поднималась выше 13°C. Таким образом, можно предположить, что в этот год было два периода, когда семена лиственницы могли бы прорасти: первый период продолжался с 23 по 30 июня (средняя температура воздуха 16,5°C), второй период – с 11 по 19 июля (средняя температура воздуха 18,3°C).

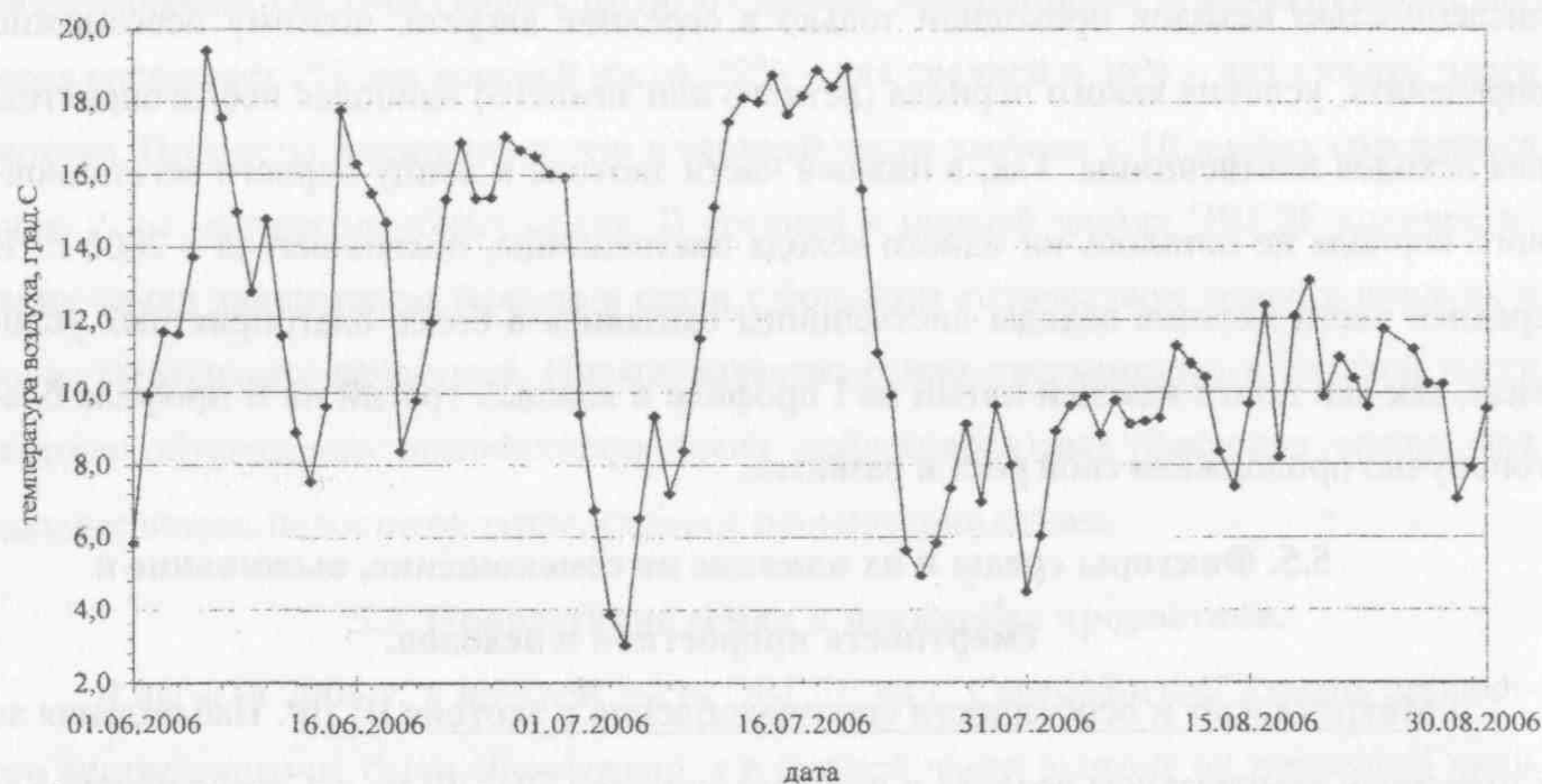


Рис. 2. Средние суточные температуры воздуха в нижней части ЭВГДР профиля I на г. Серебрянский Камень в летний период 2006 г.

