

А.Р. Абрагова, Р.В. Вафин, В.П. Путенихин

ПСЕВДОТСУГА МЕНЗИСА В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ

Гилем



УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ
УФИМСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

А.Р. Абрагова, Р.В. Вафин, В.П. Путенихин

**ПСЕВДОТСУГА МЕНЗИСА
В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ
БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ
ОСОБЕННОСТИ**

Уфа «ГИЛЕМ» 2011

УДК 582.475.4:581.522.4:630.2:(470.57)

ББК 43.4

А 16

Утверждено к печати Ученым советом
Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН

Рецензенты:

доктор биологических наук *Л.М. Абрамова*

доктор биологических наук *В.Б. Мартыненко*

Абрагрова А.Р., Вафин Р.В., Путенихин В.П.

Псевдотсуга Мензиса в Башкирском Предуралье: Биологические и лесоводственные особенности / А.Р. Абрагрова, Р.В. Вафин, В.П. Путенихин. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2011. – 188 с. Цв. илл. 8 с. ISBN 978-5-7501-1285-2

В монографии изложены результаты исследования биологических и лесоводственных особенностей континентальных разновидностей псевдотсуги Мензиса, хвойного дерева из Северной Америки, в условиях интродукции в Башкирском Предуралье. Даны характеристика начальных этапов онтогенеза, качества семян, сезонного ритма развития, плодоношения, вегетативного и семенного размножения, продуктивности и возобновления в лесных культурах. Проведена комплексная оценка интродукционной устойчивости вида и показана возможность широкого использования в ландшафтном озеленении и лесоразведении в регионе.

Для ботаников, интродукторов растений, лесоводов, студентов вузов биологического и лесохозяйственного профиля, специалистов-озеленителей.

ISBN 978-5-7501-1285-2

© Абрагрова А.Р., Вафин Р.В.,

Путенихин В.П., 2011

© БСИ УНЦ РАН, 2011

© АН РБ, издательство «Гилем», 2011

ВВЕДЕНИЕ

Хвойные растения представляют большой интерес в области паркового строительства и лесного хозяйства. В связи с этим большое значение имеет интродукция быстрорастущих, длительно живущих и высоко декоративных хвойных растений с целью увеличения ассортимента видов, используемых в ландшафтном озеленении и создании лесных культур. Одним из таких ценных хвойных видов является псевдотсуга Мензиса, принадлежащая к числу крупнейших и долговечных древесных растений Северной Америки [Уханов, 1949; Пирагс, 1979; Hermann, 1982]. Интродукционные работы с псевдотсугой ведутся во многих странах мира, где эта ценная порода по своим таксационным показателям нередко превосходит местные хвойные виды [Weisgerber, 1978]. В Европе и Северной Америке псевдотсуга Мензиса стала весьма популярной как парковое и лесокультурное древесное растение [Bitner, 2007].

Считалось, что культура псевдотсуги Мензиса в европейской части России возможна лишь в южных регионах до линии Петербург – Москва – Саратов, а из семян, собранных в горных районах ее природного ареала, – до долготы Казани [Щепотьев, 1982]. Опыт интродукции этого вида в последние десятилетия во многих ботанических садах России свидетельствует о возможности ее культивирования и в более северных, а также восточных районах [Каталог культивируемых..., 1999]. Однако до настоящего времени данных по интродукционному изучению биологических и лесоводственных особенностей псевдотсуги Мензиса на территории России накопилось немного. Имеющиеся многолетние посадки псевдотсуги Мензиса в центральной (г. Уфа и г. Бирск) и западной (г. Октябрьский) частях Республики Башкортостан предоставляют возможность для определения устойчивости и перспективности интродукции вида в условиях Башкирского Предуралья.

Целью работы являлась оценка интродукционной устойчивости *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco на основе комплексного изучения биологии вида в условиях Башкирского Предуралья. В соответствии с этой целью были поставлены следующие задачи: 1) выполнить таксономическую идентификацию имеющихся разновидностей *P. menziesii*; 2) оценить качество и особенности органического покоя семян; 3) исследовать биологические особенности на ранних этапах онтогенеза; 4) изучить сезонный ритм развития, характер пыления, «цветения» и плодоношения; 5) выявить особенности семенного и вегетативного размножения; 6) изучить продуктивность и естественное возобновление в искусственном насаждении, дать характеристику интродукционной популяции; 7) оценить интродукционную устойчивость и перспективность интродукции вида.

Авторы выражают глубокую благодарность Заслуженному работнику жилищно-коммунального хозяйства Республики Башкортостан, бывшему заведующему дендрологическим питомником в г. Октябрьском А.М. Рахманкулову, впервые интродуцировавшему псевдотсугу Мензиса в западной части РБ в конце 1960-х годов. Мы признательны нынешнему заведующему дендрологическим питомником в г. Октябрьском М.М. Карапапову и заведующей дендрарием Бирской государственной социально-педагогической академии Т.Р. Лоншаковой за содействие в проведении исследований. Благодарим Р.С. Абрагова и Р.Г. Абрагову, а также сотрудников лаборатории интродукции древесных растений и ландшафтного озеленения Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН за всестороннюю помощь и поддержку.

Глава 1

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII* В ПРИРОДЕ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА

Псевдотсуга Мензиса, она же лжетсуга, она же дугласия (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, вечноzelеное хвойное дерево, в естественном ареале в Северной Америке достигает в лесах высоты 110–117 м и диаметра до 5 м. Ствол хорошо сформированный, цилиндрический, полнодревесный. У молодых деревьев кора тонкая, гладкая, серого цвета, покрыта смолянистыми железками. В старшем возрасте толстая, сероватая, с прослойками пробки. Крона стройная, густая, пирамидальная с неправильно мутовчатыми, свисающими ветвями [Бродович, Бродович, 1979].

Хвоя на побеге сидит на коротком черешке, прямая, или слегка изогнутая, плоская, тонкая, мягкая, светло-зеленая, длиной 1,5–3 см, снизу с двумя беловатыми устьичными полосками, расположенная на ветвях неправильно-гребенчато. На побеге хвоя остается до 8 лет. Молодые побеги буро-коричневые, часто опущенные. Почки веретеновидные, острые, блестящие, малосмолистые, коричневато-красного цвета [Холявко, 1981].

Стробилы раздельнопольные, мелкие; мужские колоски цилиндрические, длиной 10–12 мм, шириной 4–6 мм, различной окраски: желтой, оранжевой, бурой, пурпуровой; женские шишки яйцевидно-продолговатые, длиной 20–25 мм, шириной около 10 мм, зеленые или пурпуровые разных оттенков. Распускаются в мае. В разные годы интенсивность окрас-

ки женских шишек на одном и том же дереве несколько изменяется [Шкутко, 1970].

Зрелые женские шишки яйцевидно-цилиндрические, длиной 7–12 см, семенные чешуи (их в среднем 50 шт.) овальные, цельнокрайние. Кроющие чешуи трехлопастные, с вытянутой средней заостренной лопастью, сильно выступающей из-за семенных чешуй. Шишки созревают в сентябре первого года. Семена длиной около 7 мм, треугольные, не смолистые, с одной стороны матовые, с другой – блестящие. Вес 1000 шт. 8–14 г. Пустые шишки долго остаются на дереве, иногда до осени следующего года [Бродович, Бродович, 1979]. Возмужалость наступает с 10–25 лет. Плодоносит обильно с перерывами в 2–3 года. Корневая система пластичная, у молодых растений стержневая. Дерево живет до 700 лет [Уханов, 1949; Щепотьев, 1982], по другим данным – до 500–1400 лет [Лапин и др., 1979].

P. menziesii внесена в красный список угрожаемых видов Международного союза охраны природы (МСОП) [Red List, 2010].

1.2. ТАКСОНОМИЯ И ПАЛЕОГРАФИЯ

Первооткрывателем псевдотсуги считается шотландский натуралист А. Мензис, который в 1791 г., будучи в составе экспедиции на острове Ванкувер (Канада), обнаружил там насаждения этой породы. Впервые это дерево описал шотландский ботаник А. Ламберт в 1803 г. и назвал его *Pinus taxifolia*. Первым в Европу семена псевдотсуги привез Д. Дуглас, в честь которого она была названа пихтой Дугласа или дугласией. Таксономически псевдотсуга первоначально была включена в состав рода *Pinus*, потом – *Abies*, *Picea* и *Tsuga*. Так, французский ботаник Ж. Пуаре в 1804 г. описал ее как *Abies taxifolia*. Как отдельный род псевдотсуга впервые описана Э. Кариэром, который в 1857 г. описал ее как *Pseudotsuga douglasii*. В настоящее время этот вид называют по имени ее первооткрывателя – *Pseudotsuga menziesii* [Пирагс, 1979].

До настоящего времени нет определенной ясности в систематике видов и разновидностей рода *Pseudotsuga*. Некоторые авторы называют 18 видов, из которых 12 произрастают в

Северной Америке, 6 в Японии и Китае [Уханов, 1949, Шкутко, 1970]. По Вольфу [1925], род включает 4 вида — 2 североамериканских, 1 японский и 1 китайский. В более поздних источниках [Холявко, 1981] указывается, что после ревизии рода современная систематика признает 6 видов, остальные, считавшиеся ранее видами, относятся к разновидностям и формам. При этом к североамериканским относят 2 вида, к произрастающим в юго-восточной Азии — 4 вида. *P. menziesii* наиболее ценный в хозяйственном значении вид рода.

Современная ботаническая номенклатура все морфологическое разнообразие этого вида объединяет в две разновидности [Hermann, 1982; Lipscomb, 1993]:

1. Зеленая, или прибрежная, разновидность — *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco с ее синонимами — *P. douglasii* (Lindl.) Carr., *P. taxifolia* (Lamb.) Britton, *P. mucronata* (Raf.) Sudw., *P. menziesii* var. *viridis* (Schwerin) Franco. Эта разновидность отличается быстрым ростом и имеет наибольшее хозяйственное использование. Некоторые авторы основную разновидность называют зеленой разновидностью [Пирагс, 1979] — *P. menziesii* var. *viridis* Franco, син. *P. taxifolia* var. *viridis* Aschers et Graebn. — псевдотсуга зеленая. В дальнейшем для этой разновидности, которая в литературе часто называется основной, мы используем название *P. menziesii* var. *viridis* Franco.

2. Сизая, или горная (материковая), разновидность — *P. menziesii* var. *glaucia* (Mayr) Franco — с ее синонимами *P. douglasii* var. *glaucia* Mayer, *P. glauca* Mayer, *P. taxifolia* var. *glaucia* (Beissn.) Sudw., *P. menziesii* var. *caesia* (Schwerin) Franco.

Обе разновидности легко скрещиваются между собой и образуют значительное количество форм. Основные различия между разновидностями сводятся к ряду морфологических и биологических особенностей. Сизая разновидность имеет более мелкую хвою, часто с голубоватой окраской, меньшие размеры шишечек, уступает в скорости роста и по максимальному размеру дерева. Однако по морозостойкости и выносливости к загазованности воздуха она превосходит зеленую разновидность [Холявко, 1981].

Некоторые авторы указывают еще одну разновидность — серую *P. menziesii* var. *caesia* Franco, син. *P. taxifolia* var. *caesia*

Aschers et Graebn., которая является переходной между прибрежной и горной разновидностью [Пирагс, 1979; Schönbach, 1958]. Кроющие чешуи шишек у нее длинные и прямые, немного отогнуты в сторону. Хвоя серовато-зеленая. Зрелые шишки длиной около 5 см, овально-заостренные, длина семян 5 мм. Крона довольно густая, ветви расположены под прямым углом к стволу.

Палеография *Pseudotsuga* в литературе рассматривается в рамках порядка *Pinales* (Сосновые). Геологическая история порядка *Pinales* начинается с позднего триаса. Предполагается, что роды порядка произошли непосредственно от ныне вымершего семейства Вольциевых (*Volziaceae*). Ископаемые остатки рода *Pseudotsuga* найдены в третичных отложениях Европы и западной части Северной Америки [Славкина, 1968; Hermann, Ching, 1973, Hermann, 1980]. Наиболее древние остатки обнаружены в третичных отложениях эоцена (40–50 млн лет назад) на западе США [Жизнь растений, 1978].

1.3. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ

Ареал естественного распространения псевдотсуги охватывает обширные территории на западе Северной Америки (рис. 1) от провинции Британская Колумбия (Канада, 52° с.ш.) до штатов Калифорния (34° с.ш.), Колорадо, Техаса (США), северной части Мексики [Rehder, 1949; Kleinschmit, Bastien, 1992]. Таким образом, ареал псевдотсуги по направлению с севера на юг простирается на 3800 км, а с запада на восток – на 1800 км. В провинции Британская Колумбия псевдотсуга поднимается до высоты 1000 м, в Каскадных горах – до 1600 м, в штате Калифорния – 2250 м [Пирагс, 1979]. Средняя температура зимой в пределах ареала псевдотсуги колеблется от +3 до -8° С. В северной части ареала температура часто понижается до -22°, а иногда даже до -45° С. Климат характеризуется теплой зимой, прохладным летом, высокой влажностью воздуха и большим количеством осадков – от 1000 до 3000 мм в год. Наибольшее количество осадков выпадает зимой, лето

бывает значительно суще, в июле-августе дождей почти не бывает.

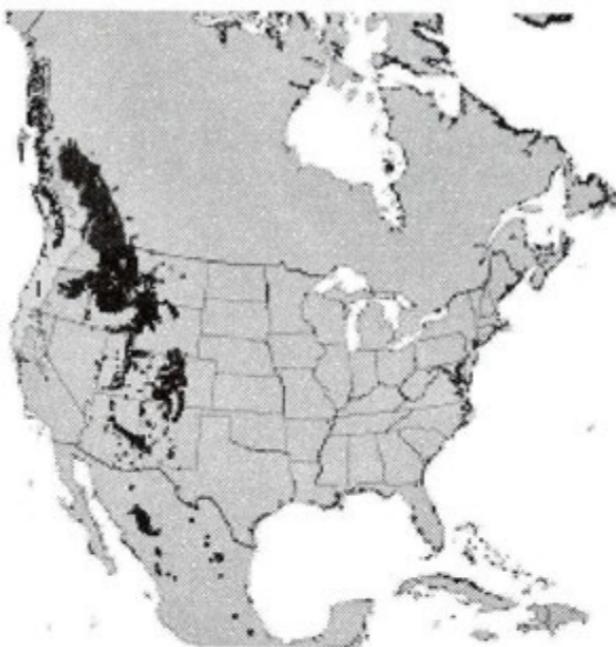


Рис. 1. Ареал *Pseudotsuga menziesii* в Северной Америке:

1 – *P. menziesii* var. *viridis*, 2 – *P. menziesii* var. *caesia*,

3 – *P. menziesii* var. *glauca* [по: Уханов, 1949;

http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pseudotsuga_menziesii_levila.png]

По карте зон выносливости растений USDA (United States Department of Agriculture) естественный ареал *P. menziesii* var. *caesia* в крайней северной своей части относится к зоне 3б со средней многолетней минимальной температурой до -37,2 °С и зоне 3а до -40 °С [по: Fiala, 2008].

Ареал *P. menziesii* var. *glauca* во внутренних областях США (в наиболее суровых условиях произрастания) относится к зоне 4а (до -34,4° С), а в некоторых частях ареала в зонах 3б и 3а, т.е. в тех же условиях, что и *P. menziesii* var. *caesia* в северной части своего ареала. *P. menziesii* var. *viridis* даже в самых северных частях своего ареала не выходит за пределы зоны ба (до -23,3° С).

В естественном ареале псевдотсуга растет на разнообразных почвах (от плодородных буровоземов, суглинистых и подзолистых почв до известковыхрендзин и мелкоземистых горных обнажений). Псевдотсуга относительно светолюбива во взрослом состоянии и сравнительно теневынослива в молодом возрасте (в последнем случае она занимает промежуточное положение между елью и пихтой) [Щепотьев, 1982].

У *P. menziesii* var. *viridis* засухоустойчивость средняя, требовательность к почвам средняя, не растет на сухих и тяжелых глинистых почвах. *P. menziesii* var. *caesia* экологически близка к основной разновидности, но более морозоустойчива и менее восприимчива к дыму и газам; *P. menziesii* var. *glaucia* более засухоустойчива, чем основная вариация, может расти на сухих каменистых почвах, более зимостойка и газоустойчива [Качалов, 1969; Антипов, 1979; Лапин и др., 1979; Сучкова, 2002]. По скорости роста псевдотсуга, в первую очередь, *P. menziesii* var. *viridis* характеризуется как быстрорастущая порода [Качалов, 1969; Холявко, 1981].

1.4. ИНТРОДУКЦИЯ

Впервые псевдотсуга привезена в Англию в 1827 г. Дэвидом Дугласом, а затем она стала распространяться по всей Европе [Жизнь растений, 1978]. Широкая сеть интродукционных испытаний псевдотсуги путем создания географических культур различных видов и разновидностей была инициирована в Западной Европе в XX веке под эгидой Международного союза лесных исследовательских организаций [Ромедер, Шенбах, 1962; Kleinschmit, Bastien, 1992].

В России и странах бывшего Советского Союза псевдотсуга известна с середины XIX века [по: Молотков и др., 1982; Лапин и др., 1979; Царев и др., 2003]. Существуют посадки как отдельных экземпляров, так и целых насаждений в Раифском лесном массиве Волжско-Камского заповедника (северо-запад Республики Татарстан) [Дерюга, Мурзов, 1977], в Главном ботаническом саду РАН (ГБС), г. Москва [Лапин и др., 1975], дендрарии Марийского политехнического университе-

та, г. Йошкар-Ола [Котова, 1989], в Липецкой области, Карелии, Архангельской области, на островах Белого моря [Казаков, 1993, Соболев 2009], в Санкт-Петербурге [Вольф, 1915], Ростове-на-Дону [Горбок, 1986], Екатеринбурге [Мамаев, 2000], Воронежской области [Шестопалова, 1980; Обыденников и др., 1991; Буторина, 1997]. В Нижнем Поволжье есть насаждения в Камышинском дендрарии [Шутилов, 1989] и в Волгограде [Хижняк, Семенютина, 1989]. Известна псевдотсуга на Черноморском побережье Кавказа [Цицвидзе, 1973], в Казахстане, г. Алма-Ата [Рубаник, 1973, Рубаник, Паршина, 1975] и Узбекистане [Славкина, 1968]. На Северном Кавказе существуют посадки в Краснодаре, Ставрополе, Пятигорске, Кисловодске и других пунктах [Деревья и кустарники Северного Кавказа, 1967]. В европейской части бывшего СССР в качестве лесных культур и в зеленом строительстве псевдотсуга широко применяется в Белоруссии [Георгиевский, 1927б, 1955; Шкутко, 1975], Украине [Бродович, 1950, 1955], Молдавии [Холоденко, 1974], Латвии и Эстонии [Гиргилов, 1955].

На конец XX в. псевдотсуга Мензиса культивировалась в 43 интродукционных пунктах России — на север до Архангельска, и на восток — до Владивостока [Каталог культивируемых ..., 1999].

1.5. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Онтогенез

Латентный период. Латентный период (от лат. *latens* — скрытый) — особое состояние покоя растения, находящегося в форме семени, продолжительность которого определяется с момента образования в семени зародыша и прилегающих к нему частей и покровов до начала роста первичного корешка.

Морфология семян. Семена псевдотсуги крылатые, треугольной формы, плоские, сверху красновато-коричневые, снизу беловатые 5–8 мм длины, крыло 7–15 мм длины, приросшее к одной плоской стороне семени [Щепотьев, 1982].

Масса 1000 шт. семян в естественных условиях произрастания колеблется от 10,8 г (штат Вашингтон) до 11,1 г в Калифорнии и 11,6 г в Колорадо [Каппер, 1954]. На лесосеменных плантациях в Канаде она составляет 10,7–11,6 г [Edwards, El-Kassaby, 1988]. Изменчивость массы семян изучалась в 189 географических происхождениях (провинциях) псевдотсуги в Европе [Biro, 1972]. Данных по массе семян псевдотсуги в интродукционных пунктах по России мало: так, в Воронеже она равняется 6–7,7 г [Сучкова, 2002], в Йошкар-Оле варьирует от 6,2 до 10,5 г [Алимбек, 1989]. На Украине в Закарпатье этот показатель в среднем составляет 10,5 г [Бродович, 1955], в Латвии – от 2,4 до 7,6 г [Пирагс, 1979], в Белоруссии колеблется от 5 до 10 г [Шкутко, 1974].

Качество семян. Полнозернистость семян псевдотсуги в условиях культуры невысока. При самоопылении в окрестностях г. Сочи она изменяется от 0 до 29% [Истратова, 1964]. В Белоруссии, в различных лесорастительных условиях, полнозернистость семян еще ниже и не превышает 2–4% [Шкутко, 1974]. В насаждении и при близком расположении деревьев псевдотсуги, выполненность семян выше (40–60%), чем у отдельно стоящих деревьев (2–7%) [Шкутко, 1974]. При перекрестном опылении полнозернистость семян возрастает до 12–47% (в Белоруссии) [Шкутко, 1974] и даже до 20–61% (в Сочи) [Истратова, 1964]. В опытах О.Т. Истратовой [1964] искусственное опыление отдельных мегастробил псевдотсуги повышало полнозернистость семян до 13–92%. Отметим, что в культуре в Северной Америке (на лесосеменных плантациях) отмечаются более высокие показатели полнозернистости семян – 59,4–75,0% [Edwards, El-Kassaby, 1988].

По сведениям О.Г. Каппера [1954], всхожесть семян в условиях естественного ареала характеризуется значениями 68–82%. В Украинском Закарпатье энергия прорастания достигает 60%, а всхожесть семян – 81% [Бродович, 1955]. В Латвии всхожесть семян псевдотсуги составила от 1 до 57%, в среднем 38% [Пирагс, 1979]. В Воронеже энергия прорастания семян колеблется от 2 до 6%, а всхожесть – 11–37% [Обыденников и др., 1991; Сучкова, 2002]. В Батумском ботаническом саду псевдотсуга «цветет» обильно, но образует пустые семена

[Цицвидзе, 1973]. По данным В.М. Горбок [1986], в Ростове-на-Дону в условиях Ботанического сада Ростовского университета псевдотсуга дает всхожие семена. В парке Дугино Смоленской области всхожесть семян с сорокалетних экземпляров составляла до 75% [Гроздов, 1952]. Качество семян зависит от условий опыления: при перекрестном опылении всхожесть достигает 50–90%, при самоопылении – 10–12% [Шкутко, 1970]. Всхожесть семян псевдотсуги сохраняется 2–3 года [Щепотьев, 1982].

Семенное размножение и особенности органического покоя семян. По некоторым литературным данным [Холявко, 1981; Потапова, 2003], псевдотсуга имеет длительный период прорастания семян (50–70 дней). В США семена предварительно замачивают в воде, затем стратифицируют, что увеличивает скорость прорастания; для ускорения прорастания применяют также перекись водорода различных концентраций. Стратификацию в различных питомниках США проводят при различных температурах (2–4°, 3–5°), период стратификации может составлять 21–45 дней, а в некоторых питомниках – до 60 дней. Для дальнейшего выращивания остается 25–75% сеянцев, в среднем 51% [Холявко, 1981]. По С.А. Мамаеву [1983], стратификацию рекомендуется проводить во мхе в течение 4 недель при температуре около 0°C.

В ГБС (г. Москва) проводится следующая предпосевная подготовка семян псевдотсуги: замачивание семян в проточной воде в течение 12–16 часов, а также обработка слабым раствором марганцовки, что повышает всхожесть в два раза и ускоряет появление всходов; всходы появляются через 20–48 дней [Александрова, 1990]. Грунтовая всхожесть семян псевдотсуги в ГБС достигает 70% [Потапова, 2003]. В Ботаническом саду АН УзССР при весеннем посеве всходы появляются через 20–48 дней; если перед проращиванием семена замачивают в проточной воде в течение 12–16 часов, а также растворе в $KMnO_4$ в течение 24 часов, то это повышает грунтовую всхожесть и ускоряет появление всходов на 10–15 дней [Славкина, 1968]. В Белоруссии снегование семян не ускорило прорастание семян, после стратификации грунтовая всхожесть увеличилась на 5–9%, при этом высота сеянцев из стратифи-

цированных семян превышала высоту контрольных [Шкутко, Антонюк, 1983].

По определению М.Г. Николаевой с соавт. [1985], псевдотсуга Мензиса характеризуется отсутствием органического покоя семян либо наличием неглубокого физиологического покоя (B_1), обусловленного особым физиологическим состоянием зародыша и недостаточной газопроницаемостью окружающих его тканей. Основным фактором, устраниющим неглубокий физиологический покой семян псевдотсуги, является кратковременная (0,3–1,5-месячная) холодная стратификация. Оптимальная температура холодной стратификации $+2^{\circ}\text{C}$.

Особенности прорастания семян и развития сеянцев. В Узбекистане при весенном посеве проростки появляются через 20–48 дней после посева. Всходы имеют следующие характеристики: 5–7 (10) семядолей длиной 20–25 мм и шириной 1 мм, подсемядольное колено 20–40 мм длины, 0,75–1 мм толщины, розоватое, желтоватое, желтовато-красное, к концу вегетации коричневое. Главный корень в первую половину вегетации достигает 18 см длины, затем начинают расти боковые корни первого и второго порядков, интенсивный рост которых отмечен в сентябре–октябре, к ноябрю формируется стержневая разветвленная корневая система с сильными боковыми корнями первого и второго порядков. Высота сеянцев в первый год вегетации составляет 4–7 см [Славкина, 1968].

Ф.А. Щепотьев [1982] указывает следующие характеристики всходов псевдотсуги: в первый год жизни сеянцы достигают высоты 6–12 см; всходы с 6–7 семядолями длиной 20 мм и шириной 1 мм; семядоли к концу заостренные, сохраняются на 1–2-летних сеянцах. В ГБС к концу первого года сеянцы имеют хорошо развитую корневую систему и достигают высоты 1–3 см [Потапова, 2003]. В Воронежской области 1-летние сеянцы имели высоту от 4,2 до 7,2 см [Обыденников, 1984]. Т.М. Бродович [1972] отмечает, что 1-летние сеянцы псевдотсуги образуют четко выраженную стержневую корневую систему, а со второго года начинают формироваться боковые скелетные корни.

Виргинильный и генеративный периоды. При наблюдениях за ростом псевдотсуги прибрежной формы в первые годы жизни

в Ботаническом саду АН УзССР получены следующие данные [Славкина, 1968]. На второй год жизни рост главного побега начинается в марте, одновременно формируются пазушные побеги, достигающие к концу вегетации 6,5 см длины. Иногда на втором году наблюдается вторичный рост побегов, заканчивающийся в августе. Семядоли засыхают и отпадают. В 4-летнем возрасте у растений формируется довольно компактная овальная крона, высота растения 30 см, диаметр кроны 24 см. Корневая система с неясно выраженным стержневым корнем, теряющимся среди сильных длинных боковых, наибольшая масса которых располагается в верхнем горизонте почвы (1–18 см глубины). Наивысший порядок ветвления – четвертый-пятый, на коротких корнях образуется вильчатая и щетинистая микориза. Длина стержневого корня 24 см. Рост стебля в первые 8–9 лет – равномерный.

В условиях Белоруссии у псевдотсуги до 6-летнего возраста иногда наблюдается вторичный рост побегов, когда в период формирования почек выпадает обильные осадки в сочетании с теплом. При наблюдении в 1959 г. вторичное раскрытие почек началось 20 июля, начало роста побегов 23 июля, конец роста 7 сентября, максимальный прирост верхушечных побегов составил 25 см при первичном росте, 31,5 см – при вторичном [Бобореко, 1961].