Снеговой покров в пределах ЭВГДР на г. Серебрянский Камень отлагается край-

не неравномерно (Моисеев, 2008). В верхней части экотона средняя глубина снегового покрова составляет 57 см (по наблюдениям в 2005 г.). В средней и нижней частях экотона мощность снегового покрова примерно одинакова и равна в среднем 156 см в средней и 154 см в нижней частях ЭВГДР. Мощность снегового покрова оказывает большое влияние на температуру и глубину промерзания почвы. В верхней части экотона средняя температура почвы на глубине 10 см составляла в зимний период -5,1°C, а в средней и нижней частях экотона она была значительно выше (-0,7 °C).

Семенная продуктивность и факторы среды. Показано, что в пределах ЭВГДР на г. Серебрянский Камень наблюдается дефицит качественных семян лиственницы, особенно на верхнем высотном уровне, что препятствует ее расселению в горные тундры. Условия температурного режима воздуха в разных частях ЭВГДР отличаются на доли градусов, поэтому непосредственно температура воздуха не может влиять на качество семян. Как и на Южном Урале, основное влияние на количество и качество семян лиственницы оказывают ветровые условия и сильное промерзание почвы в зимний период. Кроме того, значительная часть урожая семян лиственницы уничтожается энтомовыми вредителями, как это было показано Ю.И. Новоженовым (1962). При анализе семенного материала, собранного на г. Серебрянский Камень, нам неоднократно встречались шишки и семена лиственницы, поврежденные вредителями. Лиственница имеет крупную и липкую воздушную пыльцу, что приводит к самоопылению (гейтоногамии). Последняя является причиной партеноспермии, т.е. образование пустых семян.

Таким образом, низкое качество семян лиственницы на г. Серебрянский Камень можно объяснить термическими условиями зимнего и отчасти летнего периодов, а также разреженностью древостоев и повреждением семян энтомовыми вредителями.

Появление проростков и факторы среды. Для прорастающих семян важна экологическая обстановка в непосредственной близости к ним, т.е. в слое прорастания. Размер этого пространства для каждого семени в отдельности не превышает один сантиметр (Dasbergs, 1971). Решающими факторами для начала прорастания семян являются влажность субстрата и температурный режим (Гортинский, 1964; Злобин, 1977).

Если рассматривать эти два фактора в комплексе, то на Северном Урале благоприятный период для прорастания семян и появления проростков лиственницы скла-

дывается лишь в течение нескольких дней, так как массовое прорастание семян лиственницы происходит при влажности субстрата не менее 53% от полной влагоемкости и температуре около 20°C (Щербатюк, 1965). В первый год учета проростков, т.е. в 2006 г., в первой половине июня наблюдались резкие колебания температуры воздуха, вследствие этого температура субстрата не могла подняться до необходимых для прорастания значений, хотя влажность субстрата в это время еще достаточно высокая из-за насыщения его водой во время таяния снега. Лишь в период с 23 по 30 июня 2006 г. температура и влажность верхнего горизонта почвы были достаточно высокими для того, чтобы семена лиственницы могли прорасти. Семена, которые не проросли в конце июня, могли прорасти в период с 11 по 19 июля, так как температура воздуха в это время была достаточно высокой (в среднем 18,3°C). В августе 2006 г. температура воздуха была довольно низкой для того, чтобы семена могли прорасти.

Таким образом, на г. Серебрянский Камень необходимое для прорастания семян лиственницы сочетание факторов среды, когда температура и влажность достигают нужных значений, складывается лишь в отдельные короткие периоды.

#### Выживание проростков в первый вегетационный период и факторы среды.

Одним из важных факторов, ограничивающим численность проростков, является неустойчивый водный режим и недостаток влаги в подстилке. Проростки лиственницы в начальный период развития требуют высокой влажности почвы (60–80 % от ее полной влагоемкости), что установлено в результате экспериментов (Куракина, 1958). Влияние температуры на элиминацию проростков происходит в основном во время заморозков весной и осенью в результате выжимания проростков и всходов.

Поскольку учет проростков лиственницы проводился в конце августа, то невозможно точно сказать, какое их количество появилось и затем погибло в первые недели жизни. Вполне возможно, что выпавший в начале июля снег погубил большую часть появившихся в конце июня проростков.

Выживание всходов в последующие годы и факторы среды. Выживание всходов и их дальнейший рост определяется комплексом таких факторов, как их выжимание кристаллами льда во время заморозков, механические повреждения при снегопадах, неспособность корешков проникнуть в минеральную почву, вымывание при сильном дожде, повреждение насекомыми (Black, Bliss, 1980). Поэтому возобновление лиственницы в высокогорьях Северного Урала наблюдается лишь в отдельные

благоприятные годы (обязательно с многоснежными и мягкими зимами), когда древесной продуцирует большое количество жизнеспособных семян, а на следующий год складываются подходящие условия для прорастания семян и выживания проростков и всходов.

## Глава 6. СЕМЕНОШЕНИЕ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

### 6.1. Состав и структура древостоев.

Состав древесного яруса в пределах ЭВГДР представлен в основном лиственницей сибирской. Верхнюю часть ЭВГДР занимают кустарничково-мохово-лишайниковая и ерниковая тундра, среди которой единично встречается угнетенная лиственница стланиковой и многоствольной форм роста высотой до 2–3 м (Шиятов и др., 2006). В средней части экотона преобладают чистые лиственничные редколесья, а в нижней части экотона – лиственничные редколесья и небольшие участки сомкнутых лиственничных лесов, в составе которых единично присутствует ель сибирская и береза извилистая.

### 6.2. Семеношение деревьев и древостоев

Размеры и вес шишек. Установлено, что средняя длина шишек лиственницы сибирской, растущей в этом районе, изменяется в пределах 27–32 мм. При этом диапазон длины шишек составляет от 15 до 40 мм. Мелкие шишки характерны для верхней части ЭВГДР. Прослеживается определенная зависимость размеров шишек от условий местопрорастания деревьев. Масса шишек снижается с увеличением высоты произрастания лиственницы над уровнем моря.

Количество семян в шишке. По мере увеличения длины шишки увеличивается и количество семян в ней (табл. 6.). Если в крупных шишках (длиной более 30 мм) насчитывается в среднем 44 шт. семян, то в средних шишках (длиной 20–30 мм) – 32 шт. семян, а в мелких (длиной менее 20 мм) – 22 шт. семян. В целом, количество формирующихся полнозернистых семян в шишках лиственницы достаточно высокое.

Качество семян. Абсолютный вес 1000 шт. семян лиственницы изменяется от 7,2 гр. до 10,4 гр. в зависимости от высоты над уровнем моря (табл. 6.). Лабораторная всхожесть семян урожая 2004 г., собранных на г. Сланцевой, составляет 27,4% в верхней части и 26,8% – в нижней части ЭВГДР. В районе г. Черной всхожесть семян

урожая 2005 г. оказалась немного ниже (17-20%) в верхней части экотона, но выше (30-39%) в нижней части экотона.

Таблица 6. Урожайность шишек и семян и качество семян у лиственницы сибирской на разных высотных уровнях (г. Черная, 2005 г. и г. Сланцевая, 2004 г.).