В зарубежных источниках имеются сведения об особенностях роста и развития растений псевдотсуги Мензиса в различном возрасте в связи с вопросами селекции, оценки генетической изменчивости, отбора быстрорастущего семенного потомства [Sorensen, 1983; Campbell et al., 1986; Debelle et al., 1986]. Показано, что на лучших участках в естественных местах произрастания 1-летние сеянцы псевдотсуги достигают высоты 6–9 см, а с 8–10-летнего возраста могут давать ежегодные приrostы верхушечного побега до 1 м [Hermann, Lavender, 1990].

Сезонный ритм развития при интродукции

Фенологические наблюдения за псевдотсугой Мензиса проводятся в основном в ботанических садах и дендрариях. В

ГБС вегетация начинается с середины апреля, рост побегов — с конца апреля до конца мая, «цветение» происходит в июне, семена созревают в сентябре [Лапин и др., 1975]. В Белоруссии пыление начинается раньше распускания хвои и продолжается 7–10 дней. Распускание шишек приходится на конец апреля — начало мая. Сроки «цветения» у разных экземпляров псевдотсуги не совпадают, разница между началом «цветения» может составлять 5–7 дней. Распускание почек наблюдается во второй половине мая, одревеснение побегов — в середине июля, полное созревание шишек — в середине сентября — начале октября [Шкутко, 1970, 1975]. Л.М. Сероглазова и Ю.Д. Сироткин [1986] по Белоруссии приводят следующие средние фенологические данные: развертывание почек 17 мая, начало «цветения» 12 мая, одревеснение побегов 17 июля, созревания шишек 11 сентября, опадение хвои 28 октября, что не противоречит данным предыдущего автора; в среднем период вегетации псевдотсуги в Белоруссии составляет 164 дня. В Витебской области Белоруссии распускание почек отмечается 14 мая, начало «цветения» — 3 мая, созревание плодов — 17 сентября; период вегетации составляет 157 дней [Хрипунов и др., 1988].

В Литве начало «цветения» приходится на конец апреля [Навасайтис, 1967]. В Батумском ботаническом саду вегетация начинается в конце марта или в первой половине апреля, пыление начинается в третьей декаде марта и продолжается 18–27 дней [Цицвидзе, 1973]. Сроки созревания шишек на северном Кавказе приходятся на октябрь [Деревья и кустарники Северного Кавказа..., 1967].

Средние сроки фенологических фаз псевдотсуги в Ростове-на-Дону: начало распускания почек — 21 апреля, начало «цветения» — 26 апреля, конец «цветения» — 5 мая [Горбок, 1986]. Средняя дата «зацветания» в Лесостепной опытно-селекционной станции (ЛОСС) в Липецкой области — 5 мая; «цветение» продолжается 5–10 дней [Мисник, 1976]. По другим данным [Машкин, 1971], «цветение» псевдотсуги в ЛОСС приходится на конец апреля — май, плодоношение — на сентябрь.

В г. Уфе в дендрарии Башкирской лесной опытной станции у псевдотсуги за период 1954–1966 гг. распускания хвои

начиналось в среднем 10 мая, полное пожелтения хвои — 19 сентября, опадение хвои — 12 октября [Рябчинский, Халфина, 1973]. Отметим, что изучение фенологических особенностей различных происхождений (провениенций) псевдотсуги Мензиса нередко используется в европейских странах для оценки их устойчивости в конкретных условиях интродукции [Campbell, 1974; O'Driscoll, 1978; Li, Adams, 1990; Kleinschmit, Bastien, 1992].

Особенности «цветения» и плодоношения

Женские и мужские колоски располагаются на одних и тех же ветвях, при этом женские находятся главным образом на побегах II и III порядков и в незначительном количестве на побегах IV порядка (на побегах I и V порядка не встречаются), мужские колоски размещены в основном на побегах III—IV порядка и в небольшом количестве на побегах II и V порядков [Шкутко, 1970].

Наблюдения за особенностями «цветения» в Причерноморье показали [Истратова, 1964], что мужские колоски располагаются по всей кроне с преобладанием в нижней и средней частях, женские — главным образом в верхней части. Мужские колоски обособляются раньше и освобождаются от кроющих почечных чешуй в течение 7–8 дней. Почки с женскими колосками по форме схожи с вегетативными, но имеют более крупные размеры. Развитие женских «соцветий» после освобождения от почечных чешуй до готовности к восприятию пыльцы проходит в течение 4–5 дней. В нормальных метеорологических условиях к моменту массового «цветения» женских колосков большинство мужских колосков на том же дереве уже полностью заканчивают пыление, т.е. наблюдается выраженная протерандрия. В период опыления чешуйки женских колосков раскрываются, и пыльца получает возможность проникать к семяпочкам. Вначале женские колоски свисают, но по мере развития и раскрытия чешуйок изгибаются, поднимаясь вверх над побегом и принимая вертикальное положение; после оплодотворения колосок принимает прежнее положение.

В природе псевдотсуга начинает плодоносить в 30 лет, в лесных культурах – с 10-летнего возраста, при этом с 12–25 лет – ежегодно, обильные урожаи отмечаются через 2–3 (4) года [Молотков и др., 1982; Алимбек, 1989; Аксенов, Аксенова, 1997]. Вступление в плодоношение у псевдотсуги по В.В. Уханову [1949] наступает в 10–25 лет. В Белоруссии возмужалость псевдотсуги наступает в 20–30 лет, в ряде случаев «цветение» наблюдалось у 15-летних растений [Шкутко, 1970, 1986], вид плодоносит ежегодно, но обильные урожаи бывают редко, какой-либо закономерности в повторении семенных лет не отмечено [Шкутко, 1974]. В ГБС семеношение наблюдается с 27 лет [Лапин и др., 1975]. В Липецкой области псевдотсуга плодоносит с 17 лет [Мисник, 1976], в Воронежской области – с 13–15 лет [Обыденников и др., 1991]. В дендрарии Марийского государственного технического университета в Йошкар-Оле плодоношение впервые отмечено у 35-летнего дерева [Алимбек, 1989].

Изменчивость морфологических признаков зрелых женских шишек и семян псевдотсуги Мензиса изучалась в целом ряде работ, целью которых было установление характера различия-сходства между различными происхождениями (провениенциями), а также уровня индивидуальной изменчивости как опосредованного показателя генетического разнообразия происхождений (популяций) [Sziklai, 1973; Sorensen, Miles, 1978; Scagel et al., 1987; Kitzmiller, 1990]. В России морфометрические характеристики генеративных органов псевдотсуги Мензиса (включая серую разновидность) изучены в посадках Ботанического сада Марийского государственного технического университета [Алимбек, 1989; Циунчик, 2009], в городском озеленении в Воронеже [Сучкова, 2002]. В частности, показано, что в Йошкар-Оле длина шишек варьирует у различных деревьев от 4,9 до 7,2 см (в среднем составляя 6,0 см); индивидуальная изменчивость проявляется также и по параметрам семян: например, длина семени изменяется от 3,6 мм до 5,9 мм, т.е. является высокой [Циунчик, 2009].

1.6. ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Таксационные характеристики деревьев и насаждений

Особенности роста насаждений и отдельных деревьев псевдотсуги Мензиса в условиях интродукции в литературе освещены достаточно подробно. Исследование таксационных характеристик проводилось во многих интродукционных пунктах. В первую очередь укажем, что изучение продуктивности псевдотсуги проводится в многочисленных географических культурах во многих западноевропейских странах [по: Kleinschmit, Bastien, 1992; Дроздов, 1998].

В естественных условиях произрастания псевдотсуга Мензиса в возрасте 40 лет имеет запас древесины 456 куб. м/га, в 60 лет – 726 куб. м/га, в 80 лет – 924 куб. м/га, в 100 лет достигает запаса 1076 куб. м/га [по: Гиргидов, 1955]. Охарактеризуем имеющиеся данные по таксационному изучению отдельных деревьев и насаждений (лесных культур) в некоторых странах, а также в России. По результатам изучения географических культур в Западной Европе показано, что рост в высоту связан с высотой местности и географическим положением соответствующих естественных популяций псевдотсуги Мензиса [Rehfeldt, 1989; Kleinschmit, Bastien, 1992]. В Финляндии в арборетуме Мустила *P. menziesii* var. *caesia* в возрасте 18 лет имела среднюю высоту 5,5 м (максимально 7 м) и средний верхушечный прирост 55 см [Георгиевский, 1927а].

В Скриверском дендрарии (Латвия) насаждения псевдотсуги в возрасте 50 лет имеют средний диаметр от 19 до 27 см, и среднюю высоту от 16,5 до 20,5 м, при этом запас в 50-летних насаждениях колеблется от 252 до 487 куб. м/га в зависимости от условий произрастания [Звиргзда и др., 1972]. В Шкедском лесничестве учебно-опытного лесхоза Латвийской сельскохозяйственной академии в смешенном с елью насаждении на глубоко гумусированной плодородной супесчаной почве псевдотсуга в возрасте 65 лет достигает средней высоты 32 м, диаметра 36 см, и запаса 460 куб. м/га [Пираагс, 1968]. По данным А.М. Мауринь [1957], в Латвии в насаждени-

ях различного возраста псевдотсуга имеет следующие параметры: в 12 лет высоту 1,2 м, диаметр 3,4 см, в 17 лет — соответственно 7,6 м и 4,2 см, в 32 года — 16,5 м и 18 см, в 50 лет — 18,2 м и 17,3 см, в 55 лет — 23 м и 22,6 см.

В Эстонии в лесничестве Сангесте насаждение псевдотсуги в возрасте 35 лет имеет следующие таксационные характеристики: средний диаметр 11,7 см (максимально 20 см), среднюю высоту 12,6 м (максимально 17 м), в лесничестве Вигала в возрасте 15 лет насаждение псевдотсуги обладает хорошим жизненным состоянием, средний диаметр его — 10,1 см (максимальный 16 см), средняя высота 10,2 м (максимальная 16 м) [Гиргидов, 1955].

Псевдотсуга *P. menziesii* var. *viridis* на севере Молдавии в Цаульском парке в 70 лет достигает 17 м, деревья находятся в хорошем жизненном состоянии [Холоденко, 1974]. Обычно зеленая псевдотсуга (*P. menziesii* var. *viridis*) отличается хорошим ростом при интродукции в западных областях Восточной Европы; так, например, на Украине на свежих богатых субучинах (Турья-Реметское лесничество) эта разновидность в возрасте 70 лет достигает средней высоты 45 м (максимально 53 м), среднего диаметра 50,1 см (максимально 101 см) и запаса при полноте 1,0 — 1411 куб. м/га [Бродович, Бродович, 1979].

В Белоруссии в возрасте 60–65 лет *P. menziesii* var. *viridis* имеет в среднем высоту 22–23 м, диаметр 40–42 см, а *P. menziesii* var. *caesia* 50-летнего возраста — высоту 22–23 м, диаметр 28–36 см [Чаховский, Шкутко, 1979]. В возрасте 26 лет в смешанных насаждениях *P. menziesii* var. *caesia* имеет среднюю высоту 9,9 м, диаметр 11,8 см, *P. menziesii* var. *glauca* — 6,6 м, диаметр 6,3 см; общий запас древостоя (включая ель, сосну и березу) в этом возрасте — 82 куб. м/га [Шкутко, 1966]. В Брестской области средняя высота насаждения *P. menziesii* var. *caesia* в возрасте 63 лет составляла 19,5 м, диаметр — 21,7 м [Федорук, 1969]. В середине прошлого века в Белоруссии на базе одного из насаждений псевдотсуги был создан лесосеменной участок для более широкого разведения вида [Пронько, 1955].

В Батумском ботаническом саду по сведениям А. Т. Цицидзе [1973] в возрасте 70 лет на слабоподзолистых мощных красноземных почвах псевдотсуга достигла высоты 26 м. В

Алма-Ате [Рубаник, Паршина, 1975] *P. menziesii* var. *glaucia* вначале растет медленно, но с 7 лет рост ускоряется, и в 17 лет деревья достигли высоты 6 м, при этом средний годичный прирост доходил до полуметра. *P. menziesii* var. *caesia* растет здесь медленнее, в 9 лет имеет высоту 1,5 м, в 7 лет — 1 м, прирост 20—25 см в год, угнетается высокими температурами и сухостью воздуха.

По сведениям В.М. Горбок [1986], в Обливском районе Ростовской области на супесчаном черноземе в одном из насаждений в возрасте 50 лет средняя высота псевдотсуги составила 9,3 м (максимальная 12 м), средний диаметр — 20,6 см (максимальный 26,1 см); на другом участке в том же возрасте средняя высота была 11,2 м (максимальная 13,5 м), средний диаметр — 22,2 см (максимальный 30 см). В Переславском дендрологическом саду Ярославской области деревья псевдотсуги в возрасте 25—27 лет достигли высоты 9—13 м и диаметра 20—26 см [Потапова, 2003]. В лесном питомнике г. Ломоносов Ленинградской области имеются 8 деревьев в возрасте 45 лет, средний диаметр их 25,5 см, средняя высота — 15,4 м [Гиргидов, 1955]. На островах Белого моря (о. Соловки) произрастают 6 экземпляров псевдотсуги возраста 11—65 лет, высота этих растений колеблется от 1,1 до 22,5 м, а диаметр — от 8 до 33 см [Казаков, 1993].

В парке Дугино Смоленской области на хорошей пылеватой почве в возрасте 40 лет псевдотсуга *P. menziesii* var. *caesia* достигла высоты 20 м и диаметра 22 см [Гроздов, 1952]. В Липецком лесхозе *P. menziesii* var. *glaucia* в 35-летнем возрасте насаждении на богатых почвах имела среднюю высоту 11—12 м, и средний диаметр 18—20 м, а в 50 лет — 20—21 м и 28—36 см соответственно [Шкутко, 1975]. В Воронежской области эта разновидность в возрасте 22 лет достигала 9,4 м в высоту при диаметре 14,7 см [Обыденников и др., 1991]. На песчаных почвах под Брянском *P. menziesii* var. *glaucia* в возрасте 20 лет в культурах едва достигала 1 м, тогда как на супесчаной же почве, подстилаемой на глубину 1 м суглинком, к 30 годам имела высоту 11 м [Гроздов, 1952].

В Республике Чувашия прибрежная разновидность псевдотсуги периодически подмерзает и к 25 годам достигла в

среднем высоты всего лишь 0,84 м и диаметра у шейки корня 6 см [Едронов, 1982]. В Ботаническом саду Уральского отделения РАН (г. Екатеринбург) в 22 года псевдотсуга имела высоту 5–7 м при диаметре 5–10 см, прирост в высоту 20–30 см в год [Мамаев, 1983], в 25 лет она достигла высоты 8 м [Мамаев, 2000]. В Юматовском лесхозе Уфимского района Башкирии в 1958 г. в возрасте 20 лет 7 экземпляров псевдотсуги (предположительно это была *P. menziesii* var. *viridis*; до настоящего времени экземпляры не сохранились) имели среднюю высоту 1,2 м [Косоуров, Письмеров, 1959].

Естественное семенное возобновление в лесных культурах

Имеются данные о хорошем естественном возобновлении псевдотсуги Мензиса в природных условиях – в горах Северной Америки [Лапин и др., 1986]. Данных о самовозобновлении псевдотсуги в лесных культурах в России и бывших союзных республиках мало. А.В. Звиргзда с соавт. [1972], А.М. Мауринь [1957], Д.М. Пирагс [1968, 1979] указывают, что в Латвии в насаждениях псевдотсуги отмечается самосев, количество которого колеблется в зависимости от условий освещения и урожайности шишек. По другим данным [Гиргидов, 1955], в некоторых насаждениях в Прибалтике возобновление либо отсутствует, либо встречается редко. Обильное возобновление псевдотсуги наблюдается в лесных культурах Закарпатья [Бродович, 1950].

В Латвии численность подроста в спелых насаждениях колеблется от 500 до 7000 шт./га [Пирагс, 1968]; в 60-летнем насаждении псевдотсуги с елью был отмечен самосев псевдотсуги в количестве 500 шт./га [Пирагс, 1979]. В одном из латвийских участков лесных культур псевдотсуги зафиксирован подрост до 6900 шт./га в 1946 г. и 8000 шт./га в 1953 г. [Мауринь, 1957]. Наилучшее естественное возобновление у псевдотсуги на территории бывших союзных республик отмечено на Украине в Закарпатье: под пологом 38–53-летних культур псевдотсуги был выявлен обильный 1–3-летний самосев в количестве от 52 000 до 237 000 шт./га [Бродович, 1950].

Имеются немногочисленные литературные сведения о характере возобновления псевдотсуги на опушках лесных культур. Так, в Скриверском дендрологическом парке (Латвия) в 1962 г. на освещенной опушке 63-летнего насаждения псевдотсуги 6–10-летних сеянцев было выявлено 700 шт./га, старше 10 лет – 600 шт./га (т.е. всего 1300 шт./га подроста); однолетние всходы не зафиксированы, а 2–5-леток было 1600 шт./га [Звиргзл и др., 1972]. В Эстонии в 35-летних лесных культурах псевдотсуги возобновление отсутствовало как внутри, так и за пределами насаждения [Гиргидов, 1955]. В Белоруссии в Ботаническом саду АН вокруг группы из 30-летних экз. *P. menziesii* var. *glaucia* наблюдались единичные экз. самосева 1–6 лет [Шкутко, Чаховский, 1961]. Литературных данных по возобновлению псевдотсуги Мензиса в интродукционных насаждениях в России нами не найдено.

1.7. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Данные по вегетативному размножению достаточно противоречивы. Некоторые авторы указывают, что псевдотсуга плохо укореняется черенками [Мамаев, 1983], другие утверждают, что псевдотсуга хорошо размножается, как черенкованием, так и прививками [Холявко, 1981; Аксенов, Аксенова, 1997; Copes, 1982]. Г.И. Маргайлик и Л.А. Кирильчик [1984] отмечают, что псевдотсуга размножается черенками хорошо, при обработке гетероауксином укоренение достигает 59%. По Ф.Л. Щепотьеву [1982] рекомендуется заготавливать черенки длиной до 15 см с молодых экземпляров 5–10-летнего возраста, т.к. черенки с более старых деревьев не укореняются или укореняются слабо.

А.И. Новосельцева и Н.А. Смирнов [1983] считают наиболее эффективным способ прививки псевдотсуги «сердцевиной на камбий», при этом основной проблемой является преодоление явления несовместимости привоя и подвоя, поскольку несовместимость возникает очень часто – при этом прививки живут ряд лет и отмирают в период «цветения».

По данным Л.В. Яковлевой [1967, 1970], при межродовой прививке псевдотсуги на ель различными методами прижива-

емость прививок составляла от 20 до 80%, однако все прививки рано или поздно погибали, и только метод «врасщеп камбием на сердцевину» давал приживаемость прививок 90% с сохранностью их к концу первого года до 30% (средний прирост прививок составил 2,5 см).

1.8. УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ РАЙОНОВ ИНТРОДУКЦИИ

Зимостойкость

Зимостойкость разновидностей псевдотсуги неодинакова. Прибрежная псевдотсуга (*P. menziesii* var. *viridis*), по сведениям многих авторов, повреждается морозами в большей степени, чем горная [Dimitri, 1973; Larsen, 1978]. Горная разновидность достаточно зимостойка в Финляндии [Георгиевский, 1927а], во многих географических культурах в центральной части Западной Европы [Larsen, 1978].

Прибрежная разновидность оказалась менее зимостойкой в Белоруссии [Шкутко, 1970; Обыденников и др., 1991], к тому же она страдает здесь от зимних солнечных ожогов. В суровую зиму 1939/40 г., когда морозы опускались до -39°C 10–15-летние экземпляры обмерзли до уровня снежного покрова, в связи с чем в более старшем возрасте большинство деревьев имели 2–3 ствола. Горная разновидность (*P. menziesii* var. *glauca*) в ту же суровую зиму в возрасте 10 лет имела меньшие повреждения. Кроме того, в молодом возрасте псевдотсуга в Белоруссии страдает от поздних весенних заморозков, но в меньшей степени, чем пихта и ель; отмечается, также, что с возрастом зимостойкость псевдотсуги повышается [Обыденников и др., 1991]. На Украине насаждения псевдотсуги прибрежной в молодом возрасте также страдают от весенне-осенних заморозков, но в течение вегетационного периода восстанавливают утраченный прирост даже с превышением, часто страдает только хвоя, а растение нормально развивается без потери прироста [Матяш, 1983].

В Молдавии как прибрежная разновидность псевдотсуги, так и горная имеют балл зимостойкости I, причем горная

разновидность удовлетворительно переносит городские условия [Холденко, Пожарская, 1969; Холденко 1974]. В Латвии псевдотсуга хорошо акклиматизировалась, зимостойка, суровые зимы (до -42°C) переносит без существенных повреждений, и только у отдельных деревьев отмечается побурение хвои на кончиках побегов [Мауринь, 1955; Пирагс, 1968, 1979]. В Казахстане (Алма-Ата) псевдотсуга морозоустойчива, но *P. menziesii* var. *caesia* угнетается высокими температурами и сухостью воздуха [Рубаник, 1975]. В Карелии эта разновидность, так же как и var. *glauca*, достаточно зимостойка [Андреев, 1977; Казаков, 1993].

Прибрежная разновидность псевдотсуги оказалась не морозоустойчивой во многих интродукционных пунктах России. В Чувашии ее зимостойкость характеризуется баллом IV, в отдельные годы V, ежегодно подмерзают одно- и многолетние побеги [Едранов, 1982]. В Екатеринбурге она так же подмерзает, растет многоствольным широким кустовидным деревцем [Мамаев, 2000]. В условиях умеренно-континентального климата южной тайги Казанского Поволжья (Раифский дендрарий) она вполне зимостойка, но чувствительна к поздним весенним заморозкам [Алимбек, 1978].

В Йошкар-Оле зимой 1978/79 гг., когда температура в декабре опускалась до -41,5°C, прибрежная разновидность псевдотсуги пострадала от мороза, большинство почек в рост не тронулось, из части пробудившихся почек, распускание которых началось позже обычного, образовались недоразвитые побеги с уродливой искривленной хвоей [Котова, 1989]. В этих же условиях (и в ту же зиму) у *P. menziesii* var. *caesia* пострадали только почки на побегах, которые возвышались над уровнем снежного покрова и тронулись в рост на 35–37 дней позже. Связь чувствительности к морозам с фенологическими характеристиками отмечается и в зарубежных исследованиях в испытаниях географических происхождений псевдотсуги Мензиса [Hattemer, König, 1975; Weisgerber, 1978].

Первый опыт интродукции псевдотсуги Мензиса в Башкирии (Юматовское опытное лесничество; вероятно, это была var. *viridis*; см. выше) [Косоуров, Письмеров, 1959] показал, что растения систематически подмерзали, и, кроме

того, угнетались соседними быстрорастущими деревьями других пород.

Интродукционная устойчивость

По сведениям А.И. Колесникова [1974], прибрежная разновидность псевдотсуги рекомендуется для разведения и использования в садово-парковом строительстве и лесных культурах в Белоруссии, Прибалтике, лесостепной и степной частях Украины, на Северном Кавказе и Черноморском побережье. Более морозоустойчивые горную и серую разновидности рекомендуется выращивать в более восточных и северных районах [Кабанов, 1955; Шкутко, Чаховский, 1972; Шкутко, 1975; Озолин, Лысова, 1977; Александрова, 1980, 1990; Матяш, 1983; Шестопалова, Шипилова, 1997]. Н.В. Шкутко [1975] считает, что псевдотсуга заслуживает применения в озеленении Белоруссии, при этом прибрежную форму рекомендует для использования в садово-парковом строительстве и лесных культурах, а горную – для посадок в городах.

В.В. Матяш [1983] указывает, что опыт интродукции псевдотсуги на Украине свидетельствует о значимости и полезности данного вида для интенсивного лесоразведения, озеленения городов и сел как газоустойчивого хвойного экзота с высокими декоративными качествами. Л.С. Дочинджер [1982] по устойчивости к оксиду серы вблизи металлургических предприятий псевдотсугу Мензиса ставит на второе место, после пихты субальпийской. В условиях г. Воронежа А.И. Федорова и В.В. Шестопалова [1997] указывают, что по устойчивости к выхлопным газам автотранспорта псевдотсуга серая на втором месте после туи западной.

Г.П. Озолин и Н.В. Лысова [1977] считают, что псевдотсуга выдержала испытание временем и представляет значительную ценность для озеленения и агролесомелиорации в Нижнем Поволжье. Е.А. Кучинская [2006] рекомендует псевдотсугу как зимо- и засухоустойчивую, а также устойчивую к вредителям и болезням породу для озеленения в условиях Адыгеи. По данным М.С. Александровой [1980, 1990], псевдотсуга, как устойчивая к вредным дымам, газам, засухо- и морозоустойчи-

вая порода, заслуживает широкого применения для озеленения городов в садово-парковом строительстве, использования в чистых и смешанных насаждениях, одиночно и куртинами, аллеями в парках.

Псевдотсуга Мензиса, как устойчивая в городских условиях порода, рекомендуется для озеленения автомагистралей, бульваров и фасадов многоэтажных построек [Земкова и др., 1980]. Она хорошо переносит обрезку и пересадку в молодом возрасте [Оптимизация окружающей среды..., 1985; [Александрова, Александров, 2005; Марковский, 2006]. Существует много декоративных форм для озеленения [Колесников, 1974; Крюсман, 1986; Bitner, 2007].

Различные разновидности и происхождения (провениенции) псевдотсуги Мензиса, в первую очередь наиболее устойчивые, рекомендуются для закладки лесных культур и использования в лесном хозяйстве в прибалтийских странах, в Белоруссии, на Украине [Гиргидов, 1955; Лысоконь, 1960; Бродович, 1969; Шкутко, 1970; Глоба-Михайленко, 1981; Пирагс, 1982; Щепотьев, 1982]. В западных и южных регионах России псевдотсуга также считается перспективной экзотической породой для лесовосстановления, агролесомелиорации и создания полезащитных насаждений [Озолин и др., 1974; Озолин, Лысова, 1977; Холявко, 1981; Щепотьев, 1982; Дроздов, 1998].

Питомники, реализующие посадочный материал псевдотсуги Мензиса, рекомендуют выращивать ее в районах не ниже 5 зоны (со средними многолетними минимальными температурами от -23,4 до -28,8°C) согласно карте зон зимоустойчивости растений в Европе [Каталог растений..., 2007].

Глава 2

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ

Исследования проведены в трех интродукционных пунктах Башкирского Предуралья: Ботаническом саду-институте Уфимского научного центра РАН (г. Уфа), дендрологическом питомнике МУП «Благоустройство» (г. Октябрьский) и дендрарии Бирской государственной социально-педагогической академии (г. Бирск).

Климатические условия г. Уфы. Район исследований (г. Уфа) в климатическом отношении характеризуется большой амплитудой колебаний температуры в ее годовом ходе, быстрым переходом от суровой зимы к жаркому лету, поздними весенними и ранними осенними заморозками [Кадильникова, 1960].

Среднегодовая температура воздуха равна $+2,6^{\circ}\text{C}$; среднемесячная температура воздуха зимних месяцев колеблется в пределах от -12°C до $-16,6^{\circ}\text{C}$, абсолютный минимум -42°C . Зимой иногда наблюдаются оттепели. Лето жаркое и сухое, среднемесячная температура воздуха изменяется от $+17,1^{\circ}\text{C}$ до $+19,4^{\circ}\text{C}$, абсолютный максимум достигал $+37^{\circ}\text{C}$. По карте зон зимоустойчивости растений в Европе Уфа расположена в зоне 3 (со средними многолетними минимальными температурами от $-34,5$ до -40°C).