Профиль	I					III	
	300	245	223	199	185	250	185
Высота над ур. м., м.	27,0	27,4	28,0	28,2	24,5	28,6	32,4
Средняя длина шишки, мм	±0,03	±0,02	±0,03	±0,03	±0,02	±0,02	±0,12
Среднее число семян в шишке, шт.	35,5	34,6	35,0	42,6	28,3	38,4	47,6
	±0,9	±0,7	±0,9	±0,9	±0,7	±1,84	±2,24
Вес 1000 шт. семян, гр.	7,8	7,2	8,3	8,3	8,2	8,3	10,4
Лабораторная всхожесть семян, %	19,8	17,5	26,0	29,5	38,8	27,4	26,8
Энергия прорастания семян, %	1,8	1,8	0,5	4,5	8,5	8,1	12,7
Среднее число жизнеспособных семян в шишке, шт.	7,1	6,2	9,1	12,8	11,0	10,4	12,9
	±0,9	±0,7	±0,9	±0,9	±0,7	±1,8	±2,2

### 6.3. Прорастание семян и появление проростков.

Учет проростков и всходов лиственницы в районе г. Черной проводился в середине августа 2005, 2006, 2007 гг. При этом мы встречали засохшие, поврежденные, погибающие проростки, но всё же большая их часть в августе была в хорошем состоянии (табл. 7).

Таблица 7. Количество проростков лиственницы сибирской и их выживание на разных высотных уровнях (г. Черная).

Профиль	I			II				
	300	223	185	265	243	220		
Высота над ур. м., м								
<b>Количество проростков в 2005 г., тыс.шт./га</b>	<b>0</b>	<b>8,4</b>	<b>3,3</b>	<b>0</b>	<b>0,6</b>	<b>1,7</b>		
Количество всходов, появившихся в 2005 г.	на 1 сентября 2006 г.	тыс. шт./га	0	8,4	3,3	0	0,6	1,7
		в %	0	100	100	0	100	100
	на 1 сентября 2007 г.	тыс. шт./га	0	7,4	2,4	0	0,3	0,2
		в %	0	88,1	72,7	0	50	11,7
<b>Количество проростков в 2006 г., тыс.шт./га</b>	<b>0</b>	<b>76,0</b>	<b>31,5</b>	<b>0</b>	<b>24,4</b>	<b>51,9</b>		
Количество всходов, появившихся в 2006 г. на 1 сентября 2007 г.	тыс. шт./га	0	47,7	15,1	0	15,2	5,4	
	в %	0	62,8	47,9	0	62,3	10,4	
<b>Количество проростков в 2007 г., тыс.шт./га</b>	<b>0</b>	<b>2,1</b>	<b>1,6</b>	<b>0</b>	<b>0,5</b>	<b>5,2</b>		

В разные годы количество появившихся проростков лиственницы довольно сильно отличалось (табл. 7.), что в первую очередь зависит от урожая семян в предыдущий год. На Полярном Урале малоурожайным был лишь 2006 г., в остальные годы (2004, 2005 и 2007) урожай семян лиственницы был средним или даже выше среднего. Если в августе 2005 г. в средней части экотона на I профиле насчитывалось 8,4 тыс. шт./га проростков, то в 2006 г. их было в 9 раз больше (76 тыс. шт./га). Поскольку в 2005 г. наблюдался более высокий урожай семян лиственницы, чем в 2004 г., то проростков в 2006 г. было значительно больше. В 2007 г. число появившихся проростков было самым низким за три года наблюдений (всего 2,1 тыс. шт./га в средней части экотона). В верхней части ЭВГДР проростки лиственницы за все три года наблюдений не были обнаружены.