Среднемесячное количество осадков в летние месяцы колеблется в пределах от 54 до 69 мм, среднегодовое количество осадков равно 580 мм. Весной и в начале лета часто дуют сухие юго-западные ветра, которые в сочетании с небольшим количеством весенних осадков (28–42 мм) создают неблаго-

приятные условия для первоначального роста и развития растений. Безморозный период продолжается в среднем 144 дня.

По многолетним данным Уфимской метеостанции наступление осенних заморозков в среднем наблюдается 28 сентября (самый ранний срок — 1 сентября, поздний — 22 октября), а окончание весенних заморозков — 6 мая (самый ранний срок — 11 апреля, поздний — 2 июня). Основные типы почв — серые и темно-серые лесные [Кадильникова, 1960].

Ботанический сад-институт находится в юго-восточной части г. Уфы в междуречье рек Уфы и Суголоки. Территория ботанического сада ограничена с севера лесопарком им. Лесоводов Башкирии, с запада и востока — жилой застройкой, с юга — шоссейной магистралью. Высшая точка — 177 м над уровнем моря. В ландшафтном отношении территория ботанического сада представляет собой склон западной экспозиции с крутизной от 3 до 6°.

В геологическом строении принимают участие пермские известняки; почвообразующими породами служат элювий и делювиальные желто-бурые тяжелые суглинки, перекрывающие коренные породы пермской системы [Яппаров и др., 1990]. Их разнообразие обуславливает контрастность почвенного покрова в пределах серых лесных и темно-серых лесных почв с различной мощностью всего почвенного профиля. Почвенный профиль характеризуется большой уплотненностью. Содержание гумуса в перегнойно-аккумулятивном горизонте серых лесных почв 3–5,5%, а в почвах, находящихся под лесом, — 6–7%. Реакция среды слабо-кислая и близкая к нейтральной. Направление современных почвообразовательных процессов в ботаническом саду связано с ухудшением гумусного состояния и водно-физических свойств почвы вследствие ее уплотненности.

В климатическом отношении г. Октябрьский Туймазинского района Республики Башкортостан характеризуется умеренно-засушливым (умеренно-континентальным) климатом, большой амплитудой колебаний температуры. Высота над уровнем моря 126 м. Зима умеренно-холодная. Для годового цикла характерны быстрые переходы к жаркому лету, поздние весенние и ранние осенние заморозки. Абсолютный минимум -48°C

(1969 г.). Иногда зимой бывают сильные оттепели до +7° С. Лето жаркое, сухое; абсолютный максимум +38°С [Рахманкулов, 1996]. По карте зон зимоустойчивости растений в Европе г. Октябрьский расположен в зоне 4 (со средними многолетними минимальными температурами от -28,9 до -34,4°С).

Среднегодовое количество осадков в районе г. Октябрьского 350–500 мм. Часто весной и в начале лета дуют сухие юго-западные ветры, которые в сочетании с небольшим количеством весенних осадков (28–40 мм) создают неблагоприятные условия для первоначального роста и развития растений. Наступление весенних заморозков – 2–6 мая, ранний срок – 11 апреля, поздний – 5–10 июня. Осенние заморозки – 1 сентября, 28 сентября, 22 октября. Самый холодный месяц – январь, февраль; самый жаркий – июль. Период таяния снега продолжается 13–14 дней. На открытых местах устойчивый снежный покров держится 125 дней. Относительная влажность воздуха самая низкая в мае – 55%.

Дендрологический питомник МУП «Благоустройство» расположен к северу от г. Октябрьского в поселке Московка, с юга и востока питомник граничит с автотрассой, на севере – с р. Ик, на востоке с жилым сектором. Характеристика почв в питомнике следующая: толщина гумусного слоя – менее 10 см (или 10–25 см); механический состав почв – глинистые и тяжелые глинистые; типы почв – чернозем выщелоченный, оподзоленный, дерново-карбонатный; почвообразующая порода – известняки, сланцы, мергельная глина; степень эродированности – среднегумусный, среднеэродированный; реакция (рН) почвы – нейтральная или слабощелочная [Рахманкулов, 1996].

Климатические условия г. Бирска. В северной лесостепи Башкирии климат характеризуется теплым сухим летом и холодной малоснежной зимой [Кириллова, Ланшакова, 1989]. Средняя температура воздуха самого теплого месяца (июля) +18,6° С, самого холодного (января) -16° С. Среднегодовая сумма осадков колеблется в пределах 400–500 мм. Осенью, в сентябре–октябре, выпадает 90–100 мм осадков, и почва уходит под зиму обычно в достаточно увлажненном состоянии. Около трети годового количества осадков приходится на зимние ме-

сяцы. Высота снежного покрова к концу зимы достигает 35–40 см. Такой снежный покров не предохраняет почву от глубокого промерзания, тем более что отрицательные температуры устанавливаются уже 24–27 октября, когда почва еще не покрыта снегом. К концу ноября почва промерзает до 35 см, а к концу марта – до глубины 120 см. В отдельные годы глубина промерзания почвы достигает 150 см. Промерзанию почвы способствуют и низкие температуры зимних месяцев (средняя температура декабря -15°C, января -16°C, февраля -15°C, марта -8,5°C). В отдельные холодные зимние дни температура воздуха опускается до -45°C, а иногда до -50°C. По карте зон зимоустойчивости растений в Европе г. Бирск расположен в зоне 3. В летние месяцы выпадает 185–210 мм осадков. Почвы дендрария серые лесостепные, мощность гумусового горизонта 22 см, почвы содержат 4–6% гумуса и 0,2–0,3% общего азота, 0,15–0,20% общего фосфора. Механический состав почвы тяжелосуглинистый [Кириллова, Ланшакова, 1989].

2.2. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования являлись насаждения и отдельные экземпляры *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, первичная характеристика которых приведена в табл. 1. По ряду параметров проводилось сравнительное изучение с систематически близкими основными лесообразующими местными видами – елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в коллекции Уфимского ботанического сада (все три вида объединены в трибу *Abietea* семейства *Pinaceae*).

Охарактеризуем объекты исследования подробнее.

1. Посадки псевдотсуги на территории кониферетума (участка хвойных видов растений) Ботанического сада УНЦ РАН включают 17 деревьев (номера деревьев далее по тексту обозначаются с пометкой Уфа). Из них 3 экземпляра были посажены, вероятно, в 1976 г. саженцами 5-летнего возраста, привезенными из Главного ботанического сада АН СССР (Москва), 5 экземпляров – в 1983 г. саженцами, привезенными из

Центрального Республиканского ботанического сада АН Украины (Киев), и 9 экземпляров – 1986 г. посадки саженцами, привезенными из ГБС (Москва).

2. Насаждение псевдотсуги площадью 371,42 кв. м в питомнике МУП «Благоустройство» г. Октябрьского (далее с пометкой Окт) создано в 1969 г. посадкой 10-летними саженцами, привезенными из Лесостепной опытно-селекционной станции (ЛОСС). Насаждение возникло на базе переросшего питомника (школьного отделения) и в настоящее время характеризуется типичными чертами лесных культур.

3. Отдельные деревья псевдотсуги в количестве 7 экземпляров в озеленении г. Октябрьского (с пометкой Окт), посадочный материал того же происхождения (см. выше пункт 2) и посажены в то же время.

4. Два экземпляра псевдотсуги в дендрарии Бирской государственной социально-педагогической академии посадки 1981 г., саженцами из ГБС (далее с пометкой Бир).

Контрольными объектами исследования являлись относительно близкие по возрасту посадки ели сибирской (17 экземпляров) и пихты сибирской (16 экз.), произрастающие в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН в кониферетуме (в сходных с основным объектом исследования условиях). Саженцы ели и пихты были взяты из природных мест произрастания (Башкирское Предуралье, Уфимское плато) и высажены на участок в 1982 г. Они менее однородны по возрасту относительно растений псевдотсуги и, вероятно, несколько старше.

2.3. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Таксономическая идентификация

На начальном этапе работы определяли и уточняли таксономическую принадлежность экземпляров псевдотсуги в коллекции ботанического сада. Для этого проводили морфометрический анализ деревьев. Несмотря на небольшое число таксонов видового и подвидового ранга в роде *Pseudotsuga* до сих пор нет определенности в их систематическом положении.

Первичная характеристика объектов исследования

№ н/п	Название таксона при получении	Место получения	Год получения	Возраст саженца	Возраст на 2010 год	№ дерева
1	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	1-Уфа
2	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	2-Уфа
3	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	3-Уфа
4	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	4-Уфа
5	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	5-Уфа
6	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	6-Уфа
7	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	7-Уфа
8	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1986	5	29	8-Уфа
9	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЦРБС АН Украины, Киев	1983	5	32	9-Уфа
10	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЦРБС АН Украины, Киев	1983	5	32	10-Уфа
11	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЦРБС АН Украины, Киев	1983	5	32	11-Уфа
12	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЦРБС АН Украины, Киев	1983	5	32	12-Уфа
13	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЦРБС АН Украины, Киев	1983	5	32	13-Уфа
14	<i>P. menziesii</i> var. <i>viridis</i>	ЦРБС АН Украины, Киев	1983	5	32	14-Уфа
15	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1976	5	39	15-Уфа
16	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1976	5	39	16-Уфа
17	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1976	5	39	17-Уфа
18	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1981	5	34	1-Бир
19	<i>P. menziesii</i>	ГБС, Москва	1981	5	34	2-Бир
20	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	1-Окт*
21	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	2-Окт*
22	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	3-Окт*
23	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	4-Окт**

Окончание табл. I

1	2	3	4	5	6	7
24	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	5-Окт**
25	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	6-Окт**
26	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	7-Окт**
27	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	8-Окт**
28	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	9-Окт**
29	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	10-Окт**
30	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	ЛОСС, Липецк	1969	10	51	Окт*** (0,04 га)

П р и м е ч а н и е . * — модельные деревья в составе насаждения в г. Октябрьском; ** — деревья в озеленении г. Октябрьского; *** Окт — насаждение в г. Октябрьском; ГБС — Главный ботанический сад, ЦРБС — Центральный республиканский ботанический сад, ЛОСС — Лесостепная опытно-селекционная станция.

Как уже было рассмотрено в разделе 1.2, в современной американской литературе выделяются только два таксона псевдотсуги Мензиса: *P. menziesii* (Mirb.) Franco — прибрежная разновидность и *P. menziesii* var. *glauca* (Schwerin) Franco — горная разновидность [Hermann, Lavender, 1990; Lipscomb, 1993]. Однако следует признать реальным существование разновидности *caesia*, описываемой по одним источникам в ранге вида [Уханов, 1949], по другим — в ранге формы или разновидности прибрежной формы псевдотсуги Мензиса [Rehder, 1949] или же в ранге формы горной разновидности [Колесников, 1974]. Вероятно, *P. menziesii* var. *caesia* (Schwerin) Franco является переходной между прибрежной и горной разновидностями, а типичной прибрежной формой является *P. menziesii* var. *viridis* (Schwerin) Franco (см. также раздел 1.2).

При проведении таксономического анализа мы исходили из существования следующих внутривидовых таксонов псевдотсуги Мензиса: зеленая *P. menziesii* var. *viridis* (Schwerin) Franco (типичная прибрежная разновидность), серая *P. menziesii* var. *caesia* (Schwerin) Franco (переходная) и сизая *P. menziesii* var. *glauca* (Mayr) Franco (типичная горная разновидность).

При уточнении таксономической принадлежности объектов исследования учитывались следующие признаки, являющиеся диагностическими для различных таксонов *P. menziesii* [Вольф, 1925; Колесников, 1974; Бродович, Бродович, 1979; Пирагс, 1979; Потапова, 2003]: окраска хвои и ее расположение, размеры шишек, количество семенных и направление кроющих чешуй; при этом использовались описания и диагностические ключи [Уханов, 1949; Rehder, 1949].

Согласно ботаническим описаниям, прибрежная разновидность *P. menziesii* var. *viridis* характеризуется ярко-зеленым цветом хвои, продолговатыми шишками 70–100 мм длины, имеющими в среднем 50 семенных чешуй, вниз направленными кроющими чешуями. Кроме того, данная разновидность отличается гребенчатым расположением хвои, а также меньшей зимостойкостью. Все эти признаки, кроме признаков, характеризующих шишки (плодоношение отсутствует), характерны для дерева 14-Уфа (табл. 2 и рис. 2 вкл.).

Таблица 2

Основные диагностические признаки *P. menziesii* в г. Уфе

№ дерева	Название таксона при получении посадочного материала	Цвет хвоя	Направление кроющих чешуй шипов	Длина шипов, мм	Число семенных чешуй, шт.	Название таксона после таксономического анализа
1-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Серовато-зеленая	Вниз	61,9±0,95	46,7±2,33	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
2-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Серовато-зеленая	В стороны	61,3±2,60	45,1±1,59	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
3-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Серовато-зеленая	В стороны	56,9±1,18	47,5±1,40	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
4-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Серо-зеленая	Вниз	51,7±0,72	32,8±0,39	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
5-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Серовато-зеленая	В стороны	59,6	49	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
6-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Голубовато-зеленая	Загнуты вверх	45,2±0,91	31,8±0,70	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>
7-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Серовато-зеленая	Вниз	52,9±0,67	40,6±0,45	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
8-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Голубовато-зеленая	В стороны	64,0	35	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
9-Уфа	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	Серовато-зеленая	Вниз	57,5±0,50	40,5±0,61	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
10-Уфа	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	Серовато-зеленая	В стороны	53,1±1,24	37,9±0,67	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
11-Уфа	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	-	-	-	-	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
12-Уфа	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	Серовато-зеленая	В стороны	59,8±1,71	35,8±1,59	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
13-Уфа	<i>P. menziesii</i> var. <i>glaucia</i>	Голубовато-зеленая	Вниз	58,9±0,78	34,2±0,73	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
14-Уфа	<i>P. menziesii</i> var. <i>viridis</i>	Светло-зеленая	-	-	-	<i>P. menziesii</i> var. <i>viridis</i>
15-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Зеленая	Отклоненные	61,6±1,54	48,3±0,87	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
16-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Зеленая	Отклоненные	53,2±0,73	46,0±0,49	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>
17-Уфа	<i>P. menziesii</i>	Зеленая	Отклоненные	58,9±0,66	46,8±0,70	<i>P. menziesii</i> var. <i>corsia</i>

Горная разновидность псевдотсуги *Pseudotsuga menziesii* var. *glaucia* отличается сизоватым цветом хвои, овальными шишками 45–60 мм длиной, в среднем с 30 семенными чешуями и кроющими чешуями загнутыми вверх. Этим признакам соответствует дерево 6-Уфа (см. табл. 2 и рис. 3 вкл.).

Все остальные экземпляры псевдотсуги Мензиса в ботаническом саду в Уфе мы отнесли к *P. menziesii* var. *caesia*, которая характеризуется более длинными шишками, кроющими чешуями как направленными вниз, так и несколько отклоненными от оси шишки в стороны и частично (на одной и той же шишике) загибающимися вверх, а также хвоей от почти зеленого (но не светло-зеленого, как у прибрежной формы) до серо-зеленого цвета (см. табл. 2, рис. 2 и 3 вкл.). По данным таксономического анализа все растения псевдотсуги Мензиса в г. Октябрьском (включая участок лесных культур) мы также отнесли к *P. menziesii* var. *caesia*.

Два плодоносящих экземпляра псевдотсуги в дендрарии в г. Бирске имеют небольшие, округлые шишки с направленными вниз чешуями; цвет хвои у обоих деревьев серовато-зеленый. Оба экземпляра отнесены нами к серой разновидности (*P. menziesii* var. *caesia*).

Итак, в коллекции Ботанического сада в г. Уфе произрастают по одному экз. *P. menziesii* var. *glaucia* (Mayr) Franco и *P. menziesii* var. *viridis* (Schwerin) Franco; остальные растения в г. Уфе, а также все растения в Бирске и Октябрьском представляют собой промежуточный таксон псевдотсуги — *P. menziesii* var. *caesia* (Schwerin) Franco.

Методы изучения биологических и лесоводственных особенностей

Определение качества семян. Массу 1000 шт. семян определяли взвешиванием 500 семян в двукратной повторности с пересчетом на 1000 шт. [ГОСТ 13056.4-67, 1967]. Проращивание проводили в чашках Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре в 4-х повторностях по 100 шт. (в отдельных случаях при недостатке семян брали по 50 штук в 5 повторностях). Энергию прорастания и всхожесть семян

определяли по ГОСТу 13056.6-97 [1998]. Не проросшие на 30 день семена взрезывали для определения количества пустых, загнивших и полнозернистых семян.

Определение грунтовой всхожести семян и оценка влияния на всхожесть различных способов предпосевной обработки. Для определения грунтовой всхожести семена высевали в ящики в трех повторностях по 100 семян. Состав субстрата — садовая земля, торф и песок в соотношении 1:1:1. Для выявления оптимальных методов предпосевной подготовки семян были проведены 4 варианта опыта:

Вариант I — стратификация и предпосевная обработка 3% раствором H_2O_2 ;

Вариант II — стратификация и предпосевная обработка 0,1% раствором K_2NO_3 ;

Вариант III — замачивание в воде 24 часа;

Вариант IV — 30 дневная холодная стратификация при $t = 5 - 7^{\circ}C$.

Изучение особенностей развития сеянцев. Наблюдения за всходами и их описание проводили в соответствии с «Рекомендациями по изучению онтогенеза интродуцированных растений в Ботанических садах СССР» [1990]. Фиксировали следующие онтогенетические фазы: начало прорастания семян, появление массовых всходов, выход проростков на поверхность, сброс оболочки семени и развертывание семядолей, начало роста настоящей хвои, одревеснение подсемядольного колена, одревеснение эпикотиля, закладывание зимней почки. Линейные параметры сеянцев измеряли линейкой и штангенциркулем.

Особенности развития псевдотусги Мензиса на начальных фазах онтогенеза наблюдали на сеянцах, выращенных из семян, собранных с отдельных деревьев в городах Уфе и Октябрьском (всего 76 сеянцев), а также на материале, отобранном с площади естественного возобновления псевдотусги в насаждении г. Октябрьского (412 сеянцев).

В описании начальных фаз онтогенеза руководствовались классификацией возрастных состояний, разработанной Т.А. Работновым [1950] для травянистых многолетних растений и развитой школой А.А. Уранова [Заугольнова и др., 1988; Смирно-

ва и др., 1999]. При детализации возрастных состояний применительно к темнохвойным видам использовали описания Ю.Д. Нухимовской [1971] и А.М. Романовского [2001].

Используя ключевые признаки морфогенеза выделяли возрастные состояния проростков (р), ювенильных (ј), имматурных (im), виргинильных (v) и генеративных (g) растений. В имматурном возрастном состоянии были выделены начальная (im_1), промежуточная (im_2) и конечная (im_3) фазы. Для виргинильного и генеративного возрастных состояний были выделены только начальные стадии — v₁ и g₁ соответственно, что было обусловлено особенностями объектов настоящего исследования.

Сравнение хода и темпов онтогенеза сеянцев псевдотсуги Мензиса в опытной культуре и при естественном возобновлении в насаждении проводили с сеянцами близких в систематическом отношении автохтонных видов — ели сибирской и пихты сибирской, а также используя литературные данные по развитию этих видов в естественных условиях произрастания [Серебряков, 1962; Романовский, 2001; Давыдовичев, Кулагин, 2009].

Фенологические наблюдения. Фенологические наблюдения проводили в течение 6 лет согласно «Методике фенологических наблюдений в ботанических садах СССР» [1975] по 10 основным фенологическим fazam: распусканью почек, началу роста побегов, началу и окончанию пыления, началу «цветения», одревеснению побегов, полному созреванию шишек, рассеванию семян, осеннему пожелтению и опадению хвои.

Учет плодоношения проводили в течение 6 лет согласно имеющейся общей методике для интродуцентов [Методические указания..., 1980].

Жизнеспособность пыльцы определяли по В.П. Размолову [1964]. Пыльцу собирали путем встряхивания пыльников в стерильные бюксы. Колбы с питательной средой, чашки Петри и предметные стекла подвергались автоклавированию. Все инструменты и оборудование, связанные с посевом пыльцы, протирали спиртом для уменьшения опасности проникновения спор. На предметные стекла наносилась капелька питательной среды (раствор сахарозы в концентрациях 5, 10, 15,

20, 25, 30%), на которую производился посев пыльцы. Предметные стекла помещали в чашки Петри, завертывали в бумагу и помещали в термостат при температуре 26°. Подсчет изменивших форму зерен производили в 5 полях зрения на 5 сутки после посева [Потапов, Султанов, 1973].

Опыление шишек проводили по методу Р.Н. Матвеевой с соавт. [1993, 1999]. Для изоляции шишек использовали пакеты из кальки размером 30x40 см, перенос пыльцы осуществляли кисточкой. В качестве опытных образцов были взяты наиболее плодоносящие деревья 4-Уфа, 15-Уфа, 16-Уфа и 17-Уфа. Опыт по искусственноому опылению шишек был проведен в 2 вариантах, контролем служили шишки при свободном опылении:

Вариант I – самоопыление с изоляцией (искусственное опыление только своей пыльцой);

Вариант II – перекрестное опыление с изоляцией (искусственное опыление только смесью пыльцы других растений);

Контроль – свободное опыление.

Таксационные характеристики деревьев и насаждения определяли с использованием стандартного таксационного описания [Анучин, 1960; Калинин и др., 1985; Методы изучения лесных..., 2002; Путенихин, 2008]. Для оценки жизненного состояния деревьев по габитуальным морфологическим признакам использовали методику В.А. Алексеева [1989].

Морфометрические параметры вегетативных и генеративных органов (длина и ширина хвои, почек, зрелых женских шишек и семян, приросты боковых побегов, число хвоинок на боковых побегах и другие, см. раздел 4.5) оценивали согласно методике фенотипических исследований хвойных растений [Мамаев, 1973, Путенихин, 1993].

Изучение естественного семенного возобновления. Оценку успешности самовозобновления на участке лесных культур псевдотусги Мензиса в г. Октябрьском проводили по шкале В.Г. Нестерова [Аношин, 1976]. Для получения основных характеристик интродукционной популяции псевдотусги (численность, плотность, пространственная структура) проводили сплошной перечет сеянцев без дифференциации по возрастам на всем участке естественного возобновления (в том числе и под пологом

20, 25, 30%), на которую производился посев пыльцы. Предметные стекла помещали в чашки Петри, заворачивали в бумагу и помещали в термостат при температуре 26°. Подсчет изменивших форму зерен производили в 5 полях зрения на 5 сутки после посева [Потапов, Султанов, 1973].

Опыление шишек проводили по методу Р.Н. Матвеевой с соавт. [1993, 1999]. Для изоляции шишек использовали пакеты из кальки размером 30x40 см, перенос пыльцы осуществляли кисточкой. В качестве опытных образцов были взяты наиболее плодоносящие деревья 4-Уфа, 15-Уфа, 16-Уфа и 17-Уфа. Опыт по искусственноому опылению шишек был проведен в 2 вариантах, контролем служили шишки при свободном опылении:

Вариант I – самоопыление с изоляцией (искусственное опыление только своей пыльцой);

Вариант II – перекрестное опыление с изоляцией (искусственное опыление только смесью пыльцы других растений);

Контроль – свободное опыление.

Таксационные характеристики деревьев и насаждения определяли с использованием стандартного таксационного описания [Анучин, 1960; Калинин и др., 1985; Методы изучения лесных..., 2002; Путенихин, 2008]. Для оценки жизненного состояния деревьев по габитуальным морфологическим признакам использовали методику В.А. Алексеева [1989].

Морфометрические параметры вегетативных и генеративных органов (длина и ширина хвои, почек, зрелых женских шишек и семян, приросты боковых побегов, число хвоинок на боковых побегах и другие, см. раздел 4.5) оценивали согласно методике фенотипических исследований хвойных растений [Мамаев, 1973, Путенихин, 1993].

Изучение естественного семенного возобновления. Оценку успешности самовозобновления на участке лесных культур псевдотусги Мензиса в г. Октябрьском проводили по шкале В.Г. Нестерова [Аношин, 1976]. Для получения основных характеристик интродукционной популяции псевдотусги (численность, плотность, пространственная структура) проводили сплошной перечет сеянцев без дифференциации по возрастам на всем участке естественного возобновления (в том числе и под пологом

17 лет); в 2007 г. саженцы ели (2 года), пихты (3 года), сосны (2 года), лиственницы (2 года); в 2008 г. саженцы ели (3 года), сосны (3 года). В качестве привоя для прививки в 2006 г. брали черенки псевдотсуги с 28-летнего дерева, в 2007 г. — с 29-летнего, в 2008 г. — с 2-летних растений. Черенки, заготавливали весной до начала сокодвижения и до прививки хранили в холодильнике при температуре + 5–7°C. Размеры черенков составляли 4–7 см. Все прививки в течение трех лет проводили в первой декаде мая.

Зимостойкость определяли по семибалльной шкале, разработанной в ГБС РАН [Лапин и др., 1975]:

I балл — растение не обмерзает;

II балла — обмерзает не более 50% длины однолетних побегов;

III балла — обмерзает от 50 до 100% однолетних побегов;

IV балла — обмерзают более старые побеги;

V баллов — обмерзает наземная часть до снегового покрова;

VI баллов — обмерзает вся надземная часть;

VII баллов — растение вымерзает целиком.

Интегральная оценка интродукционной устойчивости и перспективности интродукции. Использовали методику оценки жизнеспособности и перспективности интродуцентов по П.И. Лапину и С.В. Сидневой [1973], основанную на следующих показателях, оцениваемых в баллах: одревеснение побегов (100% — 20 баллов, 75% — 15, 50% — 10, 25% — 5, 5% — 1); зимостойкость (группа I — 25 баллов, II — 20, III — 15, IV — 10, V — 5, VI — 3, VII — 1; сохранение формы роста (сохраняется — 10 баллов, восстанавливается — 5, не восстанавливается — 1); побегообразовательная способность по визуальной оценке (высокая — 5 баллов, средняя — 3, низкая — 1); прирост в высоту (ежегодный — 5, не ежегодный — 2); генеративное развитие (семена созревают — 25 баллов, не созревают — 20, цветет, но не плодоносит — 15, не цветет — 1); возможный способ размножения в культуре (самосев — 10 баллов, искусственный посев — 7, естественное вегетативное размножение — 5, искусственное вегетативное размножение — 3, повторное привлечение растений извне — 1). По результатам деревья распределяли по 6 группам перспективности:

- I – наиболее перспективные (91–100 баллов);
- II – перспективные (76–90);
- III – менее перспективные (61–75);
- IV – малоперспективные (41–60);
- V – неперспективные (21–40);
- VI – непригодные (5–20).

Также нами использовалась шкала интродукционной устойчивости Н.В. Трулевич [1991], характеризующая биологическую приспособленность растений к новым условиям существования. Шкала основана на оценке сохранения растениями природных ритмических процессов, способности к прохождению полного цикла развития побегов, способности к размножению, к сохранению природной жизненной формы, степени жизненного состояния и способности к сохранению природных темпов онтогенеза. На основе данного подхода распределение растений производится по 4 группам: высокоустойчивые (группа IV), устойчивые (III), слабоустойчивые (II), неустойчивые (I). Комплексный подход к оценке успешности интродукции заключался в обсуждении и сравнении результатов анализа зимостойкости, перспективности интродукции и интродукционной устойчивости.

Статистический анализ

Стандартная статистическая обработка. При анализе количественных показателей использовали стандартные статистические процедуры с вычислением: 1) средних арифметических M , стандартных отклонений σ , ошибок средних арифметических, коэффициентов вариации $CV (\%)$ [Зайцев, 1984; Лакин, 1990]. Для сравнения средних применяли t -критерий Стьюдента (на 0,05%, 0,01% и 0,001% уровне значимости).

Регрессионный анализ. Для определения зависимости всхожести от полнозернистости и массы 1000 шт. семян использовался регрессионный анализ.

Корреляционный анализ. Для оценки связи полнозернистости и энергии прорастания семян с количеством покоящихся семян, а также полнозернистости семян с количеством изменивших форму пыльцевых зерен проводили корреляционный

анализ [Зайцев, 1984]. Для оценки ряда взаимосвязей использовали непараметрический корреляционный анализ: между датами наступления фенологических фаз; между накопленной суммой положительных температур до 1 мая и фенологическими fazami «начало пыления» и «начало цветения»; уровнем плодоношения и количеством дней с температурой воздуха ниже -25°C и -30°C.

Дисперсионный анализ. Однофакторный дисперсионный анализ [Доспехов, 1973; Зайцев, 1984] применяли для анализа влияния способов опыления на показатели качества семян, оценки влияния годовых метеоусловий (температура, осадки) на рост сеянцев псевдотсуги в опытной культуре, а также фактора возраста на укореняемость черенков. Сравнение средних проводили по критерию Шеффе. По ряду сравнений был проведен однофакторный непараметрический анализ Фридмана для выявления влияния индивидуальных особенностей и фактора года (годовых изменений метеоусловий) на прохождение фенологических faz.

Характер размещения самосева псевдотсуги в интродукционной популяции (на участке самовозобновления в насаждении) оценивали посредством коэффициента дисперсии (отношение дисперсии к среднему количеству сеянцев) [Одум, 1986; Заугольнова и др., 1988].

Факторный анализ. Для выделения комплекса факторов, детерминирующих виталитет сеянцев в интродукционной популяции на основе метрических и аллометрических параметров морфогенеза, был проведен факторный анализ методом главных компонент [Злобин, 1989].

Кластерный анализ. С целью определения виталитета сеянцев интродукционной популяции был проведен кластерный анализ факторов, детерминирующих их жизненное состояние.

Статистический анализ реализовали на персональном компьютере при помощи пакета статистических программ Statistica 6.1 [Халафян, 2008] и табличного процессора Excel.

Г л а в а 3

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII* НА НАЧАЛЬНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

3.1. ЛАТЕНТНЫЙ ПЕРИОД

При оценке онтогенетического развития растений латентный период характеризуется в основном по показателям морфологии и биологии семян. Семена псевдотсуги крылатые длиной 13–15 мм, с крылом, сросшимся с семенем, светлокоричневые. Обескрылые семена треугольные длиной 7–8 мм, шириной 4 мм, со стороны сросшейся с крылом коричневатые, глянцевые, с обратной стороны матовые, более светлые, однотонные или в более темную крапинку. Семя состоит из кожистой семенной кожуры, тонкой семенной оболочки, эндосперма, в который погружен зародыш. Зародыш состоит из подсемядольного колена с зачаточными семядольными листьями, зачаточным корешком, связанным с эндоспермом подвеском.

Качество семян

Качество семян видов, основным способом размножения которых является размножение семенами, имеет основополагающее значение для самоподдержания популяций этих видов в природе и их распространения в культуре [Некрасов, 1973]. Основные показатели качества семян (вес 1000 шт., доброкачественность, энергия прорастания, всхожесть) имеют важное значение для оценки адаптированности интродуцентов в новых для них условиях произрастания и перспективности интродукции.

Масса 1000 шт. семян. Масса семян в насаждении г. Октябрьского колеблется от 10,5 до 14,7 г (в среднем 12,0 г), в Уфе – от 5,9 до 12,1 г (в среднем 8,2 г). Среднее значение массы семян в целом для Октябрьского и Уфы равно 9,1 г при коэффициенте вариации (CV) 26,4% (табл. 3).

Таблица 3

Масса 1000 шт. семян *P. menziesii*

№ дерева	Масса 1000 шт. семян, г*					
	2004	2005	2007	2009	CV, %	Среднее
в Уфе						
2-Уфа	-**	-	8,7	-	-	8,7
4-Уфа	-	-	8,4	-	-	8,4
7-Уфа	-	7,2	7,2	-	0	7,2±0,01
9-Уфа	8,1	8,4	8,3	11,3	16,9	9,0±0,76
10-Уфа	-	6,9	-	-	-	6,9
12-Уфа	-	-	12,1	-	-	12,1
13-Уфа	-	-	7,6	9,6	16,49	8,6±1,01
15-Уфа	-	7,6	8,4	8,6	6,5	8,2±0,31
16-Уфа	6,3	-	7,5	8,2	13,1	7,3±0,54
17-Уфа	-	5,7	7,1	5,0	18,0	5,9±0,61
CV, %	17,7	13,8	18,1	27,1		20,3
Среднее	7,2±0,88	7,2±0,44	8,4±0,50	8,5±1,03	9,2	8,2±0,52
в Октябрьском						
1-Окт	-	10,5	-	-	-	10,5
2-Окт	-	14,7	-	-	-	14,7
3-Окт	-	10,9	-	-	-	10,9
CV, %	-	19,3	-	-	-	19,3
Среднее	-	12,0±1,35	-	-	-	12,0±1,35
Общее среднее	7,2±0,88	9,0±1,03	8,4±0,50	8,5±1,03	-	9,1±0,66

Приложение. * – в 2006 г. плодоношение отсутствовало, в 2008 – было очень слабым. ** – плодоношение отсутствовало.

В Уфе значения массы семян отдельных деревьев за несколько лет наблюдений в целом (выбраны 4 дерева с наибольшим числом наблюдений; см. табл. 3) изменяются от 5,0 до 11,3 г, CV равен 20,2%, различия между деревьями статистически (по t-критерию Стьюдента) не достоверны (рис. 4). Средний уровень изменчивости [Мамаев, 1973] массы семян по годам в г. Уфе говорит о выравненности реакции растений

на условия среды за период наблюдений. Связь между массой семян отдельных деревьев и изменчивостью этого показателя (CV) не обнаружена (см. рис. 4).

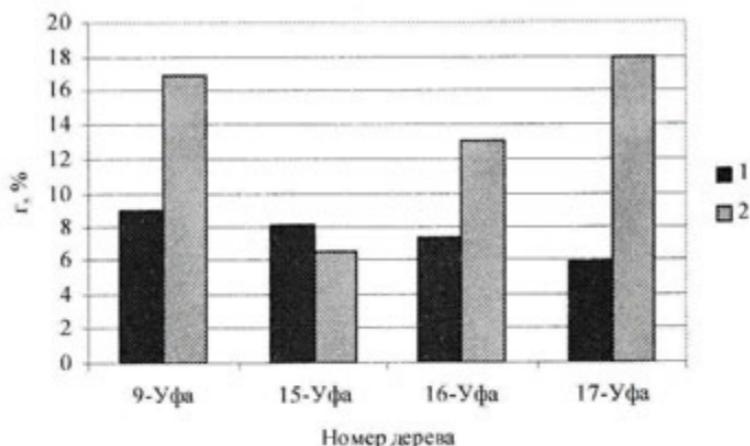


Рис. 4. Масса 1000 шт. семян (г) в среднем за 3-4 года наблюдений (1) и ее изменчивость (%) по годам, CV (2) в г. Уфе

Масса 1000 шт. семян в г. Уфе в среднем по отдельным годам (взяты все деревья; табл. 3, рис. 5) изменяется от 7,2 до 8,5 г, CV от 13,8 до 27,1%.

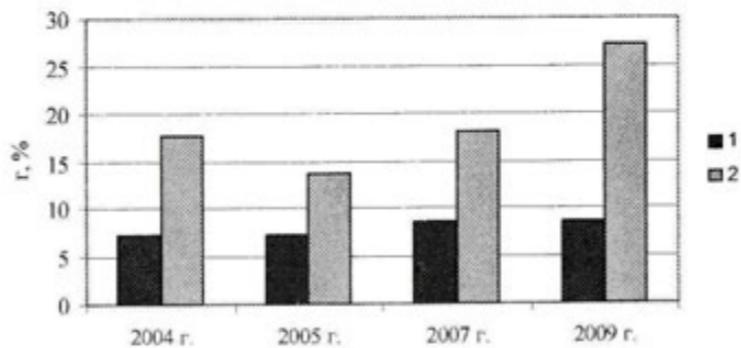


Рис. 5. Масса 1000 шт. семян (г) в г. Уфе в отдельные годы (1) и ее изменчивость (%) по всем деревьям CV (2)

Между Уфой и Октябрьским различия в массе семян (использованы данные по обоим пунктам за 2005 г.) статистически достоверны при $p < 0,01\%$ (рис. 6).

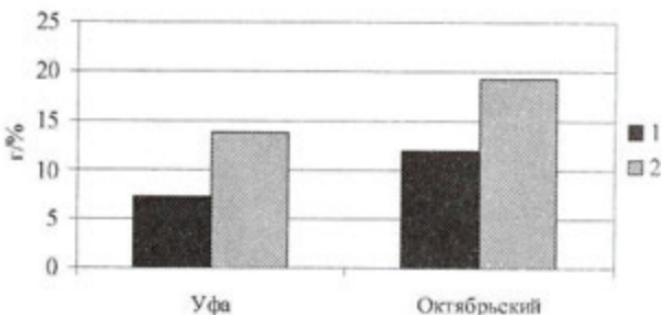


Рис. 6. Масса семян (г) *P. menziesii* (1) и ее изменчивость (%), CV (2) в г. Уфе и г. Октябрьском в 2005 г.

Сопоставление полученных данных с данными по массе семян *P. menziesii* в природе [Каппер, 1954] и при интродукции [Бродович, 1955; Шкутко, 1974; Пирагс, 1979; Алимбек, 1989; Сучкова, 2002] показывает, что средние значения показателя по обоим пунктам в Башкирском Предурале (9,1 г) меньше, чем на родине в Северной Америке (11,6 г), и на Украине (10,5 г). В интродукционных пунктах России, Белоруссии и Прибалтики семена имеют примерно такую же или даже меньшую массу в сравнении с нашим регионом. Следует отметить, что средняя масса семян (12,0 г, пределы – 10,5–14,7 г) псевдотсуги из насаждения г. Октябрьского в 2005 г. была даже выше, чем масса семян этого вида в природе, что говорит о благоприятных для формирования семян псевдотсуги условиях в западной части Башкирского Предуралья.

Лабораторная всхожесть семян. Лабораторная всхожесть семян псевдотсуги определялась на протяжении ряда лет в ботаническом саду в Уфе и в насаждении г. Октябрьского в 2005 г. По г. Уфе энергия прорастания семян составляла в среднем 21,2% при амплитуде варьирования от 4,9 до 48,3%; всхожесть семян в среднем была равна 28,4% и изменялась от 12,3 до 48,3% (табл. 4). Изменчивость по энергии прорастания и всхожести семян более значительная, чем по массе семян. У псевдотсуги в г. Октябрьском энергия прорастания в среднем равнялась 5,8% (от 3,5 до 7,5%), а всхожесть семян – 46,9% (36,5–63,0%). В среднем по обоим пунктам энергия прорастания семян составила 17,7%, всхожесть – 34,1% (см. табл. 4).

Таблица 4

Энергия прорастания и всхожесть семян *P. menziesii*

№ дерева	Энергия прорастания, %				Всхожесть семян, %				Среднее		
	2004	2005	2007	2009	Cv, %	Среднее	2004	2005	2007	2009	
2-Уфа	-	41,3	-	-	41,3	-	-	44,5	-	-	44,5
4-Уфа	-	30,7	-	-	30,7	-	-	33,8	-	-	33,8
7-Уфа	-	11,5	10,8	-	4,4	11,1	-	12,5	12	-	2,9
9-Уфа	9	9,8	8	28,3	70,5	13,8	12	19	15,3	41,5	60,8
10-Уфа	-	23,8	-	-	23,8	-	27,3	-	-	-	27,3
12-Уфа	-	48,3	-	-	48,3	-	-	48,3	-	-	48,3
13-Уфа	-	16	37	56,0	26,5	-	-	16	40	40	60,6
15-Уфа	-	3,8	7,8	7,8	35,6	6,4	-	21,5	21,8	29,3	18,3
16-Уфа	6	-	4	6	21,7	5,3	10	-	19,5	52	81,1
17-Уфа	-	1,3	7,3	6	64,9	4,9	-	12,5	27	10,8	53,1
Cv, %	28,3	87,2	85,2	86,0	-	73,0	12,9	33,9	49,4	44,9	-
Среднее	7,5	10,0	19,3	17,0	41,6	21,2	11,0	18,6	26,5	34,7	41,9
1-Окт	-	3,5	-	-	3,5	-	-	36,5	-	-	36,5
2-Окт	-	6,3	-	-	6,3	-	-	63	-	-	63,0
3-Окт	-	7,5	-	-	7,5	-	-	59,5	-	-	59,5
Cv, %	35,6	-	-	-	-	-	-	27,2	-	-	-
Среднее	-	5,8	-	-	5,8	-	-	46,9	-	-	46,9
Общее среднее	7,5	8,4	19,3	17,0	-	17,7	11,00	31,5	26,5	34,7	-
											34,1

Сопоставление полученных результатов с данными по всхожести семян *P. menziesii* в природе [Каппер, 1954] и при интродукции показывает, что средние значения показателя по обоим пунктам в Башкирском Предуралье (34,1%) меньше, чем на родине в Северной Америке (68–82%) и на Украине (всхожесть 81% и энергия прорастания 60%). В интродукционных пунктах России, Белоруссии и Прибалтики [Шкутко, 1974; Пирагс, 1979; Обыденников и др., 1991; Сучкова, 2002] семена имеют примерно такую же или даже меньшую энергию прорастания и всхожесть в сравнении с нашим регионом. Аналогичное положение было отмечено выше и в отношении массы семян.

Согласно сравнительным данным по энергии прорастания и всхожести семян псевдотсуги по годам в г. Уфе наблюдается рост значений этих показателей с 2004 к 2009 г. с некоторым снижением значений энергии прорастания в 2009 г. (рис. 7, см. табл. 4). К 2004 г. в фазу плодоношения вступили только 5 экземпляров псевдотсуг, из них 3 экземпляра, плодоносящие с середины 1990 годов, находятся на некотором удалении от основной группы псевдотсуг. В основной группе из 14 экземпляров на 2009 г. вступили в период плодоношения 12 экз., из них 1 экз. в 2002 г., один в 2004 г., остальные 10 экз. – в 2005 г. Таким образом, повышение всхожести семян обусловлено увеличением количества деревьев псевдотсуги, вступивших в генеративный период развития, что улучшает условия для перекрестного опыления растений.

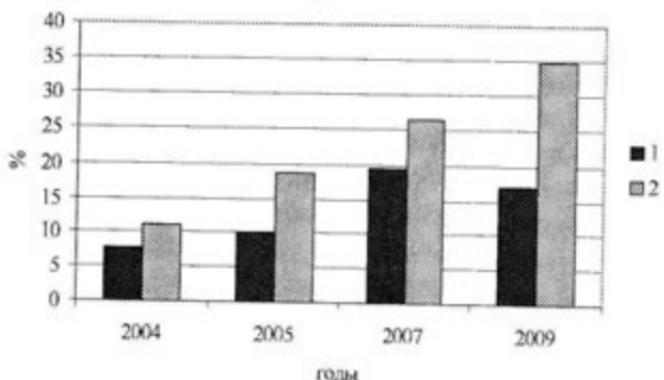


Рис. 7. Энергия прорастания (1)
и всхожесть семян (2) *P. menziesii* в г. Уфе

По сопоставимым данным за 2005 г. (рис. 8) энергия прорастания семян в Уфе несколько выше, чем в Октябрьском (хотя статистически различия не достоверны, вероятно, из-за небольшого объема выборки), а всхожесть – достоверно ниже ($p=0,016$).

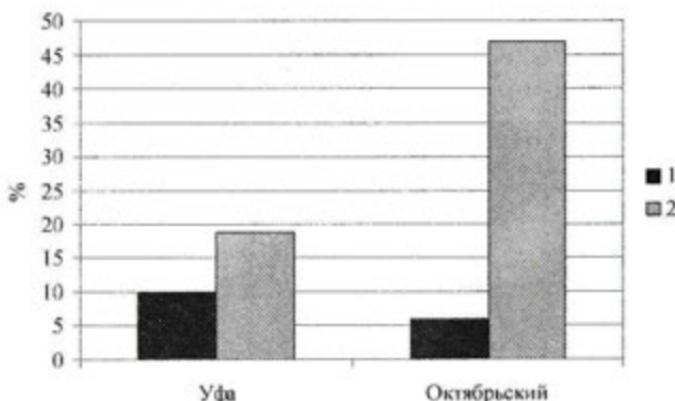


Рис. 8. Энергия прорастания (1) и всхожесть семян (2) *P. menziesii* в г. Уфе и г. Октябрьском в 2005 г. (данные по 5 и 3 деревьям соответственно)

Более высокая всхожесть семян в г. Октябрьском обусловлена лучшими для перекрестного опыления условиями: большим числом растений, вступивших в фазу плодоношения, более плотном стоянием деревьев в насаждении и, возможно, более благоприятными климатическими условиями в период оплодотворения и развития семян в западной части Башкирского Предуралья.

Для сравнительного анализа показателей энергии прорастания семян в зависимости от возраста нахождения в генеративном периоде все исследуемые растения разделили на три группы. В первую группу вошли наиболее молодые экземпляры из г. Уфы, которые на 2009 г. плодоносят в течение 4–7 лет, во вторую группу объединили три экз. из г. Уфы, которые находятся в генеративной фазе около 14 лет и в третью группу – экземпляры из г. Октябрьского вступившие в период плодоношения примерно 26 лет назад.

Сравнение показало, что энергия прорастания семян, а также ее изменчивость уменьшаются с увеличением периода

нахождения растений в генеративной фазе развития (см. табл. 4, рис. 9). Различия между всеми группами по энергии прорастания (22,9% в первой группе, 5,6 – во второй, 5,8% – в третьей) статистически достоверны на различных уровнях значимости ($p < 0,01–0,001$). Снижение уровня изменчивости ($CV = 61,6\%, 38,9\%$ и $35,6\%$) свидетельствует о выравнивании и стабилизации на определенном уровне энергии прорастания семян с увеличением продолжительности нахождения растений в генеративном состоянии.

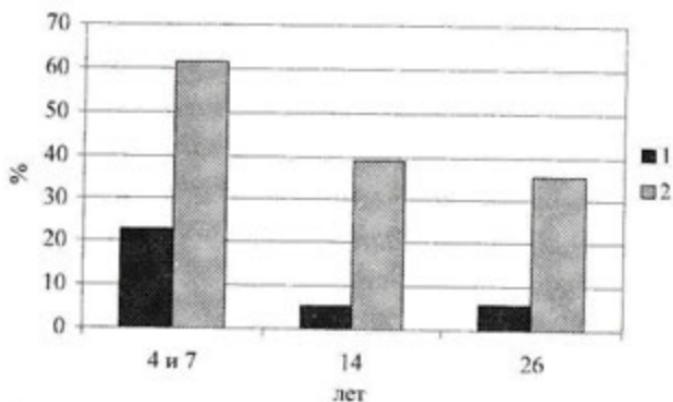


Рис. 9. Энергия прорастания семян (1) и ее изменчивость, CV (2) у *P. menziesii* в зависимости от продолжительности нахождения в генеративном состоянии

Установленную закономерность следует рассматривать как адаптивную реакцию интродуцируемых растений к новым более суровым условиям произрастания. Биологическая целесообразность подобной адаптации достаточно ясна: растянутость периода прорастания семян увеличивает сохранность проростков, позволяя пережить кратковременные неблагоприятные условия, характерные для Башкирского Предуралья в поздневесенний и раннелетний период: суховеи, иссушение почвы, низкий уровень осадков, возвратные холода.

Всхожесть семян в зависимости от длительности хранения. Важной особенностью семян хвойных растений умеренной зоны является способность сохранять свои посевные качества на протяжении ряда лет, например, для сосны обыкновенной, ели европейской и сибирской – до 3–4 лет [Уханов,

1949]. С учетом периодичности плодоношения, это обстоятельство является важным фактором для семенного размножения видов в культуре. По данным Ф.Л. Щепотьева [1982], семена псевдотсуги сохраняют всхожесть в течение 2–3 лет. Нами определялась всхожесть семян псевдотсуги в зависимости от длительности сухого хранения (табл. 5).

Таблица 5

Всхожесть семян *P. menziesii* в зависимости от длительности сухого хранения

№ дерева	2005 г.		2006 г.		2007 г.	
	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %
9-Уфа*	9	12	-	-	7,3	9,3
3-Окт*	7	10	-	-	10,3	10,8
9-Уфа**	-	-	9,8	19	11,2	12

Примечание. * – семена 2004 года сбора, ** – семена 2005 года сбора.

Семена, собранные с дерева 9-Уфа в 2004 г. через 3 года хранения снизили лабораторную всхожесть всего лишь на 3%; семена, собранные с этого же дерева в 2005 г., за 2 года хранения снизили всхожесть на 7%. В то же время у семян, собранных с дерева 3-Окт, энергия прорастания за 3 года хранения даже несколько увеличилась, а всхожесть семян сохранилась первоначальная. Таким образом, семена псевдотсуги, вероятно, способны сохранять свои посевные качества после сбора, по крайней мере, 2–3 года. Кроме того, способность растений сохранять всхожесть семян в течение ряда лет может определяться индивидуальными особенностями отдельных деревьев псевдотсуги. Полученные результаты по длительности сохранения всхожести семян псевдотсуги Мензиса согласуются с литературными данными [Щепотьев, 1982].

Полнозернистость семян. Число выполненных семян, собранных с деревьев псевдотсуги в ботаническом саду в Уфе колеблется от 12 до 48,3%, составляя в среднем 29,6%. Полнозернистость семян из насаждения г. Октябрьского в среднем равна 74,3% (данные 2005 г.). В целом по двум пунктам инт-

родукции в Башкирском Предуралье этот показатель равняется 34,5% (табл. 6).

Таблица 6

Полнозернистость семян *P. menziesii* по годам

№ дерева	2004	2005	2007	2009	Cv, %	Среднее
В г. Уфе						
2-Уфа	-	-	45	-		45
4-Уфа	-	-	33,8	-		33,8
7-Уфа	-	12,5	12	-	2,4	12,3
9-Уфа	24	20,5	15,7	42,8	46,1	25,7
10-Уфа	-	28,5	-	-		28,5
12-Уфа	-	-	48,3	-		48,3
13-Уфа	-	-	16	40	60,6	28
15-Уфа	-	24,5	25,5	30,3	11,6	26,8
16-Уфа	15,5	-	21,3	55,3	70,0	30,7
17-Уфа	-	12,8	27,3	10,8	53,1	16,9
Cv, %	30,4	35,8	47,4	46,3		37,2
Среднее	19,8	19,8	27,2	35,8		29,6
№ дерева	2004	2005	2007	2009	Cv, %	Среднее
В г. Октябрьском						
1-Окт	-	63	-	-		63,0
2-Окт	-	76,5	-	-		76,5
3-Окт	-	83,5	-	-		83,5
Cv, %		14,0				
Среднее	-	74,3	-	-		74,3
Общее среднее	19,8	40,2	30,96	35,8		34,5

В Уфе значения полнозернистости семян отдельных деревьев по годам в целом (по 4 деревьям с наибольшим числом наблюдений) изменяется значительно от 10,8 до 55,3 % (CV = 49,2%), однако различия средних статистически не достоверны (рис. 10, см. табл. 6). Связи между полнозернистостью семян отдельных деревьев и изменчивостью этого показателя не обнаружено.

Полнозернистость семян по отдельным годам (в целом по всем деревьям в г. Уфе; см. табл. 6) увеличивается с 2004 г. к 2009 г. с 19,8% до 35,8%; CV в целом также увеличивается — от 30,4 до 47,4% (рис. 11). Возрастание показателя полнозернистости, как и повышение всхожести (см. выше), может быть также обусловлено улучшением условий для перекрестного

опыления растений по мере увеличения числа деревьев, вступающих в генеративный возраст. Различия по полнозернистости семян в Уфе (19,8%) и Октябрьском (74,3%) по сопоставимым данным (2005 г.) статистически достоверны на высоком уровне значимости ($p < 0,001$; рис. 12).

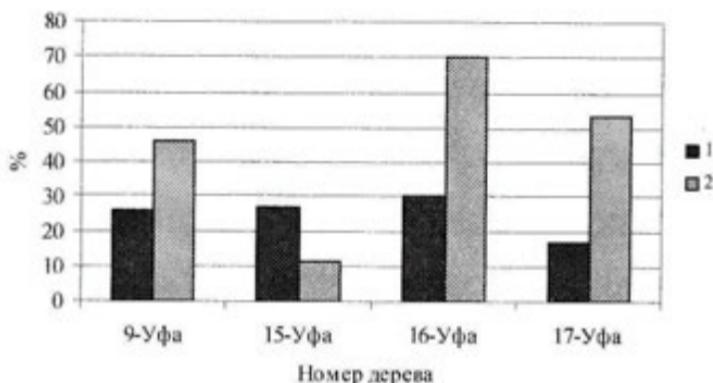


Рис. 10. Полнозернистость семян (1) и ее изменчивость CV (2) у отдельных деревьев в г. Уфе (средние значения за 3-4 года наблюдений)

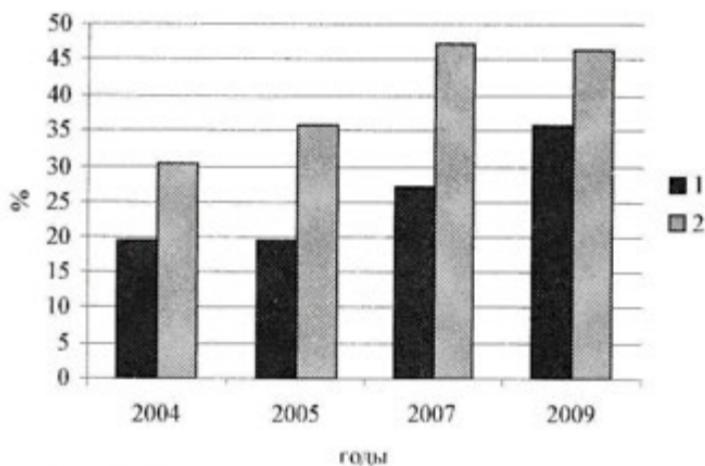


Рис. 11. Полнозернистость семян (1) и ее изменчивость, CV (2) по всем деревьям в г. Уфе по годам наблюдений

Таким образом, более низкая всхожесть семян псевдотсуги Мензиса в районе интродукции в Башкирском Предуралье (см. выше) в сравнении со всхожестью семян псевдотсуги в есте-

ственных популяциях [Каппер, 1954], обусловливается относительно невысокими значениями полнозернистости (34,5%).

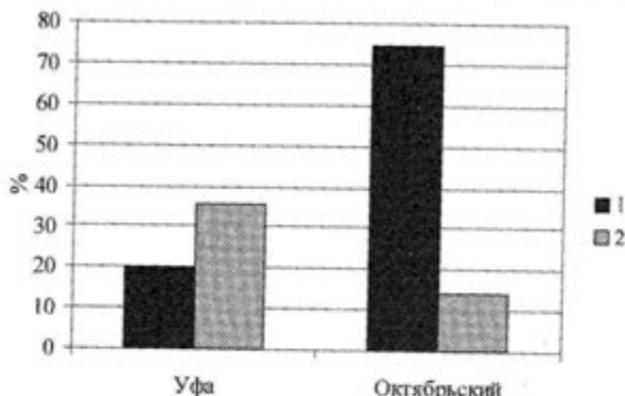


Рис. 12. Полнозернистость семян *P. menziesii* (1) и ее изменчивость, CV (2) по всем деревьям в 2005 году в г. Уфе и г. Октябрьском

Основные показатели качества семян (масса 1000 шт., энергия прорастания, всхожесть, полнозернистость) тесно связаны между собой корреляционными связями (табл. 7), что видно и на вышеприведенных графиках (см. рис. 4, 5, 7, 10, 11).