### 6.4. Выживание всходов.

На Полярном Урале в районе г. Черной отмечена самая лучшая выживаемость всходов лиственницы (табл. 7). Все 100 % всходов во всех частях экотона, появившихся в 2005 г., сохранились до следующего года. К концу второго вегетационного периода сохранилось 80% всходов, за исключением нижней части экотона на II профиле (лишь 12%). Смертность всходов, появившихся в 2006 г., составила 62% в средней части экотона. В нижней части экотона I профиля погибла почти половина всходов, а на II профиле – почти 90%. Другими словами, всходы лиственницы в районе г. Черной появляются и выживают в большем количестве в средней части экотона, так как здесь складываются наиболее благоприятные условия для прорастания семян и выживания всходов. В верхней части ЭВГДР всходы лиственницы не встречаются (за все три года наблюдений) это связано главным образом с недостатком жизнеспособных семян. В нижней части экотона всходы лиственницы хотя и появляются, но высокая их смертность может быть объяснена сильной конкуренцией со стороны густого травяно-кустарникового яруса.

### 6.5. Факторы среды и их влияние на семеношение, выживание и смертность проростков и всходов.

Микроклимат и особенности локальных мест произрастания всходов. При анализе данных, полученных с помощью температурных датчиков в 2003–2004 гг., было установлено, что средние месячные температуры воздуха в различных частях экотона с июня по октябрь различаются на 0,3–0,5°C, а с ноября по март – на 1–2°C. Темпера-

тура почвы в зимние месяцы, в верхней части экотона по сравнению со средней и нижней холоднее на 5–9°C, что опять же связано с различной мощностью снежного покрова. Так, при мощности снега 20–50 см температура почвы опускается до –6...–12°C, при мощности 130–160 см не бывает ниже –1,5 °C, а при мощности более 200 см почти никогда не промерзают (Моисеев, не опубликовано). Особенностью условий Полярного Урала является сильные различия мощности снега (от 10–20 см до 4–6 м), что связано с особенностями мезорельефа, высотой над ур. м. и густотой древостоев.

Семенная продуктивность и факторы среды. Многие исследователи отмечали если не обильное, то очень хорошее семеношение лиственницы на Севере (Толмачев, 1931; Тюлина, 1937; Сочава, 1932; Городков, 1929, 1935). За время наших исследований (2004 – 2008 гг.) на Полярном Урале каждый год наблюдался урожай семян лиственницы, только лишь разной величины. Однако, качество семян, собранных в 2004 и 2005 гг., было не очень высокое, а лабораторная всхожесть составила 20–40%.

Появление проростков и факторы среды. Несомненно, большое влияние на ход возобновления здесь оказывает напочвенный покров из мхов и лишайников. Мощный моховой и лишайниковый покровы, травянисто-кустарниковый ярус препятствуют проникновению семян к почве, когда корешок проростка не может достигнуть поверхности почвы и растение погибает от недостатка воды и минеральных веществ. Это явление имеет большое распространение, и на него указывают многие исследователи, как на отрицательный фактор при лесовозобновлении (Нестерчук, 1931; Лесков, 1940; Григорьев, 1946; Некрасова, 1949; Кошечев, 1950, 1953; Тихомиров, 1952, 1953; Алексеев и Молчанов, 1954; Андреев, 1954, и др.). В верхней части экотона, где произрастают одиночные угнетенные лиственницы в виде стланика или многоствольного деревца, ощущается острый недостаток семян.

Выживание всходов в последующие годы и факторы среды. Анализ полученных данных по Полярному Уралу привел нас к выводу о том, что на выживаемость проростков и всходов лиственницы отрицательное влияние оказывают такие факторы, как мощный снеговой покров (более 150 см) и густой кустарниковый ярус из карликовой березки и ив, а положительное влияние - высокая температура почвы в зимний период, влажность верхних горизонтов почвы, высокое обилие мелких кустарничков (водяника, дриада). Прорастание семян и выживание проростков и всходов лиственницы лучше происходит на травянистом опаде, а на моховом и лишайниковом

покровах, а также на сильно каменистой почве, этот процесс протекает значительно более медленно.

## ВЫВОДЫ

1. Для ели сибирской, произрастающей в ЭВГДР на Южном Урале, характерна четко выраженная цикличность семеношения. Урожайные годы наблюдались в 2003, 1997, 1993, 1987, 1982, 1978, 1973, 1969 и 1966 гг., т.е. повторялись через каждые 3–6 лет. В промежутках между урожайными годами генеративные органы формируются в незначительном количестве.