Таблица 7

Взаимозависимость основных показателей качества семян

Показатели качества семян	Масса 1000 шт., г	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Полнозернистость, %
Масса 1000 шт., г	1,00	0,74*	0,75*	0,75*
Энергия прорастания, %	0,74*	1,00	0,89*	0,84*
Всхожесть, %	0,75*	0,89*	1,00	0,95*
Полнозернистость, %	0,75*	0,84*	0,95*	1,00

Примечание. * – коэффициенты корреляции (r), значимые на уровне $p < 0,05\%$.

По показателям качества семян можно построить линейную регрессионную модель вида $y_i = b_0 + b_1 x_i + c_i$ [Халафян, 2007]. С практической точки зрения представляет интерес регрессионная модель, показывающая зависимость всхожести от массы 1000 шт. и полнозернистости семян.

Данная модель описывается следующим уравнением регрессии:

$$\text{Всхожесть} = -3,2005 + 0,86684 * \text{Полнозернистость} + \\ + 0,59835 * \text{Масса семян}$$

Регрессионный анализ показал, что коэффициент детерминации $R^2 = 0,9$ ($F = 31,9$; при $p = 0,0003$) – он определяет силу зависимости между результативным признаком и переменными. Из этого следует, что линейная регрессия адекватно описывает рассматриваемую взаимосвязь; наблюдаемая связь сильная ($>0,75$), свободный член статистически значим, переменные (полнозернистость и масса семян) объясняют 90% изменчивости результативного признака (всхожесть). Ниже приведен график (рис. 13) зависимости между всхожестью (эмпирические данные) и всхожестью, вычисленной по полнозернистости и массе семян (эмпирические данные) согласно регрессионной модели по всем деревьям в г. Уфе (за период наблюдений с 2004 по 2009 гг.).

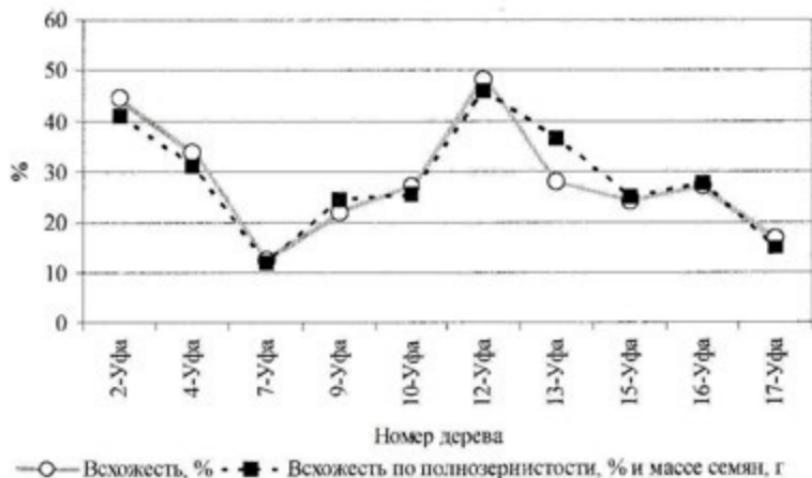


Рис. 13. Зависимость между всхожестью (эмпирические данные) и всхожестью, вычисленной по полнозернистости и массе семян согласно регрессионной модели по всем деревьям

Аналогичные данные получены в простой линейной модели, в которой в качестве переменной рассматривался показа-

тель полнозернистости семян (объясняет 89,9% отклика). Простые регрессионные модели, построенные по другим показателям качества семян менее точно отражают изменчивость интересующего нас признака (всходжести) – по энергии прорастания на 78%, по массе семян на 56%. Таким образом, показатели полнозернистости и массы семян с использованием полученных регрессионных моделей могут быть применимы в качестве экспресс-метода предварительной оценки всходжести семян псевдотсуги в г. Уфе.

Особенности органического покоя семян

Псевдотсуга Мензиса характеризуется отсутствием органического покоя семян или наличием неглубокого физиологического покоя (B_1), обусловленного особым физиологическим состоянием зародыша и недостаточной газопроницаемостью окружающих его тканей [Николаевой и др., 1985]. Однако в литературе отсутствуют данные о соотношении у псевдотсуги непокоящихся и покоящихся семян.

Таблица 8

Количество не проросших семян (%) *P. menziesii* по годам

№ дерева	2004	2005	2007	2009	Среднее
2-Уфа	-	-	0,5	-	0,5
4-Уфа	-	-	0	-	0,0
7-Уфа	-	0	0	-	0,0
9-Уфа	12	1,5	0,4	1,3	3,8
10-Уфа	-	1,2	-	-	1,2
12-Уфа	-	-	0	-	0,0
13-Уфа	-	-	0	0	0,0
15-Уфа	-	3	3,7	1	2,6
16-Уфа	5,5		1,8	3,3	3,5
17-Уфа		0,3	0,3	0	0,2
Среднее по г. Уфе	8,8	1,2	0,7	1,1	1,2
1-Окт	-	26,5	-	-	26,5
2-Окт	-	13,5	-	-	13,5
3-Окт	-	24	-	-	24,0
Среднее по г. Октябрьскому	-	21,3	-	-	21,3
Среднее	8,8	8,8	0,7	1,1	5,8

На момент конечного учета всхожести семян псевдотсуги (на 30 день с начала проращивания) [ГОСТ, 1998] сохраняется некоторое количество не проросших семян (табл. 8). В Уфе этот показатель в среднем за несколько лет очень низкий (около 1%). По данным за 2005 г. в Уфе (1,2%) и в Октябрьском (21,3%) результаты существенно различаются ($p<0,01$). В среднем же по обоим пунктам количество покоящихся семян составило 8,8%.

По данным за 2005 г. между полнозернистостью семян и количеством семян, не проросших на момент конечного учета всхожести (табл. 9), выявляется сильная положительная связь ($r=0,9$; $p<0,01$). То же наблюдается и при сравнении средних многолетних значений ($r=0,8$; $p<0,01$; см. табл. 6 и рис. 12).

Следовательно, чем выше полнозернистость семян, тем большее количество семян не прорастает за контрольный период времени. Можно считать, что отношение числа семян, не проросших к концу срока учета всхожести, к общему количеству полнозернистых семян, может быть мерой, характеризующей глубину органического покоя семян (в нашем случае это отношение изменяется от 0 до 42,1% у разных деревьев; см. табл. 9).

Таблица 9

Полнозернистость и количество не проросших за контрольный период времени семян *P. menziesii* в 2005 г.

№ дерева	Полнозернистость, %	Количество не проросших семян, в % к полнозернистости
7-Уфа	12,5	0,0
9-Уфа	20,5	7,3
10-Уфа	28,5	4,2
15-Уфа	24,5	12,2
17-Уфа	12,8	2,3
Среднее по Уфе	19,8	5,2
1-Окт	63	42,1
2-Окт	76,5	17,6
3-Окт	83,5	28,7
Среднее по Октябрьскому	74,3	29,5
Общее среднее	40,2	14,3

Прослеживается определенная связь между количеством не проросших в установленные сроки семян и продолжительнос-

тью нахождения деревьев в генеративном возрастном состоянии (см. табл. 8, рис. 14). У растений, плодоносящих на протяжении 4–7 лет, этот показатель равен 0,4%, у плодоносящих 14 лет – 1,5, 26 лет – 21,3%. Все группы статистически достоверно различаются между собой на том или ином уровне значимости. Вероятно, в этом случае проявляется действие того же фактора, что и при снижении показателя энергии прорастания семян, связанное с продолжительностью нахождения деревьев в генеративном возрастном состоянии (см. выше).

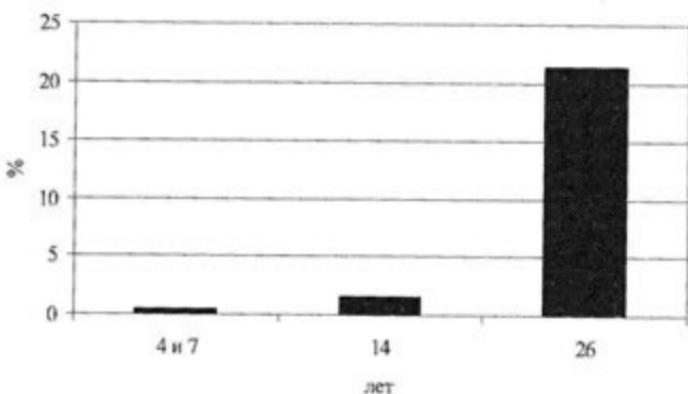


Рис. 14. Количество (%) не проросших семян *P. menziesii* в зависимости от продолжительности нахождения в генеративном состоянии

Грунтовая всхожесть. При изучении грунтовой всхожести и длительности прорастания семян псевдотсуги учитывали влияние физико-химических методов на эти показатели. В 2006 г. был проведен опыт по использованию различных способов предпосевной подготовки семян (см. раздел 2.3); для опыта были взяты семена с деревьев 10-Уфа и 1-Окт, собранные в 2005 г. Длительность стратификации при $t=+5\text{--}+7^{\circ}\text{C}$ составила 30 дней, посев произведен 17 мая 2006 г. У дерева 10-Уфа всходы появились на 8-й день после посева, массовые – на 12-й день; у дерева 1-Окт соответственно на 12-й и на 13-й дни. Посев семян без стратификации произведен 14 апреля. У дерева 10-Уфа всходы появились на 16-й день после посева, массовые – на 17-й; у дерева 1-Окт появление первых всходов и массовых всходов совпало и пришлось на 18-й день после посева (табл. 10).

Таблица 10

Прорастание семян *P. tenuifolia* при грунтовом посеве после различных способов предпосевной подготовки

Год	№ дерева	Вариант I		Вариант II		Вариант III		Вариант IV	
		Появление первых всходов	Массовый всходы						
2007	10-Уфа	27.05	29.05	25.05	29.05	30.04	01.05	24.05	29.05
	1-Окт	25.05	29.05	30.05	02.05	02.05	27.05	27.05	29.05
2008	13-Уфа	25.06	28.06	2.07	2.07	5.07	25.06	25.06	28.06
	15-Уфа	16.06	20.06	20.06	22.06	24.06	28.06	16.06	18.06

Примечание. Вариант I – стратификация и предпосевная обработка 3% раствором H_2O_2 ; Вариант II – стратификация и предпосевная обработка 0,1% раствором K_2NO_3 ; Вариант III – замачивание в воде 24 часа; Вариант IV – стратификация.

В 2008 г. опыт был повторен с семенами деревьев 13-Уфа и 15-Уфа, собранными в 2007 г. Посев произведен 29 мая 2008 г., первые всходы появились на 27 и 19 дней после посева. В варианте без стратификации семена начали прорастать на 34 и 22 дня после посева (см. табл. 10).

Таким образом, холодная стратификация оказывает влияние на сроки прорастания семян, сокращая их на 3-8 дней. Заметна значительная разница по длительности прорастания семян между посевами 2006 и 2008 гг. как по стратифицированным, так и нестратифицированным семенам, что, вероятно, связано с индивидуальными различиями растений и особенностями формирования семян в конкретные годы (см. табл. 10).

В опыте с четырьмя вариантами предпосевной подготовки семян (табл. 11, рис. 15) наиболее высокой грунтовая всхожесть (26% в среднем) была при стратификации без дополнитель-

Таблица 11

Грунтовая всхожесть семян *P. menziesii* в зависимости от предпосевной обработки семян

№ варианта	Метод предпосевной обработки семян	№ дерева	Грунтовая всхожесть, %
I	Стратификация и предпосевная обработка 3% раствором H_2O_2	10-Уфа	6
		13-Уфа	1
		15-Уфа	12
		1-Окт	16
В среднем			9
II	Стратификация и предпосевная обработка 0,1% раствором K_2NO_3	10-Уфа	21
		13-Уфа	6
		15-Уфа	16
		1-Окт	15
В среднем			15
III	Замачивание в воде 24 часа	10-Уфа	9
		13-Уфа	12
		15-Уфа	19
		1-Окт	35
В среднем			19
IV	Стратификация	10-Уфа	29
		13-Уфа	16
		15-Уфа	21
		1-Окт	37
В среднем			26

тельной обработки (вариант IV); у всех растений она равнялась лабораторной всхожести (см. табл. 4), а у дерева 1-Окт превышала ее на 2%.

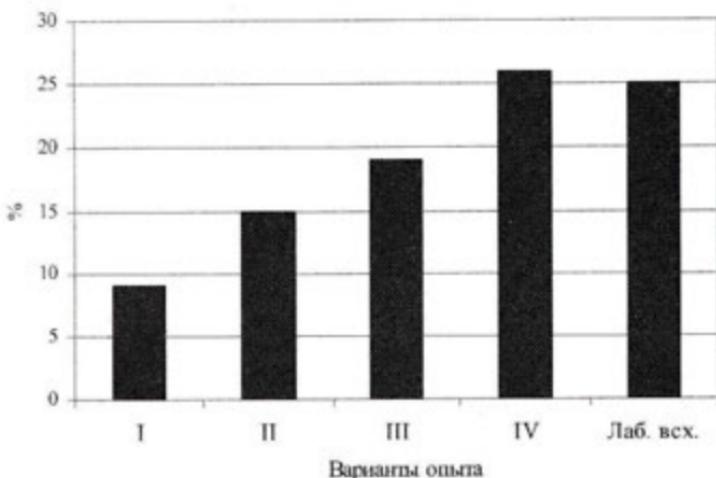


Рис. 15. Грунтовая всхожесть при различных способах предпосевной обработки семян (I вариант – стратификация и обработка 3% раствором H_2O_2 ; II – стратификация и обработка 0,1% раствором K_2NO_3 ; III – замачивание в воде 24 часа; IV – стратификация; лаб. всх. – лабораторная всхожесть)

Несколько меньшей (19%) грунтовая всхожесть оказалась при посеве семян без стратификации (вариант III). У всех растений в этом варианте грунтовая всхожесть была близка к лабораторной, кроме дерева 10-Уфа, у которого лабораторная всхожесть оказалась выше в 3 раза. При стратификации и замачивании семян перед посевом в 0,1% растворе азотистого калия (вариант I) и стратификациии с последующим замачиванием семян в 3% растворе перекиси водорода (вариант II) грунтовая всхожесть равнялась 9% и 15% соответственно, т.е. была значительно ниже лабораторной. Таким образом, наилучшим способом предпосевной обработки оказалась обычная холодная стратификация семян в течение 30 дней, причем только в этом случае грунтовая всхожесть была равной или превышающей лабораторную.

Искусственное опыление шишек и качество семян. В 2007 г. был проведен опыт по искусственному опылению шишек

псевдотсуги. В качестве опытных образцов были взяты наиболее плодоносящие деревья 4-Уфа, 15-Уфа, 16-Уфа и 17-Уфа. Опыт был проведен в двух вариантах, контролем служили шишкы при свободном опылении (см. раздел 2.3). Данные по качеству семян при самоопылении (вариант I), при свободном опылении (контроль) и при перекрестном опылении (вариант II) показывают значительный рост всех показателей качества семян от варианта I к контролю и варианту II (табл. 12).

Средние значения показателей качества семян у шишек, опыленных только своей пыльцой (вариант I) составляют по массе 1000 шт. семян – 6,5 г, по полнозернистости – 9,6%, по энергии прорастания – 5,9%, по всхожести – 9,0%. У шишек от свободного опыления (контроль) – 7,8 г, 27,0%, 13,0% и 25,5% соответственно. У шишек, опыленных смесью пыльцы других растений псевдотсуги (вариант II), – 9,0 г, 50,9%, 19,3% и 48,5% соответственно.

Дисперсионный анализ показал значимое влияние способов опыления на показатели качества семян ($F=19,8$; $p=<0,001$). Сравнение соответствующих показателей качества семян по всем способам опыления показало их значимые различия, кроме показателя энергии прорастания.

Таким образом, при искусственном самоопылении по сравнению с контролем показатели качества семян снижаются: масса 1000 шт. – в 1,2 раза, полнозернистость и всхожесть семян – в 2,8 раза. При искусственном опылении смесью пыльцы те же показатели увеличиваются: по сравнению с контролем масса семян – в 1,2 раза, полнозернистость и всхожесть семян – в 1,9 раза; по сравнению с самоопылением масса семян – в 1,4 раза, полнозернистость – в 5,3 раза, всхожесть – в 5,4 раза, а кроме того, и энергия прорастания – в 3,3 раза. Полученные данные подтверждают имеющиеся в литературе указания [Истратова, 1964, Шкутко, 1974; Щепотьев, 1982] о повышении качества семян при искусственном опылении псевдотсуги и о ее преимущественной перекрестноопыляемости.

Таблица 12

Качество семян *R. menziesii* при искусственном опылении шишек

№ дерева	Вариант	Способ опыления	Масса 1000 шт., г	Полно зрелность, %	Энергия прорастания, %	Всхожесть семян, %
15-Уфа	I	Самоопыление	6,9	8,3	3,7	7
17-Уфа	I	Самоопыление	6,1	13,0	7,5	12,7
4-Уфа	I	Самоопыление	6,4	6,8	6,5	6,8
16-Уфа	I	Самоопыление	6,8	10,3	4,0	9,5
	<i>Средние</i>		6,5	9,6	5,9	9,0
15-Уфа	Контроль	Свободное опыление	8,4	25,5	7,7	21,8
17-Уфа	Контроль	Свободное опыление	7,1	27,3	7,5	27,0
4-Уфа	Контроль	Свободное опыление	8,4	33,8	30,8	33,8
16-Уфа	Контроль	Свободное опыление	7,5	21,3	6,0	19,5
	<i>Средние</i>		7,8	27,0	13,0	25,5
15-Уфа	II	Смесью пыльцы	9,0	41,5	27,2	40,8
17-Уфа	II	Смесью пыльцы	9,1	60,3	11,5	56,3
	<i>Средние</i>		9,0	50,9	19,3	48,5

3.2. ПРЕГЕНЕРАТИВНЫЙ (ВИРГИНИЛЬНЫЙ) ПЕРИОД

Начальные этапы онтогенеза *Pseudotsuga menziesii*

Прегенеративный период начинается от прорастания семени до начала формирования генеративных структур [Загольнова и др., 1988]. Начальные фазы онтогенеза псевдотсуги Мензиса наблюдались на сеянцах, выращенных из семян деревьев 10-Уфа и 1-Окт в контролируемых условиях (почва, регулярный полив, затенение, прополка) – в посевных ящиках в вегетационном домике (опытная культура), а также на сеянцах, отобранных с площади естественного возобновления в г. Октябрьском (в сформировавшейся здесь интродукционной популяции; см. далее и раздел 5.2). Посев семян произведен 17 мая 2006 г. Первые всходы (10-Уфа) появились 25 мая, то есть на 8-й день после посева, 1-Окт – 27 мая, или на 10-й день; массовое всходы в обоих случаях появились 29 мая.

По ключевым признакам морфогенеза были выделены возрастные состояния проростков (р), ювенильных (j), имматурных (im_1 , im_2 , im_3) и виргинильных (v_1) растений.

Проростки (pl) – возрастное состояние от прорастания семени до отмирания семядолей. Продолжительность возрастного состояния проростков псевдотсуги Мензиса составляет 1–2 года.

Выход проростков на поверхность с выносом кожуры семени в среднем происходит на 7 день (1 июня) после начала прорастания, а сброс оболочки семени с семядолей и развертывание семядолей в среднем на 9 день (3 июня). Гипокотиль при появлении сеянцев желтовато-зеленого цвета, затем постепенно приобретает красноватую окраску, начиная изменять цвет от основания сеянца по направлению к семядолям, после полного одревеснения становится темно-коричневым. Семядоли в количестве 6–8 шт., в среднем 18,8 мм длины, цвет семядольной хвои сеянцев – ярко зеленый (табл. 13, рис. 16).

Рост настоящей хвои в среднем начинается на 12 день (6 июня) и продолжается до формирования зимней почки и одревеснения эпикотиля – в среднем на 106 день (11 сентяб-

ря). Цвет настоящей хвои — чуть светлее семядольной; хвоя плоская, гладкая, блестящая, без опушения. Зимняя почка заостренная, кольеобразной формы, ярко-коричневого цвета, без опушения (гладкая), блестящая (табл. 14, см. рис. 16).

Таблица 13

Размерные параметры проростков *P. menziesii*

Вариант	Гипокотиль, мм	Эпикотиль, мм	Высота ссянца, мм	Длина семядолей, мм	Количество семядолей, шт.
10-Уфа	18,0±0,69***	24,6±1,32**	42,6±1,64	19,1±0,46	6,9±0,18
1-Окт	14,0±0,41***	31,5±1,75**	45,6±1,45	18,4±0,28	7,2±0,12
М	16,0±2,01	28,05±3,45	44,1±1,50	18,8±0,35	7,1±0,15

Примечание. ** — различия достоверны на 0,01%-м уровне значимости по t-критерию Стьюдента, *** — на 0,001%-м уровне значимости.

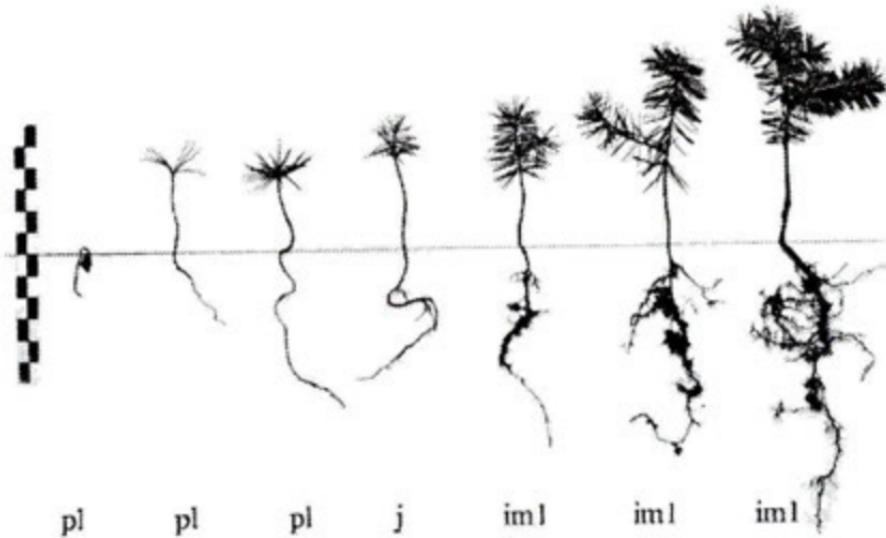


Рис. 16. Сеянцы *P. menziesii* на начальных стадиях онтогенеза (возрастные состояния pl — im₁)

Эпикотилярная часть сеянца к концу вегетационного сезона в среднем достигает 2,8 см длины, у части сеянцев на ней формируются 1–2 почки. Общая высота растений 4,3–4,6 см. Одревеснение подсемядольного колена происходит

раньше одревеснения эпикотиля — на 71–72 день (5–6 августа). Период вегетации (от начала прорастания до формирования зимней почки) сеянцев псевдотсуги Мензиса первого года составляет в среднем 106 дней (см. табл. 14). Средние размерные показатели сеянцев представлены в табл. 13. Существенные статистические различия между сеянцами двух деревьев выявлены по длине гипокотиля на 0,001% уровне значимости (у проростков в варианте 10-Уфа гипокотиль длиннее). Эпикотиль в варианте 1-Окт в среднем равен 31,5 мм, в варианте 10-Уфа — 24,5 мм, различия средних достоверны на 0,01% уровне значимости.

Таблица 14

Особенности морфогенеза проростков *P. menziesii*

Стадии онтогенеза	10-Уфа	1-Окт	Средние значения
Начало прорастания	29.05±0,2	29.05±0,1	29.05±0,2
Вынос семядолей	01.06±0,2*	01.06±0,2*	01.06±0,1
Разворачивание семядолей	03.06±0,2*	04.06±0,3*	03.06±0,5
Начало роста хвои	09.06±0,5**	07.06±0,3**	08.06±1,0
Одревеснение гипокотиля	04.07±0,2	04.07±0,4	04.07±0,1
Одревеснение эпикотиля	7.08±1,0*	05.08±0,7*	06.08±1,0
Формирование зимней почки	11.09±0,3	12.09±0,3	11.09±0,6
Период вегетации, дней	105±0,3	106±0,3	105±0,6

Причина. * — различия достоверны на 0,01% уровне значимости по критерию Вилкоксона; ** — на 0,01% уровне значимости по t-критерию Стьюдента.

На второй год у сеянцев происходит рост верхушечной почки и формируется прирост длиной до 2,6–3,6 см. Высота растений 6,9–8,2 см (табл. 15 и 16, см. рис. 16). Закладываются 1–2 почки на приросте последнего порядка. Начинается ветвление главного корня, появляются немногочисленные корни 2-го порядка, на которых у части сеянцев формируется экзотрофная микориза.

Сеянцы еще сохраняют семядоли, теряя их в течение вегетационного сезона. К концу вегетации 2-го года жизни сеянцы теряют семядоли и переходят в ювенильное возрастное состояние. Часть сеянцев формируют побеги 2-го порядка и из возрастного состояния проростков сразу же, минуя юве-

нильное возрастное состояние, переходят в имматурное возрастное состояние. Это наблюдается только у сеянцев, выращиваемых в опытной культуре: 20% у сеянцев, выращенных из семян дерева 1-Окт и 12% – 10-Уфа (табл. 17).

Таблица 15

Прирост сеянцев *Pseudotsuga menziesii*, *Picea obovata* и *Abies sibirica* в возрасте 2–5 лет

Вариант	Прирост в возрасте:							
	2 года	P-C	3 года	P-C	4 года	P-C	5 лет	P-C
1-Окт	3,6±0,20	a	3,0±0,16	a	1,9±0,10	a	5,2±0,35	a
10-Уфа	2,6±0,17	b	1,4±0,21	b	1,4±0,21	b	3,9±0,58	ab
Ель	2,5±0,49	bc	2,1±0,22	c	2,8±0,23	c	2,4±0,23	bc
Пихта	1,8±0,21	cd	1,1±0,17	bd	1,3±0,19	bd	1,6±0,19	d

Примечание. Р-С – различие-сходство: средние значения, имеющие одни и те же буквы в буквенно-формуле, не различаются по t-критерию при $p=0,05$.

Ювенильное возрастное состояние (j) – от отмирания семядолей до начала ветвления (появления побегов 2-го порядка). Продолжительность этого возрастного состояния у псевдотсуги – 1–2 года. У большей части сеянцев ювенильное возрастное состояние выпадает (или они проходят его в состоянии зимнего покоя). С начала вегетации 3-го года жизни сеянцы формируют побеги второго порядка и переходят в начальное имматурное возрастное состояние (im_1): сеянцы, выращиваемые в опытной культуре, – 100% (1-Окт) и 80% (10-Уфа).

У самосева в условиях естественного возобновления (в интродукционной популяции) на 3-й год жизни 44,7% сеянцев находятся в ювенильном возрастном состоянии. В 5-летнем возрасте до 8% сеянцев, выращиваемых в опытной культуре (10-Уфа) и до 1,8% сеянцев в условиях естественного возобновления, остаются в ювенильном возрастном состоянии (табл. 18). У остающихся в ювенильном возрастном состоянии сеянцев происходит ежегодное нарастание осевого побега, рост главного корня и формирование последующих порядков ветвления корня. Как правило, каждому году соответствует новый порядок ветвления корня.

Таблица 16

Высота сеянцев *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies* и *Abies sibirica* в возрасте 1–5 лет в опытной культуре

Вариант	1 год	P-C	2 года		P-C		3 года		P-C		4 года		P-C		5 лет		P-C			
			a	8,2±0,34	a	11,2±0,44	a	13,1±0,47	a	18,3±0,68	a	b	9,6±0,56	b	13,5±1,1	b	bc	10,1±0,78	bc	12,5±0,93
1-Окт	4,6±0,22		ab	6,9±0,27	b	8,2±0,42	b	9,6±0,56	b	13,5±1,1	b	c	5,2±0,51	c	7,3±0,62	bc	10,1±0,78	bc	12,5±0,93	bc
10-Уфа	4,3±0,18		cd	4,3±0,24	cd	5,5±0,30	d	6,8±0,42	d	8,4±0,54	d									
Ель	2,7±0,14																			
Пихта	2,6±0,09																			

Примечание. Р - различие-сходство: средние значения, имеющие одинаковые буквы в буквенной формуле, не различаются по t-критерию при $p=0,05$.

Таблица 17

Особенности морфогенеза *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies* и *Abies sibirica* в возрасте 1–5 лет

Возраст, лет	Рост осевого побега, %			Ветвление 2-го порядка, %			Ветвление 3-го порядка, %			Пихта		
	1-Окт	10-Уфа	Ель	Пихта	1-Окт	10-Уфа	Ель	Пихта	1-Окт	10-Уфа	Ель	
1	100	100	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	100	100	100	100	20	12	7	0	0	0	0	0
3	100	100	100	100	100	80	60	0	0	0	0	0
4	100	100	100	100	100	88	87	9	12	0	0	0
5	100	100	100	100	100	92	100	36	16	0	7	0

Примечание. Объем выборки: 1-Окт и 10-Уфа – по 25 экз., Ель – 15 экз., Пихта – 11 экз.

Распределение сеянцев *P. menziesii* естественного возобновления по возрастным состояниям в каждом календарном возрасте

Возраст, лет	Кол-во, экз.	Возрастное состояние, %			
		pl	j	im ₁	im ₂
1	37	100	-	-	-
2	33	100	-	-	-
3	47	-	44,7	55,3	-
4	122	-	2,4	97,6	-
5	54	-	1,8	98,2	-
6	12	-	-	83,3	16,7
7	21	-	-	85,7	14,3
8	23	-	-	60,9	39,1
9	23	-	-	34,8	65,2
10	18	-	-	55,6	44,4
11-13	22	-	-	27,3	72,7
Всего	412				

Начальное имматурное возрастное состояние (im₁) — от начала ветвления (появление побегов 2-го порядка) до формирования побегов 3-го порядка. Продолжительность этого возрастного состояния у псевдотусги — 2–10 лет.

У большей части сеянцев это возрастное состояние наступает на 3-м году жизни. В опытной культуре сеянцы достигают высоты 8,2–11,2 см, в условиях естественного возобновления 7,1 см (табл. 19, см. также табл. 16 и рис. 16). У самосева в условиях естественного возобновления на 3-й год жизни 55,3% сеянцев переходят в имматурное возрастное состояние (см. табл. 18). В этом возрастном состоянии происходит ежегодное нарастание основного осевого и боковых осевых побегов, рост главного корня и формирование последующих порядков ветвления корня, наблюдается более интенсивное развитие экзотрофной микоризы.

Большая часть сеянцев, выращиваемых в опытной культуре, по крайней мере, до 6-летнего возраста остается в этом возрастном состоянии: 84% (1-Окт) и 100% (10-Уфа). У самосева в условиях естественного возобновления на 11–13-й годы жизни 27,3% сеянцев остаются в этом возрастном состоянии.

Промежуточное имматурное возрастное состояние (*im₃*) – от начала формирования побегов 3-го порядка до формирования побегов 4-го порядка.

У наиболее развитых растений в опытной культуре это возрастное состояние наступает на 4-м году жизни (до 12% у сеянцев, выращиваемых из семян 1-Окт), у самосева в условиях естественного возобновления – на 6-й год (у 16,7% растений; см. табл. 17 и 18). Четырехлетние сеянцы в опытной культуре достигают высоты 9,6–13,0 см, в условиях естественного возобновления – 9,4 см (см. табл. 16 и 19). С 4–5-летнего возраста у сеянцев в опытной культуре и при естественном возобновлении наблюдается образование 1–2 побегов из почек, сформировавшихся в нижней эпикотильной части растения.

В целом анализ роста и развития псевдотусги в условиях опытной культуры за 5 лет наблюдений показал, что сеянцы, выращиваемые из семян, собранных в насаждении г. Октябрьского, начиная со второго года жизни по всем показателям (высоте, ежегодным приростам, начальным темпам онтогенеза) опережают сеянцы, выращиваемые из семян, собранных в Уфе (см. табл. 15–17). Различия средних значений признаков по всем годам, кроме приростов последних двух лет (4 и 5-й год жизни), высоко значимы. Эти различия обусловлены более высоким качеством семян из насаждения в г. Октябрьском (см. раздел 3.1). По данным однофакторного дисперсионного анализа выявлено достоверное влияние условий года (температуры и осадков) на рост сеянцев псевдотусги в течение 5 лет в опытной культуре ($F=20,9$, при $p<0,01$), т.е. в период развития от проростков до промежуточного имматурного возрастного состояния.

Конечное имматурное возрастное состояние (*im₃*) – от начала формирования побегов 4-го порядка до формирования побегов 5-го порядка. Растения этого и последующего возрастных состояний наблюдались в грядах питомника в г. Октябрьском, куда они были пересажены с площади естественного возобновления псевдотусги (рис. 17).

Растения этого возрастного состояния характеризуются как появлением новых морфоструктур (ветвление 4-го порядка), так и увеличением прироста по диаметру и длине побегов,

Морфопараметры и особенности морфогенеза сеянцев *P. menziesii* естественного возобновления

Возраст, лет	Объем выборки, экз.	Длина корня, см	Высота, см	Диаметр у корневой шейки, см	Длина прироста, см	Число побегов 2-го порядка	Число побегов 3-го порядка
1	37	7,9±0,21	3,7±0,08	0,07±0,001	1,3±0,04	0	0
2	33	11,5±0,16	4,9±0,09	0,08±0,002	1,7±0,04	0	0
3	47	12,7±0,13	7,1±0,12	0,1±0,002	1,9±0,05	0,6±0,08	0
4	54	12,8±0,1	9,4±0,11	0,11±0,001	2,2±0,05	1,4±0,06	0
5	54	13,0±0,11	11,8±0,3	0,13±0,004	2,4±0,06	2,4±0,15	0
6	12	11,3±0,92	16,9±0,78	0,18±0,01	2,6±0,21	4,5±0,51	0,25±0,18
7	21	12,1±0,5	18,4±0,6	0,2±0,01	2,6±0,17	5,1±0,3	0,33±0,18
8	23	12,3±0,4	20,6±0,7	0,2±0,01	2,7±0,19	7,6±0,6	1,0±0,3
9	23	13,0±0,6	23,8±0,6	0,3±0,01	2,6±0,22	11,2±1,0	2,3±0,5
10	18	13,2±0,6	24,7±1,0	0,3±0,02	3,1±0,4	11,1±1,3	2,3±0,8
11-13	22	12,4±0,6	26,8±0,8	0,3±0,02	59,7	51,2	149,0
Всего	412	-	-	-	40,6	43,5	98,3

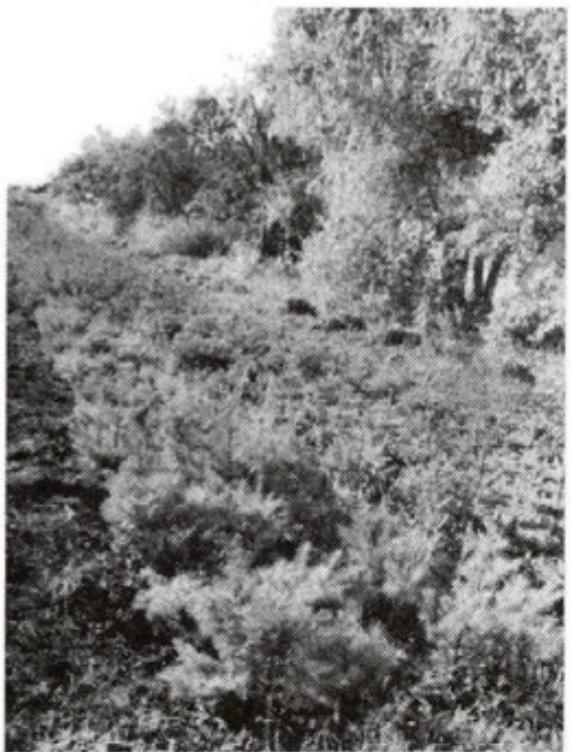


Рис. 17. Растения *P. menziesii* (на переднем плане) промежуточного и конечного имматурного возрастного состояния (im_2 и im_3) в грядах питомника в г. Октябрьском

приобретают узконусовидную форму кроны. Высота растений 1,1–2,3 м, приросты осевого побега 30–40 см, возраст растений 15–22 года. Формирования придаточных корней в нижней гипокотильной части сеянцев, характерного для темнохвойных автохтонных видов (ели сибирской и пихты сибирской), произрастающих в условиях сильного фитоценотического давления и обильного опада [Серебряков, 1962; Мартынов и др., 2002; Кулагин и др., 2006; Давыдовичев, Кулагин, 2009], у псевдотсуги нами не отмечено.

формированием кроны, приобретающей широконусовидную форму. Высота растений 0,4–1,0 м, приросты осевого побега 7–20 см, возраст растений 15–22 года.

Начальное виргинильное возрастное состояние (v_1) – начало формирования побегов 5-го порядка.

Растения этого возрастного состояния характеризуются как появлением новых морфоструктур (ветвление 5-го порядка), так и резким увеличением прироста по диаметру и длине побегов. Из-за интенсивного опережающего роста центрального осевого побега, растения

Сравнительная характеристика начальных этапов онтогенеза *Pseudotsuga menziesii*, *Picea obovata* и *Abies sibirica* в опытной культуре

Сравнение онтогенеза сеянцев псевдотсуги Мензиса и близких в систематическом отношении автохтонных темнохвойных видов *Picea obovata* и *Abies sibirica* проводилось в одинаковых по почвенному субстрату, влагообеспеченности и освещенности условиях. Сеянцы псевдотсуги и ели заметно пре-восходят по темпам развития сеянцы пихты. Это относится как к размерным характеристикам (высота, приросты, диаметр стволика), так и к темпам онтогенеза (рис. 18, табл. 20, см. также табл. 15–17).

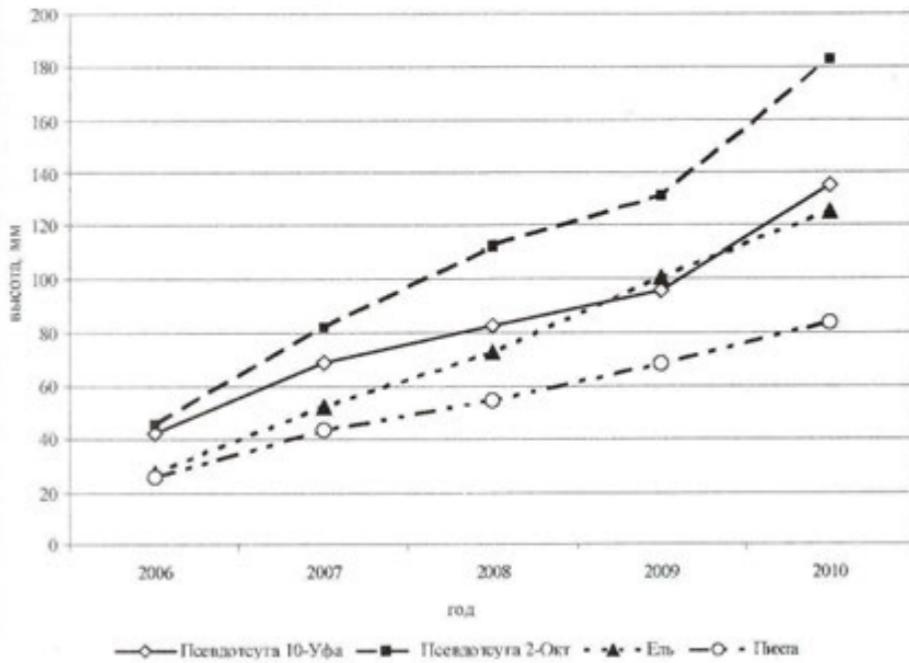


Рис. 18. Высота 1–5-летних сеянцев *Pseudotsuga menziesii*, *Picea obovata* и *Abies sibirica* (по данным табл. 15 и 16)

Сравнение псевдотсуги, выращенной из семян, собранных в Уфе, с елью показывает, что если на 3 и 4 году жизни псевдотсуга уступала ели по показателю ежегодного прироста, то

к 5-летнему возрасту приросты выравнивались и различия становились статистически недостоверными (см. табл. 15, 16 и 20, рис. 18).

Таблица 20

Диаметр стволика 5-летних сеянцев *Pseudotsuga menziesii*,
Picea obovata и *Abies sibirica*

Сеянцы	Диаметр, мм	Различие-сходство*
1-Окт	2,8±0,13	a
10-Уфа	2,3±0,16	b
Ель	2,0±0,13	bc
Пихта	1,7±0,08	cd

Примечание. * — средние значения, имеющие одни и те же буквы в буквенной формуле, не различаются по t-критерию при $p = 0,05$.

По высоте сеянцев псевдотсуга в первые два года жизни опережала ель, но с 3-го года показатели выровнялись, и в последующие три года существенно не различались; сравнение диаметров стволиков у 5-летних сеянцев также показало отсутствие существенных различий. По этим же размерным показателям псевдотсуга, выращенная из семян, собранных в Октябрьском, значительно превышала ель. Как было показано выше (см. табл. 17), по темпам онтогенеза сеянцы псевдотсуги «уфимского» происхождения несколько уступают ели, а «октябрьского» — опережают. Таким образом, псевдотсуга Мензиса по росту и по темпам развития на начальных этапах онтогенеза сопоставима с елью сибирской и превосходит в этом отношении пихту сибирскую.

**Особенности начальных этапов онтогенеза
Pseudotsuga menziesii в опытной культуре
и при естественном возобновлении**

Анализ роста и развития сеянцев псевдотсуги в возрасте 1–5 лет при естественном возобновлении в насаждении г. Октябрьского и сеянцев, выращиваемых из семян, собранных в том же насаждении, показал, что сеянцы, выращиваемые в опытной культуре, имеют преимущества по высоте, годовым приростам и диаметру стволика (табл. 21).

Таблица 21

Сравнительная характеристика морфопараметров *P. menziesii* в опытной культуре и при естественном возобновлении в возрасте 1–5 лет

Возраст, лет	В опытной культуре	При естественном возобновлении	
		Высота, см	
1	4,6±0,22	3,7±0,08	
2	8,2±0,34	4,9±0,09	
3	11,2±0,44	7,1±0,12	
4	13,1±0,47	9,4±0,11	
5	18,3±0,68	11,8±0,3	
Диаметр у корневой шейки, см			
1	-	0,07±0,001	
2	-	0,08±0,002	
3	-	0,1±0,002	
4	-	0,11±0,001	
5	2,8±0,13	0,13±0,004	
Длина прироста, см			
1	2,5±0,13	1,3±0,04	
2	3,6±0,20	1,7±0,04	
3	3,0±0,16	1,9±0,05	
4	1,9±0,10	2,2±0,05	
5	5,2±0,35	2,4±0,06	
Число побегов 2-го порядка			
1	0	0	
2	0,3±0,11	0	
3	2,0±0,23	0,6±0,08	
4	3,8±0,33	1,4±0,06	
5	6,2±0,50	2,4±0,15	
Число побегов 3-го порядка			
1	0	0	
2	0	0	
3	0	0	
4	0,2±0,09	0	
5	0,2±0,10	0	

Переход в начальное имматурное возрастное состояние (im_1) у сеянцев в опытной культуре происходит уже на 2-м году жизни, в промежуточное имматурное возрастное состояние (im_2) — на 4-м году (у естественно растущих сеянцев на 3-й и на 6-й год соответственно). Следовательно, по темпам онтогенеза также имеет место опережение развития сеянцев в опытной культуре.

Возрастная структура интродукционной популяции

Растения-интродуценты, дающие самосев в новых агроклиматических условиях, способны формировать так называемые интродукционные популяции [Заугольнова и др., 1988; Вафин, Путенихин, 2003]. Для определения возрастной структуры интродукционной популяции псевдотсуги Мензиса были использованы данные учета на 55 учетных площадках, заложенных в наиболее плотном по характеру размещения самосева участке популяционного поля. Общее количество учтенных растений составило 637 экз. Наиболее многочисленна группа растений 1–2-летнего возраста, составляющая более половины (52,8%) всех учтенных растений. Доля участия растений больших возрастов постепенно снижается, хотя и неравномерно (табл. 22).

Таблица 22

Количество самосева интродукционной популяции *P. menziesii*
по календарному возрасту

Возраст, лет	Количество, экз.	% к общему количеству	Количество в пересчете на площадь популяционного поля, экз.
1	175,0	27,5	13797
2	161,0	25,3	12693
3	68,0	10,7	5361
4	24,0	3,8	1892
5	32,0	5,0	2523
6	43,0	6,7	3390
7	62,0	9,7	4888
8	42,0	6,6	3311
9	18,0	2,8	1419
10	10,0	1,6	788
11-13	2	0,3	157
Сумма	637	100	50218

Для составления возрастного спектра популяции [Ценопопуляции растений, 1976] были использованы данные по выборке из 412 растений, для которых, помимо возраста, были определены возрастные состояния (от проростков до промежуточного имматурного возрастного состояния) по каждому календарному возрасту (см. табл. 18). Данные по соотноше-

нию сеянцев каждого возрастного состояния были интерплированы на количество сеянцев определенного календарного возраста по данным учета на 55 учетных площадках (табл. 23).

Таблица 23

Количество растений интродукционной популяции *P. menziesii* по возрастным состояниям в каждом календарном возрасте

Возраст, лет	Коли-чество, экз.	Возрастное состояние, экз.						
		pl	j	im ₁	im ₂	im ₃	v ₁	g ₁
1	175,0	336	-	-	-	-	-	-
2	161,0		-	-	-	-	-	-
3	68,0	-	30,39	37,6	-	-	-	-
4	24,0	-	0,576	23,4	-	-	-	-
5	32,0	-	0,576	31,4	-	-	-	-
6	43,0	-	-	35,8	7,18	-	-	-
7	62,0	-	-	53,1	8,87	-	-	-
8	42,0	-	-	25,58	16,4	-	-	-
9	18,0	-	-	6,26	11,73	-	-	-
10	10,0	-	-	5,56	4,44	-	-	-
11-13	2	-	-	0,546	1,45	-	-	-
Всего на учетных площадках, экз.	637	336	31,54	219,25	50,07	-	-	-
15-22	441*	-	-	-	-	441*	-	-
15-22	47*	-	-	-	-	-	47*	-
50	134*	-	-	-	-	-	-	134*
Всего в пересчете на популяционное поле, экз.	50828	26490	2487	17282	3947	441*	47*	134*

Причесание. * абсолютные значения.

Растения конечного имматурного возрастного состояния (im_3) и начального виргинильного состояния (v_1) наблюдались вне площади естественного возобновления псевдотусги в г. Октябрьском. Это связано с тем обстоятельством, что растения, вероятно, в 10–17-летнем возрасте были изъяты с площади естественного возобновления и высажены в отдельные гряды в том же питомнике.

Пересаженные растения, несомненно, находились в течение ряда лет в более благоприятных условиях произрастания,

главным образом, из-за лучшего режима освещенности. Однако эти растения следует считать частью интродукционной популяции, т.е. они могут быть использованы для ее характеристики. В возрастном состоянии $i m_3$ находятся растения в возрасте 15–22 лет в количестве 441 экз., что составляет 0,9% от общего числа всех растений интродукционной популяции в г. Октябрьском (включая растения маточного насаждения). В возрастном состоянии v_1 находятся растения в возрасте 15–22 лет в количестве 47 экз., что составляет 0,1% от общего числа всех растений.

Возрастной спектр популяции псевдотсуги Мензиса будет неполным без учета растений маточного насаждения (площадь – 371,42 м²) числом в 134 экземпляра и в возрасте 50 лет (2009 год).

О приблизительном возрасте вступления маточных растений в генеративное возрастное состояние можно судить по данным о возрасте начала плодоношения растений псевдотсуги в Ботаническом саду г. Уфы (в среднем в 24-летнем возрасте, см. раздел 4.3). Следовательно, период плодоношения маточных растений псевдотсуги в г. Октябрьском может составлять к настоящему времени приблизительно 26 лет, в течение которых деревья находятся в возрастном состоянии молодых генеративных растений (g_1). Обобщенная характеристика интродукционной популяции псевдотсуги Мензиса по возрастному спектру представлена в табл. 24.

Спектр возрастных состояний интродукционной популяции по данным табл. 24 представлен на рис. 19. В спектре преобладают начальные возрастные состояния, что характерно как для формирующихся сообществ [Злобин, 1989], так и для большинства древесных растений [Заугольнова и др., 1988]. Незначительное число растений ювенильного возрастного состояния (j), вероятно, объясняется особенностями онтогенеза псевдотсуги, для которой характерно выпадение этого возрастного состояния у большей части нормально развивающихся сеянцев (как было сказано выше). В этом возрастном состоянии находятся ослабленные сеянцы, являющиеся резервом популяции, и которые способны занять более высокое положение при изменении фитоценотических условий.

Количество растений интродукционной популяции *P. menziesii*
по возрастным состояниям

Возрастное состояние	Количество растений на популяционном поле, экз.	% к общему количеству
pl	26490	52,1
j	2487	4,9
im ₁	17282	34,0
im ₂	3947	7,8
im ₃	441*	0,9
v ₁	47*	0,1
g ₁	134*	0,3
Всего	50828	100

Примечание. * — абсолютные значения.

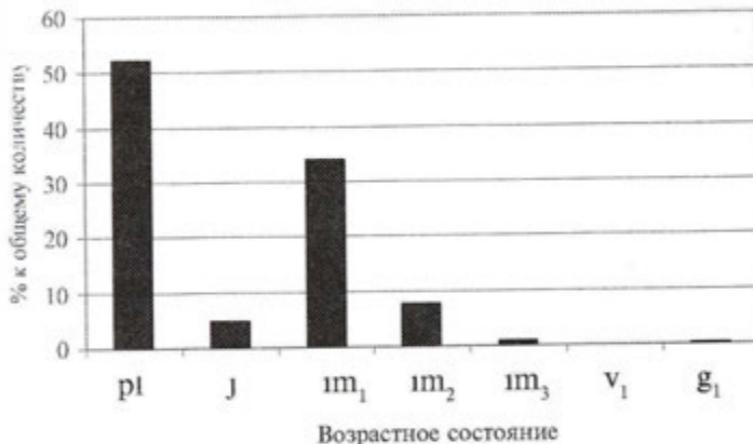


Рис. 19. Возрастной спектр интродукционной популяции *P. menziesii*

Отсутствие в спектре растений более зрелых градаций виргинского возрастного состояния и растений в генеративном возрастном состоянии объясняется молодостью интродукционной популяции. В целом интродукционную популяцию псевдотсуги Мензиса следует охарактеризовать как нормальную, неполночленную.

Виталитетная структура

Факторы, определяющие развитие сеянцев интродукционной популяции. Морфометрический подход позволяет определить взаимосвязи морфогенетических параметров, выявить комп-

Таблица 25

Обозначение морфопараметров, использованных при изучении сеянцев интродукционной популяции *P. menziesii*

№	Морфометрические параметры	Условные обозначения и расчетная формула	Размерность
Метрические параметры			
1	Общая фитомасса растения	W	г
2	Фитомасса листьев	W _L	г
3	Фитомасса отдельного листа	W _Л	г
4	Фитомасса стеблей	W _S	г
5	Фитомасса корней	W _{Rd}	г
6	Число листьев	N _L	шт
7	Общее число метамеров	N _M	шт
8	Общая длина метамеров	l _M	см
9	Длина одного метамера	l _M	см
10	Высота растения	H	см
11	Длина корня	h _{Rd}	см
12	Диаметр стебля	D	см
13	Длина прироста	l _{Pt}	см
14	Диаметр прироста	d _{Pt}	см
15	Длина охвоенной части стебля	h _L	см
16	Число боковых побегов	N _{bph}	шт
17	Общее число метамеров боковых побегов	N _{bM}	шт
18	Общая длина метамеров боковых побегов	l _{bM}	см
19	Длина одного метамера боковых побегов	l _{bM}	см
20	Общее число побегов 3-го порядка	N _{bph²}	шт
Аллометрические параметры			
21	Вес корней на единицу фитомассы	RWR = W _{Rd} /W	г/г
22	Вес стеблей на единицу фитомассы	SWR = W _S /W	г/г
23	Фотосинтетическое усилие (вес листьев на единицу фитомассы)	LWR = W _L /W	г/г
24	Отношение высоты растения к диаметру стебля	HDR = h/D	см/см
25	Относительный прирост по высоте	HWR = h/W	см/г

Примечание. * – по Ю.А. Злобину [1989] с дополнениями.

лекс факторов, детерминирующих развитие растений, оценить морфологическую целостность и статус особей, дать оценку жизненности (виталитета) популяции в целом [Злобин, 1989].

Таблица 26

Метрические и аллометрические морфопараметры сеянцев *P. menziesii*
по возрастным состояниям, использованные в факторном анализе

№	Морфопараметры сеянцев по возрастным состояниям			
	pl	j	im ₁	im ₂
N	70	25	264	53
1	h _{Rd}	h _{Rd}	h _{Rd}	h _{Rd}
2	h	h	h	h
3	d	d	d	d
4	l _{Pt}	l _{Pt}	l _{Pt}	l _{Pt}
5	h _L	h _L	h _L	h _L
6	h/d	h/d	h/d	h/d
7	h/W	h/W	h/W	h/W
8	d _{Pt}	d _{Pt}	d _{Pt}	d _{Pt}
9	W	W	W	W
10	W _{Rd}	W _{Rd}	W _{Rd}	W _{Rd}
11	W _S	W _S	W _S	W _S
12	W _L	W _L	W _L	W _L
13	W _{1L}	W _{1L}	W _{1L}	W _{1L}
14	N _L	N _L	N _L	N _L
15	W _{Rd} /W	W _{Rd} /W	W _{Rd} /W	W _{Rd} /W
16	W _L /W	W _L /W	W _L /W	W _L /W
17	W _S /W	W _S /W	W _S /W	W _S /W
18	N _M	N _M	N _M	N _M
19	I _M =11 _M	I _M =11 _M	I _M	I _M
20	-	-	I _M	I _M
21	-	-	N _{hpB}	N _{hpB}
22	-	-	N _{bM}	N _{bM}
23	-	-	I _{Mpb}	I _{Mpb}
24	-	-	I _{Mpb}	I _{Mpb}
25	-	-	-	N _{hpB2}

Примечание. N — объем выборки (экземпляров сеянцев). Расшифровка обозначений морфопараметров в табл. 25.

Для выявления факторов, определяющих морфогенез особей, были использованы метрические и аллометрические морфопараметры 412 сеянцев интродукционной популяции псев-

дотсуги, разделенные по возрастным состояниям (см. табл. 18). Использованные морфопараметры, на основе которых проведен факторный анализ, приведены в табл. 25 и 26.