2. У лиственницы сибирской произрастающей в ЭВГДР на Северном и Полярном Урале, формирование генеративных органов происходит практически ежегодно, изменяется лишь величина урожайности шишек и семян, при этом количество и качество семян выше на Полярном Урале, что вероятно связано с большей продолжительностью светового периода в течение суток.

3. По мере увеличения высоты над уровнем моря происходит снижение количества плодоносящих деревьев ели сибирской и лиственницы сибирской, урожайности шишек и семян, а также всхожести и энергии прорастания семян. Наиболее резкое снижение этих показателей наблюдается при переходе от средней к верхней частям ЭВГДР.

4. Основными факторами, снижающими урожайность и качество семян у лиственницы сибирской и особенно у ели сибирской, являются сильные ветры, небольшая мощность снегового покрова и значительное промерзание корнеобитаемого слоя почвы в зимний период.

5. Число появившихся всходов ели сибирской и лиственницы сибирской не превышает десятой доли от потенциально возможного их количества, так как семена уничтожаются животным, попадают в непригодные для прорастания почвенно-грунтовые условия и теряют посевные качества. Наибольшее количество всходов появляется после урожайных лет.

6. В верхней части ЭВГДР всходы ели сибирской и лиственницы сибирской отсутствуют, лишь после семенного года появляются в крайне небольшом количестве.

7. Наиболее высокий отпад всходов ели сибирской наблюдается в первый зимний период после их появления. Количество выживших всходов через три года

после их появления снижается в десятки раз. Основными факторами, приводящими к гибели всходов ели сибирской, являются «морозное выжимание» и придавливание ветошью крупнотравья.

8. В верхней части ЭВГДР малое количество и низкое качество семян являются основными причинами плохого возобновления ели сибирской и лиственницы сибирской, а в средней и нижней частях ЭВГДР успешность возобновления этих древесных видов полностью зависит от уровня смертности среди проростков и всходов в тот или иной год.

### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Кошкина Н.Б. Возобновление ели сибирской на массиве Ирмель (Южный Урал)/ Н.Б. Кошкина, А.В. Горяева, П.А. Моисеев // Экология в меняющемся мире: материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург, ИЭРИЖ, 2006. С. 97-100.

2. Бабенко Т.С. Радиальный рост и возрастная структура еловых древостоев в пределах верхней границы леса Южного Урала (Россия) / Т.С. Бабенко, П.А.Моисеев, Н.Б. Кошкина // Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса: материалы Междунар. конф. Екатеринбург, 2006. С. 10-11.

3. Кошкина Н.Б. Семенная продуктивность ели сибирской в экотоне верхней границы леса Южного Урала/ Н.Б. Кошкина, П.А. Моисеев, А.В. Горяева, А. Риглинг // Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса: материалы Междунар. конф. Екатеринбург, 2006. С. 47-48.

4. Моисеев П.А. Климатическая зависимость динамики регенерации *Picea obovata* в экотоне верхней границы леса Южного Урала/ П.А. Моисеев, Н.Б. Кошкина, А. Риглинг// Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса: материалы Междунар. конф. Екатеринбург, 2006. С. 66.

5. Горяева А.В. Изменчивость морфометрических признаков шишек и семян лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса Конжаковского Камня (Северный Урал)/ А.В. Горяева, Н.Б. Кошкина, П.А. Моисеев// Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр. Екатеринбург, 2007. Вып. 28. С. 104-109.

6\*. Кошкина Н.Б. Особенности возобновления ели сибирской в экотоне верхней границы леса Южного Урала (массив Ирмель)/ Н.Б. Кошкина, П.А. Моисеев, А.В. Горяева // Экология. 2008. № 2. С. 93-102.

\* – публикация в печатном издании перечня ВАК РФ.