Таблица 27

**Факторное решение по морфопараметрам сеянцев *P. menziesii*
для возрастного состояния проростков (pl)**

Морфопараметры	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
h_{Rd}	-0,91227*	0,164227	0,010445
h	-0,83909*	-0,372930	0,156222
d	-0,85477*	0,243973	0,282207
l_{Pr}	-0,77281*	-0,402781	-0,147104
h_L	-0,91735*	-0,231512	-0,090569
h/d	-0,17140	-0,787912*	-0,126235
h/W	0,87709*	-0,394787	-0,018151
d_{Pr}	-0,51000	0,236810	0,389559
W	-0,97362*	0,130453	0,061675
W_{Rd}	-0,89852*	0,352130	0,007204
W_S	-0,91384*	-0,013174	0,348009
W_L	-0,97987*	-0,069612	-0,022941
W_{L1}	-0,77356*	0,098967	0,147737
N_L	-0,85976*	-0,248625	-0,232768
W_{Rd}/W	0,10768	0,828497*	-0,271527
W_L/W	-0,54276	-0,552151	-0,314908
W_S/W	0,45054	-0,351631	0,744993*
N_M	-0,90041*	-0,033020	-0,043731
l_M	0,64380	-0,280330	0,213647
Собственные значения	11,38694	2,686380	1,278984
Вклад фактора	0,59931	0,141388	0,067315

П р и м е ч а н и е. * — достоверные факторные нагрузки со значениями, превышающими 0,7.

В факторном решении (табл. 27) по морфопараметрам сеянцев в возрастном состоянии проростков (pl) на первый фактор приходится почти 60% исходной общности, полнота факторизации равна 80%.

Высокий удельный вес первого фактора указывает на достаточно благоприятные эколого-фитоценотические условия для сеянцев этого возрастного состояния [Злобин, 1989]. Параметры, внесшие наибольший вклад в первый фактор (WL , W , hL , WS , hRd), характеризуют ростовые процессы, связанные с

общей фитомассой растений, значительную роль в которых играют параметры листьев, а также длина корня. Этот фактор может быть интерпретирован как «фактор роста и фотосинтетического усилия растений».

Во второй фактор наибольший вклад вносят аллометрические параметры (WRd/W , h/d), которые характеризуют соотношения надземной и подземной сферы растений, а также ростовые соотношения надземной части. Этот фактор может быть интерпретирован как «фактор гармонизации (стабилизации) процессов роста и структурных частей растений». В третий фактор наибольший вклад вносит аллометрический параметр WS/W , который характеризует соотношения в надземной части растений и может быть интерпретирован как «фактор гармонизации (стабилизации) процессов роста надземной сферы».

В факторном решении (табл. 28) по морфопараметрам сеянцев ювенильного возрастного состояния (j) на первый фактор приходится только 40% исходной общности. Низкий удельный вес первого фактора указывает на неблагоприятные эколого-фитоценотические условия для сеянцев этого возрастного состояния [Злобин, 1989]. Параметры, внесшие наибольший вклад в первый фактор (W , WL , $W1L$, WRd , d), характеризуют ростовые процессы, связанные с общей фитомассой растений и приростом по диаметру; значительную роль также играют параметры листьев и показатели, характеризующие развитие корневой системы. Этот фактор также может быть интерпретирован как «фактор роста и фотосинтетического усилия растений». Во второй фактор наибольший вклад вносят параметры h/d и h (см. табл. 25), следовательно, он может быть определен как «фактор гармонизации (стабилизации) процессов роста надземной части растений». В третий фактор наибольший вклад вносит параметр dPr , характеризующий рост по диаметру верхней осевой части растений, на которых закладываются новые точки роста, в том числе и приростов второго порядка — он может быть интерпретирован как «фактор будущих структурных изменений надземной сферы».

Обращает на себя внимание превалирование ростовых процессов «по горизонтали» (приросты по диаметру, развитие последующих порядков корней) над ростовыми процессами

«по вертикали» (длина корня, высота растений, приросты в высоту), что означает накопление растениями ассимилянтов и подготовку к значительным структурным изменениям в надземной части растений.

Таблица 28

**Факторное решение по морфопараметрам сеянцев *P. menziesii*
для ювенильного возрастного состояния (j)**

Морфопараметры	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
h_{rd}	-0,697478	-0,214618	-0,457747
h	-0,389728	0,839728*	0,144139
d	-0,794787*	0,010315	-0,419192
l_p	-0,632142	0,384957	0,380054
h_L	-0,626860	0,381946	0,502795
h/d	0,186107	0,872661*	0,201942
h/W	0,791645*	0,534116	-0,050272
d_p	-0,575345	0,176059	-0,672852
W	-0,965619*	-0,084553	-0,029057
W_{rd}	-0,811470*	-0,246711	-0,003074
W_s	-0,783013*	0,421362	-0,342312
W_L	-0,910090*	-0,179792	0,233218
W_{lL}	-0,866609*	-0,084634	0,032541
N_L	-0,511622	-0,030953	0,476829
WRd/W	0,153514	-0,340134	0,012214
W_L/W	-0,353281	-0,326603	0,492925
W_s/W	0,265056	0,659671	-0,540976
N_M	-0,564806	0,492493	-0,112233
l_M	0,035744	0,560392	0,345362
Собственные значения	7,638924	3,623323	2,367810
Вклад фактора	0,402049	0,190701	0,124622

П р и м е ч а н и е. * — достоверные факторные нагрузки со значениями, превышающими 0,7.

В факторном решении (табл. 29) по морфопараметрам сеянцев начального имматурного возрастного состояния (im_1) на первый фактор приходится 57% исходной общности. Достаточно высокий удельный вес первого фактора указывает на улучшение эколого-фитоценотические условия для сеянцев этого возрастного состояния [Злобин, 1989]. Параметры, внесшие наибольший вклад в первый фактор (W_s , W , l_M , W_L , l_{bM}), характеризуют ростовые процессы, связанные с общей фито-

массой растений. Изменение вектора основных параметров связано с образованием новых структур (побегов 2-го порядка). Этот фактор может быть интерпретирован как «фактор формирования новых структурных образований».

Таблица 29

**Факторное решение по морфопараметрам сеянцев *P. menziesii*
для начального имматурного возрастного состояния (i_{M_1})**

Морфопараметры	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
h_{Rd}	-0,04369	0,282682	-0,621570
h	-0,92952*	0,070407	0,259558
d	-0,88264*	-0,156408	-0,167532
l_{Pr}	-0,41278	0,636788	0,048753
h_L	-0,85227*	0,242130	0,178032
h/d	-0,30627	0,277180	0,720526*
h/W	0,88771*	0,022958	0,366005
d_{Pr}	-0,47318	0,226048	-0,327042
W	-0,97653*	0,041859	-0,126320
W_{Rd}	-0,90398*	0,023360	-0,257449
W_S	-0,98193*	-0,029706	0,007659
W_L	-0,96800*	0,076135	-0,102034
W_{I_L}	-0,42237	0,494849	-0,268736
N_L	-0,90523*	-0,086590	-0,028779
WRd/W	0,65713	-0,011149	-0,392884
W_L/W	-0,01783	0,467758	-0,004869
W_S/W	-0,60834	-0,352068	0,415512
N_M	-0,90349*	-0,350597	0,003999
l_M	-0,97453*	-0,085305	0,076693
II_M	-0,52772	0,650365	0,201732
N_{hyp}	-0,86717*	-0,396147	-0,027609
N_{ym}	-0,85376*	-0,447744	-0,064611
l_{ym}	-0,94318*	-0,196679	-0,044113
II_{ym}	-0,50412	0,692129	0,065109
Собственные значения	13,78863	2,734434	1,826435
Вклад фактора	0,57453	0,113935	0,076101

П р и м е ч а н и е. * — достоверные факторные нагрузки со значениями, превышающими 0,7.

Второй фактор в наибольшей степени определяется параметрами II_M и l_{Pr} , которые определенным образом связаны с заложением точек роста и последующим формированием но-

вых структур (осевого и боковых приростов). Данный фактор может быть интерпретирован как «фактор формирования новых структурных образований». В третий фактор наибольший вклад вносит параметр h/d , характеризующий соотношения линейных ростовых параметров надземной части, и поэтому он может интерпретироваться как «фактор гармонизации (стабилизации) процессов роста надземной части растений».

В факторном решении (табл. 30) по морфопараметрам сеянцев промежуточного имматурного возрастного состояния (im_2) на первый фактор приходится 52% исходной общности. Достаточно высокий удельный вес первого фактора указывает на неплохие эколого-фитоценотические условия для сеянцев данного возрастного состояния [Злобин, 1989]. Параметры, внесшие наибольший вклад в первый фактор (W, l_{bm}, l_m, W_L, W_s), характеризуют те же ростовые процессы, что и у растений предыдущего возрастного состояния. Поскольку образование новых побеговых структур (3-го порядка) не внесло существенных изменений в распределении основных или включение новых параметров, этот фактор может быть интерпретирован как «фактор роста новых структурных образований».

Второй фактор определяется параметрами W_{rd}/W и h/d , которые характеризуют соотношения надземной и подземной сферы растений, а также ростовые соотношения надземной части («фактор гармонизации (стабилизации) процессов роста и структурных частей растений»). В третий фактор наибольший вклад вносит параметр H_m , определенным образом связанный с заложением точек роста и последующим формированием новых структур (см. выше). Этот фактор интерпретируется как «фактор формирования новых структурных образований».

Таким образом, одним из факторов, определяющих начальные этапы онтогенеза сеянцев псевдотусги Мензиса во всех исследуемых возрастных состояниях (pl, j, im_1, im_2), является «фактор гармонизации (стабилизации) процессов роста и (или) структурных частей растений». Доминирующим фактором в состояниях проростков (pl) и ювенильных растений (j) является «фактор роста и фотосинтетического усилия растений». В ювенильном возрастном состояния (j) дополнительно

Факторное решение по морфопараметрам сеянцев *P. menziesii*
для промежуточного имматурного возрастного состояния (im_2)

Морфопараметры	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
h_{rd}	-0,48274	-0,245248	0,014171
h	-0,69659	0,508138	-0,015154
d	-0,82370*	-0,441869	-0,091797
l_{pr}	-0,67679	0,108593	0,222944
h_l	-0,67977	0,476147	-0,021594
h/d	0,41758	0,774786*	-0,057491
h/W	0,87988*	0,389393	-0,059446
d_{pr}	-0,63189	-0,187948	0,336634
W	-0,95553*	-0,136475	0,000260
W_{rd}	-0,81808*	-0,513441	0,036901
W_s	-0,93682*	0,003211	-0,005702
W_l	-0,94142*	0,092143	0,021761
W_{l1}	-0,44350	-0,144495	0,555357
N_t	-0,77851*	0,163101	-0,243590
W_{rd}/W	-0,04381	-0,905755*	0,034796
W_l/W	-0,24260	0,517782	0,091456
W_s/W	0,26008	0,486144	-0,151225
N_m	-0,87785*	0,047546	-0,440477
l_m	-0,94573*	0,176055	-0,182590
H_m	-0,59612	0,321560	0,611305
N_{bph}	-0,83741*	0,163901	-0,274696
N_{bph}^2	-0,69314	0,202948	0,192733
N_{bm}	-0,87306*	-0,005051	-0,438694
l_{bm}	-0,95024*	0,121783	-0,174910
H_{bm}	-0,57653	0,286693	0,571368
Собственные значения	13,14178	3,504165	1,844421
Вклад фактора	0,52567	0,140167	0,073777

П р и м е ч а н и е. * — достоверные факторные нагрузки со значениями, превышающими 0,7.

выделяется «фактор будущих структурных изменений надземной сферы» — на этой стадии происходит накопление растениями ассимилянтов и подготовка к значительным структурным изменениям в надземной части растений. В имматурном начальном (im_1) и промежуточном (im_2) возрастных состояниях доминирующими являются «факторы формирования и роста новых структурных образований», которые связаны с

процессами возникновения и развития новых порядков ветвления.

Виталитетная структура популяции. Для определения виталитетного типа интродукционной популяции по данным факторного анализа морфопараметров, детерминирующих рост и развитие растений (см. выше), были отобраны по 5 факторов, внесших наибольший вклад в факторные решения по отдельным возрастным состояниям (табл. 31).

Таблица 31

Факторы, внесшие наибольший вклад в факторное решение по возрастным состояниям

№	Возрастное состояние	Количество исходных переменных	Важнейшие факторы	Значимые нагрузки
1	pl	19	W_L, W, h_L, W_S, h_{Rd}	>0,9
2	j	19	$W, W_L, W_{L1}, h/d, h$	>0,8-0,9
3	im ₁	24	W_S, W, I_M, W_L, I_{BM}	>0,9
4	im ₂	25	W, I_{BM}, I_M, W_L, W_S	>0,9

Была проведена классификация значений морфопараметров по отобранным факторам посредством кластерного анализа методом k-средних с разделением их на 3 кластера (группы) по каждому возрастному состоянию. Полученные 3 группировки сеянцев с худшими, средними и наилучшими показателями морфопараметров, позволили разделить сеянцы на 3 класса виталитета: с, б, а (по каждому возрастному состоянию; табл. 32).

Таблица 32

Распределение сеянцев по классам виталитета в каждом возрастном состоянии

№	Возрастное состояние	Классы жизненности, экз.			N
		с	б	а	
1	pl	16	21	33	70
2	j	10	7	8	25
3	im ₁	188	45	31	264
4	im ₂	26	20	7	53
Всего по выборке		240	93	79	412

При мечани е. Здесь и в табл. 33: с – худший, б – средний, а – лучший классы виталитета.

Вычисленные значения критерия Q [Заугольнова, 1988; Злобин, 1989], дают оценку степени жизненности (виталитета) по каждому возрастному состоянию и по популяции (в исследуемых возрастных состояниях $pl-im_2$) в целом (табл. 33, рис. 20 и 21).

Таблица 33

Соотношение сеянцев интродукционной популяции *P. menziesii*
по классам виталитета

№	Возрастное состояние	Классы жизненности, частоты			$Q=\frac{1}{2}(a+b)$	Состояние
		с	б	а		
1	pl	0,23	0,3	0,47	0,38>c	процветающее
2	j	0,4	0,28	0,32	0,3<c	депрессивное
3	im ₁	0,71	0,17	0,12	0,14<c	депрессивное
4	im ₂	0,49	0,38	0,13	0,25<c	депрессивное
В среднем по популяции		0,46	0,28	0,26	0,27<c	депрессивное

Согласно литературным данным [Махатков, 1991], количественные показатели проростков (на примере пихты сибирской) не проявляют значительной зависимости от фитоценотических условий. С этим обстоятельством, вероятно, связано лучшее соотношение сеянцев со средними и наилучшими показателями морфопараметров к худшим у проростков (pl) псевдотсути Мензиса ($Q>c$). В ювенильном (j) и начальном имматурном возрастных состояниях (im_1) Q значительно меньше значений «с», что, вероятно, следовало бы трактовать как усиление фитоценотического давления на сеянцы этих возрастных состояний, связанное, в первую очередь, с конкуренцией за световые ресурсы и минеральное питание с подростом лиственных древесных и кустарниковых видов. В промежуточном имматурном возрастном состоянии (im_2) соотношение сеянцев со средними и наилучшими показателями морфопараметров к худшим, значительно возрастает, хотя и не достигает критических значений; тем не менее это указывает на улучшение состояния растений популяции в категории подроста (рис. 20, см. табл. 33).

В целом по интродукционной популяции $Q=0,27$, что меньше «с» (см. табл. 33 и рис. 21). Следовательно, интродукцион-

ная популяция псевдотсуги в возрастных состояниях $j-im_2$ и в целом (по исследованным возрастным состояниям $pl-im_2$) является депрессивной, что указывает на неблагоприятные эколого-фитоценотические условия для развития сеянцев псевдотсуги Мензиса, особенно в начальном имматурном (im_1) возрастном состоянии.

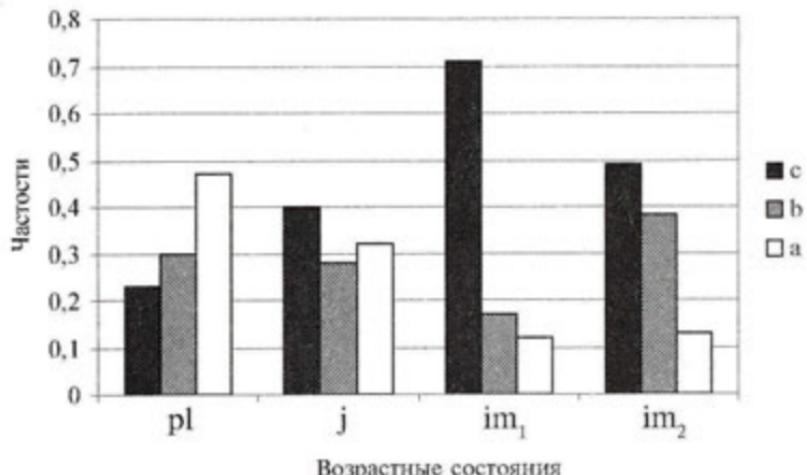


Рис. 20. Виталитетный спектр интродукционной популяции *P. menziesii*
по возрастным состояниям
(с – худший, б – средний, а – лучший классы виталитета)

Оценка виталитета на основе критерия Q, вероятно, не всегда адекватно отражает жизненный статус популяции, особенно при рассмотрении популяций древесных растений по возрастным состояниям, характеризующимся высокой поливариантностью по размерным параметрам морфогенеза (это связано с тем, что каждое возрастное состояние включает в себя растения разного календарного возраста). Например, в нашем случае растения начального имматурного возрастного состояния находятся в возрасте от 3 до 13 лет. Растения 3-летнего возраста с нормальным темпом онтогенеза будут включены в низший класс «с», а растения 11–13-летнего возраста с замедленным темпом онтогенеза, но с лучшими размерными характеристиками будут включены в высший класс «а». Поскольку более молодые растения составляют большую

часть этого возрастного состояния, то возрастное состояние и в конечном счете популяция в целом будут характеризоваться как депрессивные. Сомнения в адекватности оценки жизненности популяции по критерию Q высказывались в ряде работ [Заугольнова и др., 1988; Миркин, Наумова, 1998].

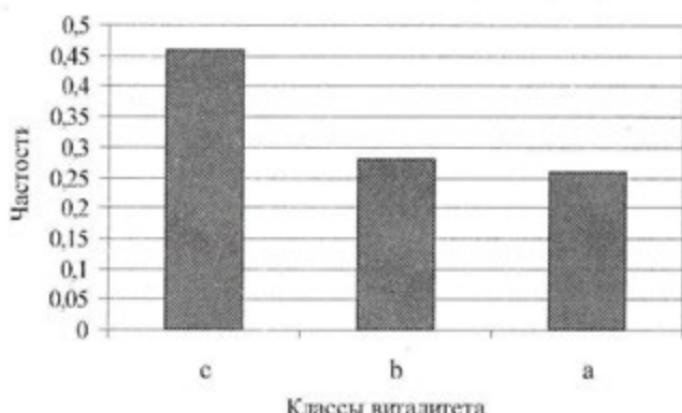


Рис. 21. Виталитетный спектр интродукционной популяции *P. menziesii*
(с – худший, б – средний, а – лучший классы виталитета)

Более объективную оценку жизненного состояния растений в каждом возрастном состоянии может дать индекс морфологической интеграции (I), отражающий целостность морфогенеза растений на основе количества корреляционных связей морфопараметров [Злобин, 1989].

$$I = B / \frac{(n^2 - n)}{2} \times 100,$$

где I – индекс морфологической интеграции, B – число статистически существенных морфологических корреляций на уровне существенности 99,95%, n – общее число измеренных параметров.

На основе корреляционных матриц, составленных по морфопараметрам сеянцев для факторного анализа, был вычислен индекс морфологической интеграции (I) для растений каждого возрастного состояния (табл. 34). Сравнительно высокий индекс I сеянцев в возрастном состоянии проростков (pl) свидетельствует не столько о благоприятных для растений условиях произрастания, сколько отражает большую не-

зависимость 1–2-летних сеянцев от условий произрастания, в первую очередь, большую толерантность к недостатку освещенности. У растений ювенильного возрастного состояния (*j*) значение индекса I резко падает, что свидетельствует о «раскоррелированности» признаков морфогенеза и о снижении жизнеспособности растений. В этом возрастном состоянии находятся отставшие в росте и развитии сеянцы, у которых происходят «горизонтальные» ростовые процессы, что, как уже обсуждалось, свидетельствует о накоплении растениями ассимилянтов и подготовке к значительным структурным изменениям.

У сеянцев, находящихся в начальном имматурном возрастном состоянии (*im₁*), значение индекса I значительно возрастает (см. табл. 34). Большую часть (75%) растений этого возрастного состояния составляют растения 3–5-летнего возраста с нормальными темпами онтогенеза и размерными параметрами, соответствующими возрасту растений, что и отражает количество значимых корреляционных связей их морфопараметров и индекс I.

Таблица 34

Индексы морфологической интеграции по возрастным состояниям сеянцев интродукционной популяции

№	Возрастное состояние	Количество переменных	Число статистически значимых корреляционных связей	Индекс морфологической интеграции I, %
1	pl	19	142	83
2	<i>j</i>	19	75	44
3	<i>im₁</i>	24	241	87
4	<i>im₂</i>	25	226	75

У сеянцев, находящихся в промежуточном имматурном возрастном состоянии (*im₂*), значение индекса I незначительно понижается (см. табл. 34). Большую часть (73%) составляют здесь растения 9–13-летнего возраста с несколько замедленными темпами онтогенеза (переход в это возрастное состояние начинается с 6-летнего возраста).

Таким образом, индекс I, базирующийся на интегрированности корреляционных связей морфопараметров, по срав-

нению с индексом Q, опирающимся на детерминирующий комплекс признаков (а это в основном размерные морфопараметры растений), дает более высокую оценку жизненности растений в возрастных состояниях im_1 и im_2 . Учитывая, на наш взгляд, более объективную оценку виталитета растений посредством индекса I, следует охарактеризовать жизненность проростков и растений начального и промежуточного имматурных возрастных состояниях, а также жизненность интродукционной популяции (в исследованных возрастных состояниях $pl-im_2$) в целом как высокую.

* * *

Средние значения основных показателей качества семян (масса 1000 шт. — 9,1 г, энергия прорастания — 17,7%, всхожесть — 34,1%, полнозернистость — 34,5%) *P. menziesii* в Башкирском Предуралье меньше, чем на родине вида в Северной Америке, но имеют примерно такие же или даже большие значения, чем в интродукционных пунктах России, Белоруссии и Прибалтики.

Качество семян в насаждении г. Октябрьского, исключая энергию прорастания, выше, чем в г. Уфе, что обусловлено лучшими для перекрестного опыления условиями: большим числом растений, вступивших в фазу плодоношения, более плотном стоянием деревьев в насаждении, а также, вероятно, более благоприятными климатическими условиями в период оплодотворения и развития семян в западной части Башкирского Предуралья. Энергия прорастания семян псевдотсуги уменьшается с увеличением периода нахождения растений в генеративной фазе развития, но в дальнейшем стабилизируется на низком уровне (около 6%). Установленную закономерность следует рассматривать как адаптивную реакцию интродуцируемых растений к новым более суровым условиям прорастания, способствующую сохранности проростков.

Семена псевдотсуги способны сохранять свои посевные качества в течение 2–3 лет. Всхожесть семян в зависимости от продолжительности хранения в значительной степени определяется индивидуальными особенностями отдельных де-

ревьев псевдотсуги. Показатель полнозернистости семян, объясняющий 90% изменчивости всхожести, может быть использован для предварительной оценки всхожести семян. Количество не проросших к концу срока учета всхожести семян к общему числу полнозернистых семян может быть мерой, характеризующей глубину органического покоя семян, оно изменяется от 0 до 42,1% у разных деревьев. Прослеживается определенная связь между количеством не проросших в установленные сроки семян и продолжительностью нахождения деревьев в генеративном возрастном состоянии.

Холодная стратификация оказывает влияние на сроки прорастания семян, сокращая на 3–8 дней начало их прорастания. На длительность прорастания семян как по семенам прошедшим стратификацию, так и по семенам без предварительной предпосевной подготовки, оказывают влияние индивидуальные особенности растений и особенности формирования семян в конкретные годы. Наилучшие результаты по грунтовой всхожести (26%) получены при посеве стратифицированных семян без какой-либо дополнительной предпосевной обработки.

При искусственном самоопылении по сравнению с контролем показатели качества семян снижаются, а при искусственном опылении смесью пыльцы те же показатели возрастают (в обоих случаях, исключая энергию прорастания), что подтверждает преимущественную перекрестноопыляемость псевдотсуги Мензиса.

Сеянцы, выращиваемые из семян, собранных в насаждении г. Октябрьского, начиная со второго года жизни по всем показателям (высоте, ежегодным приростам, начальным темпам онтогенеза) опережают сеянцы, выращиваемые из семян, собранных в г. Уфе, что объясняется более высоким качеством семян, формирующихся в насаждении. Псевдотсуга Мензиса на начальных этапах онтогенеза не уступает или даже превосходит ель сибирскую по росту и по темпам развития, а пихту сибирскую – опережает по тем же показателям. Сеянцы псевдотсуги Мензиса, выращиваемые в опытной культуре, превосходят по размерным параметрам и по темпам онтогенеза сеянцы, растущие в условиях естественного возобновления (в интродукционной популяции).

В возрастном спектре интродукционной популяции преобладают начальные возрастные состояния. Незначительное число растений ювенильного возрастного состояния (*j*) объясняется особенностями онтогенеза псевдотсуги, для которой характерно выпадение данного возрастного состояния у большей части нормально развивающихся сеянцев. Отсутствие в спектре растений более зрелых градаций виргинильного и генеративного возрастных состояний объясняется молодостью интродукционной популяции. В целом интродукционная популяция псевдотсуги Мензиса характеризуется как нормальная, неполночленная.

Для оценки виталитетной структуры интродукционной популяции в возрастных состояниях $pl - im_2$, были выявлены основные факторы, определяющие морфогенез сеянцев. При оценке степени жизненности (виталитета) критерием *Q*, опирающимся на детерминирующий комплекс признаков (это в основном размерные морфопараметры растений), интродукционная популяция псевдотсуги в целом является депрессивной. Индекс морфологической интеграции *I*, базирующийся на интегрированности корреляционных связей морфопараметров, дает более объективную оценку жизненности интродукционной популяции (в исследованных возрастных состояниях $pl-im_2$) и характеризует виталитет сеянцев как высокий.

Глава 4

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД У *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

4.1. СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ

Фенологические наблюдения являются одним из основных методов изучения сезонного ритма развития интродуцируемых растений [Методика фенологических наблюдений ..., 1975]. Фенологические наблюдения углубляют представление о биологии видов, дают возможность оценить степень интродукционной устойчивости и перспективы культивирования растений в новых условиях среды [Лапин, Сиднева, 1973; Зайцев, 1981].

Пыление и «цветение». Вегетация у псевдотсуги начинается с распускания генеративных почек. За 5 лет наблюдений только в 2005 г. у значительной части растений началу пыления предшествовала фенофаза «цветения». В остальные годы, в зависимости от индивидуальных особенностей деревьев, «цветение» следовало за фенофазой пыления или проходило в те же сроки (табл. 35, рис. 22 вкл.).

В среднем за период наблюдений фенофаза «цветение» наступает 9 мая, что совпадает с наступлением фенофазы «начало пыления», однако это усредненное значение связано только с гораздо более ранним прохождением фенофазы «начало цветения» в 2005 г. (см. табл. 35). Истинное соотношение по срокам начала этих фенологических фаз дают данные об их наступлении по годам (табл. 36).

Фенофаза «начало пыления» растягивается в среднем на 8 дней (с 5 по 13 мая у разных деревьев псевдотсуги, в среднем по всем деревьям — 9 мая). Продолжительность пыления 4–5 дней (в среднем заканчивается 13 мая). Фенофазы начала

Сезонный ритм развития *P. meleagris*

№	Начало вылупления	Конец вылупления	Начало разрасте- ния почек	Расту- щее канапе-	Начало роста побегов	Определен- ие цвето- цвет-	Полное созревание шишек	Рассе- нивание спары	Осеннее пожелтение хвоя	Опадение хвоя	Период вегетации, дней
1-Уфа	12.05±1.5	17.05±0.7	11.05±3.6	15.05±1.7	17.05±1.7	30.07±3.6	24.09±1.2	27.09±1.5	22.09±2.9	02.10±3.5	136±1.8
2-Уфа	12.05±1.8	16.05±1.2	12.05±3.1	15.05±1.8	17.05±1.8	29.07±2.8	23.09±1.7	26.09±1.8	22.09±2.9	02.10±3.5	135±2.7
3-Уфа	08.05±4.2	13.05±3.9	08.05±4.0	15.05±1.9	18.05±1.7	29.07±2.7	25.09±2.4	29.09±2.6	22.09±3.0	02.10±3.6	139±3.8
4-Уфа	13.05±1.2	17.05±0.9	08.05±4.2	16.05±1.9	18.05±2.0	29.07±3.2	24.09±1.7	27.09±1.6	23.09±3.0	04.10±4.5	137±1.9
5-Уфа	12.05±2.5	17.05±1.5	10.05±5.0	15.05±2.0	17.05±2.1	29.07±2.7	19.09±3.6	22.09±3.5	22.09±3.1	04.10±4.6	135±2.8
6-Уфа	11.05±3.0	15.05±2.5	06.05	15.05±1.6	17.05±1.6	31.07±3.1	23.09	22.09	21.09±3.1	04.10±4.6	134±3.0
7-Уфа	10.05±2.0	14.05±2.1	10.05±2.9	15.05±1.6	17.05±1.6	30.07±3.3	14.09±2.6	18.09±2.3	22.09±3.0	04.10±4.5	137±2.5
8-Уфа	12.05±2.5	16.05±2.5	06.05	15.05±1.7	18.05±1.5	29.07±2.8	12.09	14.09	21.09±3.0	04.10±4.5	134±3.0
9-Уфа	07.05±3.4	11.05±3.6	07.05±3.3	15.05±1.6	17.05±1.5	30.07±3.7	12.09±1.3	17.09±1.2	21.09±3.0	04.10±4.4	140±4.2
10-Уфа	07.05±5.6	11.05±5.6	05.05±5.0	14.05±2.0	16.05±1.9	29.07±3.0	27.09±1.0	30.09±1.5	22.09±2.8	04.10±4.4	138±4.2
11-Уфа	-	-	13.05±2.1	16.05±2.0	30.07±2.5	-	-	-	21.09±2.9	04.10±4.3	133±4.1
12-Уфа	12.05±1.5	17.05±0.6	13.05±2.3	15.05±1.8	17.05±1.7	29.07±2.5	17.09±5.0	20.09±4.8	22.09±3.0	04.10±4.3	136±3.0
13-Уфа	09.05±3.5	13.05±4.5	11.05±2.9	16.05±1.6	18.05±1.49	30.07±3.2	16.09±1.8	18.09±1.3	22.09±3.1	06.10±4.7	135±2.8
14-Уфа	-	-	15.05±1.4	17.05±1.6	03.08±3.9	-	-	-	22.09±3.1	04.10±4.3	131±3.5
15-Уфа	05.05±3.8	10.05±4.4	08.05±4.0	18.05±1.9	20.05±2.0	31.07±3.4	10.09±2.0	14.09±2.1	19.09±3.4	03.10±4.2	139±5.2
16-Уфа	05.05±5.1	09.05±5.2	07.05±5.1	15.05±1.7	18.05±1.6	31.07±3.4	12.09±0.9	15.09±0.9	21.09±3.0	04.10±4.4	140±5.6
17-Уфа	05.05±3.8	09.05±4.5	07.05±4.1	22.05±1.9	24.05±1.7	31.07±3.6	21.08±1.0	25.08±1.1	21.09±3.0	04.10±4.3	138±6.2
M	09.05±0.7	13.05±0.8	09.05±0.6	15.05±0.5	18.05±0.5	30.07±0.3	17.09±2.3	20.09±2.3	21.09±0.2	04.10±0.1	136±0.6

и окончания пыления тесно связаны корреляционными связями различной силы с последующими фенофазами, кроме фенофазы «пожелтение хвои» (табл. 37). Эти фенофазы у псевдотсуги Мензиса проходят в те же сроки, что и у ели сибирской и на 2 дня раньше, чем у пихты сибирской (табл. 38, 39, рис. 23 вкл.; см. также табл. 35). Статистически достоверных различий по этим фенофазам между видами нет.

Фенофаза «начало цветения» следует за фенофазой «начало пыления» и также растягивается в среднем на 8 дней (с 5 по 13 мая у разных деревьев псевдотсуги, в среднем по всем деревьям — 9 мая). Фенофазы тесно связаны корреляционными связями различной силы с последующими фенофазами, кроме фенофаз «созревание шишек» и «рассеивание семян» (см. табл. 37). Эта фенофаза у псевдотсуги Мензиса проходит на 3 дня раньше, чем у ели сибирской и пихты сибирской (см. табл. 35, 38, 39, рис. 23 вкл.). Различия средних между псевдотсугой и елью и пихтой статистически достоверны по t-критерию, при $p < 0,05\%$.

Сравнение с литературными данными показывает, что в Белоруссии фаза «цветения» наступает позже, чем в нашем регионе, — в среднем 12 мая [Сероглазова, Сироткин, 1986]. Однако в других интродукционных пунктах эта фенологическая фаза у псевдотсуги наступает раньше, чем у нас. В Литве начало «цветения» приходится на конец апреля [Навасайтис, 1967]. В Липецкой области средняя дата начала «цветения» 5 мая [Мисник, 1976]. Средние сроки начала «цветения» в Ростове-на-Дону — 26 апреля. В ГБС (г. Москва) пыление псевдотсуги Мензиса наступает только в первых числах июня (6 июня \pm 3 дня) и протекает в течение 5-7 дней [Плотникова и др., 2005], т.е. значительно позже, чем в Уфе (9 мая). Пыление псевдотсуги в г. Уфе составляет 5–6 дней, что значительно короче, чем в Батумском ботаническом саду (18–27 дней) [Цицвидзе, 1973] и Белоруссии (3–10 дней) [Шкутко, 1970].

Распускание почек и начало роста побегов. Фенологические фазы «начало распускания почек» и «начало роста побегов» (рис. 24 вкл.) наступают в среднем 15 и 18 мая и тесно связаны с ближайшими предыдущими и последующей фазой «одревеснение побегов» (см. табл. 35 и 37, рис. 22). Связь

Наступление фенологических фаз «начало цветения» и «начало цветения *P. menziesii* по годам

№ зерна	Начало цветения					Начало цветения		
	2005	2007	2008	2009	2010	2005	2007	2008
1-Уфа	10.05	15.05	-	11.05	-	04.05	16.05	-
2-Уфа	09.05	15.05	-	11.05	-	06.05	16.05	-
3-Уфа	11.05	15.05	26.04	11.05	-	04.05	16.05	29.04
4-Уфа	12.05	15.05	-	11.05	-	04.05	16.05	28.04
5-Уфа	09.05	14.05	-	-	-	05.05	15.05	-
6-Уфа	08.05	14.05	-	-	-	06.05	-	-
7-Уфа	09.05	14.05	-	12.05	05.05	04.05	15.05	-
8-Уфа	09.05	14.05	-	-	-	06.05	-	-
9-Уфа	09.05	15.05	25.04	11.05	04.05	03.05	15.05	28.04
10-Уфа	09.05	15.05	26.04	-	-	03.05	15.05	28.04
11-Уфа	-	-	-	-	-	-	-	-
12-Уфа	10.05	15.05	-	12.05	-	08.05	15.05	-
13-Уфа	-	-	-	12.05	05.05	06.05	16.05	-
14-Уфа	-	-	-	-	-	-	-	-
15-Уфа	08.05	12.05	21.04	11.05	04.05	06.05	17.05	24.04
16-Уфа	06.05	12.05	20.04	11.05	-	05.05	16.05	23.04
17-Уфа	06.05	12.05	21.04	11.05	-	05.05	17.05	24.04
М	09.05	14.05	23.04	11.05	04.05	05.05	16.05	26.04

Взаимосвязь фенологических фаз *P. tenuisii*

Фенофазы	Начало пыления	Начало "цветения"	Окончание пыления	Распустжение почек	Начало роста побегов	Одревесчение побегов	Пожелтение хвон	Опадение хвон	Созревание шишечек	Рассеивание семян
Начало пыления	-	0,86*	0,97*	0,72*	0,65*	0,51*	0,14	0,30*	0,43*	0,44*
Начало "цветения"	-	-	0,85*	0,74*	0,65*	0,44*	0,34*	0,51*	0,09	0,11
Окончание пыления	-	-	-	0,72*	0,65*	0,49*	0,15	0,29*	0,40*	0,41*
Распустжение почек	-	-	-	-	0,97*	0,58*	0,08	0,17	-0,04	-0,07
Начало роста побегов	-	-	-	-	-	0,61*	0,05	0,23*	-0,09	-0,12
Одревесчение побегов	-	-	-	-	-	-	-0,39*	0,16	0,02	-0,01
Пожелтение хвон	-	-	-	-	-	-	-	0,55*	0,06	0,04
Опадение хвон	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03	0,02
Созревание шишечек	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,97*
Рассеивание семян	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Приимечания. * — статистически достоверные при уровне значимости 0,01% ранговые коэффициенты корреляции Спирмена (*R*).

Сезонный ритм развития *Ricea oblongata*

№ дерева	Распустывание почек	Начало роста побегов	Начало цветения	Конец цветения	Начало "пастенки"	Одревеснение побегов	Созревание шишечек	Рассеивание семян	Осеннее поколение хвоя	Опадение хвоя	Период вегетации
1	10.05±2.4	13.05±2.5	-	-	06.05	23.07±2.4	25.08±2.4	29.08±2.1	22.09±4.3	02.10±4.2	136±4.3
2	11.05±2.6	14.05±2.2	-	-	-	23.07±2.7	-	-	22.09±4.1	02.10±4.2	134±4.1
3	10.05±2.5	13.05±2.3	08.05±2.9	12.05±2.7	09.05±3.6	24.07±2.9	11.09±1.5	16.09±1.0	22.09±4.1	03.10±4.2	136±4.3
4	10.05±2.3	13.05±2.4	08.05±5.0	13.05±4.5	10.05±4.5	22.07±1.9	12.09±3.6	15.09±3.3	22.09±4.1	04.10±4.3	136±4.3
5	10.05±2.3	14.05±2.0	07.05	09.05	12.05±2.1	27.07±3.9	10.09±1.6	14.09±1.7	21.09±4.0	03.10±4.2	134±4.3
6	10.05±2.4	14.05±2.0	07.05	09.05	12.05±3.2	23.07±2.3	09.09±6.3	13.09±5.6	21.09±4.0	03.10±4.2	134±3.9
7	10.05±2.3	13.05±2.0	10.05±2.4	14.05±2.2	12.05±1.8	26.07±3.1	11.09±2.4	15.09±1.9	22.09±4.1	04.10±4.4	135±4.0
8	10.05±2.3	13.05±2.1	-	-	08.05±4.7	21.07±1.2	05.09±5.0	11.09±5.5	22.09±4.5	03.10±4.4	135±4.3
9	11.05±2.5	14.05±2.4	08.05±3.0	13.05±3.0	09.05±4.6	26.07±3.4	04.09±7.8	09.09±7.5	22.09±4.3	03.10±4.2	134±4.1
10	10.05±2.3	14.05±2.1	07.05	10.05	12.05±2.6	27.07±3.5	06.09±3.4	07.09±3.5	22.09±3.9	03.10±4.2	135±3.9
11	10.05±2.3	14.05±2.2	11.05±2.8	16.05±2.2	10.05±2.8	26.07±3.1	10.09±2.65	12.09±1.1	22.09±3.9	03.10±4.2	135±4.2
12	10.05±2.3	13.05±2.3	11.05±3.0	15.05±2.6	09.05±3.0	23.07±1.6	09.09±1.4	13.09±1.7	22.09±3.9	04.10±4.3	135±3.9
13	11.05±2.5	14.05±2.2	11.05±2.9	15.05±2.7	10.05±2.3	23.07±2.2	08.09±2.1	11.09±2.2	22.09±3.8	03.10±4.2	134±3.7
14	10.05±2.5	14.05±2.5	11.05±2.9	15.05±2.7	12.05±2.3	21.07±1.4	12.09±2.8	16.09±2.5	22.09±4.0	04.10±4.3	135±4.0
15	11.05±2.6	14.05±2.4	08.05±5.0	13.05±4.0	12.05±0.0	24.07±2.6	06.09±1.0	10.09±1.0	22.09±4.3	03.10±4.3	134±4.0
16	10.05±2.0	14.05±2.0	08.05	10.05	17.05	25.07±2.1	07.09	09.09	22.09±4.2	04.10±4.3	135±4.1
17	11.05±2.2	15.05±2.0	-	-	-	28.07±2.8	-	-	23.09±4.3	04.10±4.3	135±4.2
M	10.05±0.1	14.05±0.1	09.05±0.5	13.05±0.7	11.05±0.7	24.07±0.5	08.09±1.2	11.09±1.2	23.09±0.1	03.10±0.1	135±0.1

Сезонный ритм развития *Abies sibirica*

№	Распусканье почек	Начало роста побегов	Начало пыления (°)	Конец пыления (°)	"Цветение" (°)	Начало цветения побегов	Полное созревание шишек	Рассеивание семян	Осеннее появление хвоя	Опадение хвоя	Период вегетации
1	11.05±2.1	15.05±2.2	13.05±2.9	15.05±2.7	12.05±2.3	25.07±3.3	09.09±2.5	12.09±2.7	21.09±3.1	29.09±2.9	13.3±4.8
2	12.05±2.0	15.05±2.0	-	-	12.05±5.5	25.07±3.3	11.09	14.09	21.09±3.1	29.09±2.8	13.3±4.7
3	13.05±2.4	16.05±2.3	16.05±2.2	19.05±1.8	12.05±3.8	25.07±3.5	14.09±1.3	18.09±1.3	21.09±3.1	29.09±3.0	13.1±5.0
4	13.05±2.1	16.05±2.2	06.05	08.05	17.05±0.9	25.07±3.2	11.09	14.09	23.09±3.1	30.09±2.9	13.3±4.5
5	14.05±1.8	17.05±1.9	11.05±2.5	14.05±2.7	12.05±3.5	25.07±3.4	11.09±0.4	15.09±0.6	22.09±3.3	30.09±3.0	13.1±4.6
6	13.05±1.6	16.05±1.9	11.05±2.7	14.05±2.5	12.05±2.3	25.07±3.4	15.09±1.2	18.09±1.1	21.09±3.1	30.09±2.8	13.1±4.2
7	12.05±2.1	15.05±2.0	11.05±2.4	14.05±2.8	12.05±3.2	25.07±3.3	11.09±1.2	14.09±1.2	21.09±3.3	30.09±3.2	13.3±5.1
8	12.05±2.1	16.05±2.4	14.05	17.05	11.05±5.0	26.07±3.4	09.09±3.1	12.09±2.5	23.09±3.4	30.09±3.3	13.3±4.7
9	12.05±1.8	15.05±2.1	15.05±2.4	19.05±1.8	11.05±3.5	25.07±3.4	12.09±0.8	16.09±0.9	21.09±3.1	30.09±2.9	13.2±4.4
10	12.05±2.1	15.05±2.0	06.05	12.05	06.05±0.9	25.07±3.2	12.09	16.09	22.09±3.1	30.09±2.6	13.3±4.7
11	13.05±1.7	16.05±1.7	14.05±0.5	17.05±0.0	06.05±0.0	25.07±3.4	09.09±3.5	13.09±1.5	21.09±3.0	30.09±2.8	13.1±4.3
12	12.05±2.0	16.05±2.3	-	-	12.05±5.5	25.07±3.4	09.09±2.7	13.09±1.2	21.09±3.0	30.09±2.7	13.2±4.4
13	12.05±1.6	16.05±1.8	-	-	-	25.07±3.5	-	23.09±3.5	01.10±3.5	13.4±4.6	
14	13.05±2.2	16.05±2.0	-	-	-	25.07±3.4	-	-	22.09±3.1	30.09±2.9	13.2±4.5
15	13.05±2.3	16.05±2.3	-	-	05.05	25.07±3.6	18.09	21.09	22.09±3.0	30.09±2.8	13.2±4.6
16	12.05±2.3	15.05±2.2	-	-	-	25.07±3.4	-	-	23.09±3.6	01.10±3.8	13.5±5.4
M	12.05±0.20	16.05±0.2	12.05±1.1	15.05±1.0	11.05±0.9	25.07±0.1	12.09±0.7	15.09±0.7	22.09±0.2	30.09±0.1	13.2±0.3

с фенофазами конца вегетационного сезона слабая и по большинству фенофаз статистически незначимая (см. табл. 37). Распускание почек и рост побегов начинается на 2–3 дня позже, чем у ели сибирской и пихты сибирской (см. табл. 35, 38, 39, рис. 23 вкл.). Различия средних по t-критерию между тремя видами статистически достоверны при $p<0,01\%$.

Распускание почек в Белоруссии приходится на вторую половину мая [Шкутко, 1970, 1975, Сероглазова, Сироткин 1986], что совпадает с нашими наблюдениями. В Ростове-на-Дону распускание почек происходит раньше, в начале третьей декады апреля [Горбок, 1986]. По данным А.Е. Рябчинского и Л.И. Халфиной [1973], в посадке псевдотсуги (в настоящий момент уже не существующей) в дендрарии Башкирской лесной опытной станции (г. Уфа) начало распускания хвои отмечалось в среднем 10 мая, т.е. раньше, чем по нашим данным.

Одревеснение побегов. Эта фенофаза (полное одревеснение побегов) фиксируется в среднем 30 июля; она тесно связана со всеми предыдущими и ближайшей последующей фенофазой «пожелтение хвои» (см. табл. 35 и 37, рис. 22 вкл.). Связь с другими фенофазами конца вегетационного сезона слабая и статистически незначимая (см. табл. 37). Одревеснение побегов у псевдотсуги наступает на 5–6 дней позже, чем у ели сибирской и пихты сибирской (табл. 35, 38, 39, рис. 23 вкл.). Между псевдотсугой и этими двумя видами различия средних статистически достоверны по t-критерию при $p<0,001\%$. В Белоруссии одревеснение побегов заканчивается раньше – в середине июля, в среднем 17 июля [Шкутко, 1970, 1975, Сероглазова, Сироткин, 1986].

Созревание шишек и рассеивание семян. Фенофазы «полное созревание шишек» и «рассеивание семян» (рис. 25) наступают в среднем 17 и 20 сентября, они тесно связаны между собой и с первыми двумя фенофазами вегетационного сезона – «началом пыления» и «окончанием пыления» (см. табл. 35 и 37, рис. 22 вкл.). Созревание шишек и начало рассеивания семян у псевдотсуги происходят на 9 дней позже, чем у ели сибирской (различия достоверны при $p<0,01\%$) и на 5 дней

позже, чем у пихты сибирской, хотя различия в сроках статистически не достоверны (табл. 35, 38, 39, рис. 23 вкл.). В Белоруссии полное созревание шишек происходит в середине сентября – начале октября [Шкутко, 1970, 1975], средняя дата созревания шишек – 11 сентября [Сероглазова, Сироткин, 1986]. В Липецкой области плодоношение происходит в сентябре [Машкин, 1971]. Сроки созревания шишек на Северном Кавказе приходятся на октябрь [Деревья и кустарники Северного Кавказа..., 1967].



Рис. 25. Созревание шишек (слева), начало рассеивания семян (справа)
P. menziesii var. *caesia* в г. Уфе

Осеннее пожелтение и опадение хвои. Данные фенофазы наступают в среднем 21 сентября и 4 октября, они тесно связаны между собой и с относительно далеко отстоящими от них фенофазами начала-середины вегетационного сезона: «осенне пожелтение хвои» с «началом цветения» и «одревеснением побегов», а фенофаза «опадение хвои» с «началом пыления», «окончанием пыления», «началом цветения» и «нача-

лом роста побегов» (см. табл. 35 и 37, рис. 22 вкл.). Пожелтение хвои у псевдотсуги в среднем заканчивается на 2 дня раньше ели и на 1 день раньше пихты, тем не менее, различия между средними датами статистически достоверны. Хвоя опадает у псевдотсуги в среднем на 1 день позже, чем у ели, и на 4 дня позже, чем у пихты, различия между средними датами также достоверны (табл. 35, 38, 39, рис. 23 вкл.).

В Белоруссии средняя дата опадения хвои 28 октября [Сероглазова, Сироткин, 1986]. По данным А.Е. Рябчинского и Л.И. Халфиной [1973], в дендрарии Башкирской лесной опытной станции у псевдотсуги средняя дата полного пожелтения хвои близка к нашим наблюдениям — 19 сентября, а опадение хвои происходило позже — 12 октября.

Длительность периода вегетации определялась от начала пыления до осеннего пожелтения хвои, а в годы, когда отсутствовало пыление или развитие женских генеративных почек начало вегетации отмечалось по распусканью вегетативных почек. Средняя по всему периоду наблюдений продолжительность вегетации составила 136 дней у псевдотсуги; 135 дней — у ели, 132 дня — у пихты. Различия по продолжительности вегетации между всеми тремя видами статистически достоверны. Период вегетации псевдотсуги в Белоруссии составляет в среднем 164 дня [Сероглазова, Сироткин, 1986], что на месяц продолжительнее, чем в Уфе. Поскольку продолжительность вегетации псевдотсуги в Уфе в целом сопоставима с таковой у ели и пихты, это свидетельствует о том, что годовой цикл развития растений соответствует вегетационному периоду места интродукции.

По данным рангового дисперсионного анализа Фридмана установлено влияние фактора года и индивидуальных особенностей на сроки наступления фенологических фаз (табл. 40). Влияние фактора года (годовых изменений метеоусловий) установлено для всех фенологических фаз и для продолжительности периода вегетации. Индивидуальные особенности деревьев оказывают влияние на начало фенологических фаз «распускание почек», «начало роста побегов» и «одревеснение побегов». Значительную долю изменчивости в общее влияние индивидуальных особенностей деревьев вносят 3 дерева псев-

дотсуги (15-17-Уфа), которые по началу некоторых фенофаз («начало пыления» и «созревание шишек») значительно отличаются от остальных деревьев (см. табл. 40).

Таблица 40

Влияние индивидуальных особенностей и фактора года (годовых изменений метеоусловий) на прохождение фенологических фаз *P. menziesii*

Фенологические фазы	Влияние индивидуальных особенностей				Фактор года (годовые изменения метеоусловий)	
	Все деревья		Без №№ 15-17		Все деревья	
	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
Начало пыления	23,8*	<0,03	16,2	<0,09	19,3*	<0,001
Окончание пыления	16,7	<0,21	14,8	<0,14	19,3*	<0,001
Начало «цветения»	9,8	<0,54	5,04	<0,75	19,1*	<0,001
Распускание почек	55,4*	<0,001	29,4*	<0,006	78,7*	<0,001
Начало роста побегов	50,9*	<0,001	27,1*	<0,012	76,2*	<0,001
Одревеснение побегов	28,5*	<0,03	22,5*	<0,05	78,4*	<0,001
Созревание шишек	21,1*	<0,05	13,4	<0,14	17,3*	<0,01
Начало рассеивания семян	19,2	<0,06	11,0	<0,2	15,3*	<0,01
Осеннее пожелтение хвои	9,4	<0,9	7,0	<0,9	43,4*	<0,001
Опадение хвои	19,1	<0,26	19,2	<0,12	80,4*	<0,001
Период вегетации	23,5	<0,1	22,3	<0,06	72,3*	<0,001

Приимечание. χ^2 — критерий хи-квадрат, p — уровень значимости,
* — статистически достоверные значения.

Большинство растений в Ботаническом саду в Уфе, кроме несколько угнетенного и растущего в затенении дерева 11-Уфа, а также прибрежной формы *P. menziesii* var. *viridis* (14-Уфа), проходят все фенологические фазы. Растения псевдотсуги характеризуются периодичностью плодоношения, что наблюдается и у автохтонных видов ели сибирской и пихты сибирской.

4.2. ОСОБЕННОСТИ «ПЫЛЕНИЯ» И «ЦВЕТЕНИЯ»

Женские и мужские колоски располагаются на одних и тех же ветвях. Как женские, так и мужские шишки распускаются на приросте предыдущего года. Пыльники располагают-

ся равномерно по всей кроне дерева, в то время как женские шишки могут локализоваться как в верхней ее части, так и в нижней. При обильном «цветении» женские шишки располагаются равномерно по всей кроне. Женские шишки располагаются на ветви парами или одиночно.

Пыльники вначале имеют красноватую или желтоватую окраску, а по мере созревания становятся желто-розовыми. Женские шишки могут быть с яркими пурпурового цвета кроющими чешуями у одних деревьев, и желтовато-зелеными — у других. В целом распускание мужских генеративных почек на одном и том же дереве происходит раньше женских, которые начинают распускаться перед самым началом опыления или чуть позже. Только в 2005 г. женские генеративные почки у части растений распустились за 1–6 дней до начала опыления (рис. 26 вкл.).

Женские колоски, находясь в горизонтальном положении или под некоторым углом к оси побега, по мере освобождения от почечных чешуй, изгибаюсь, принимают вертикальное положение. Признаком готовности к восприятию пыльцы является расхождение семенных чешуй. У псевдотсуги расхождение семенных чешуй в отличие от ели и пихты незаметно из-за покрывающих их кроющих чешуй. Готовность к восприятию женскими шишками пыльцы можно установить по изменению положения кроющих чешуй (рис. 27 вкл.). После опыления женские шишки поникают (рис. 28 вкл.).

По Н.В. Шкутко [1970], распускание женских и мужских почек происходит одновременно. По данным О.Т. Истратовой [1964], к моменту массового «цветения» большинство мужских колосков на том же дереве уже полностью заканчивают опыление, т.е. наблюдается выраженная протерандрия.

По нашим данным, только в пяти случаях в среднем по всему периоду наблюдений (исключая 2005 год) фиксировалось одновременное начало фенофаз опыления и «цветения» деревьев псевдотсуги, в остальных — растения начинали « опыление» на 1–6 дней раньше «цветения». Следовательно, для псевдотсуги Мензиса характерна протерандрия, но не в абсолютной форме: чаще наблюдается перекрывание периода функционирования мужской и женской фаз (см. рис. 27 и 28 вкл.).

Между накопленной суммой положительных температур до 1 мая и фенологическими фазами «начало пыления» и «начало цветения» установлена статистически высокозначимая отрицательная корреляционная связь (коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен -0,53 для фенофазы «начало пыления» и -0,64 для фенофазы «начало цветения» при уровне значимости менее 0,01%). Эту зависимость иллюстрирует график на рис. 29: чем большие сумма положительных температур, тем раньше наступают «цветение» и пыление.



Рис. 29. Зависимость начала фенологических фаз «цветения» и «пыления» от суммы температур выше 0°C до 1 мая

Влияние положительных температур на начало фенологических фаз общеизвестно. Однако в нашем исследовании оно объясняет феномен более раннего наступления фенофазы «начало цветения» в 2005 г. относительно последующих наблюдений и относительно наступления фенофазы «начало пыления». По данным табл. 41 установлена сильная корреляционная связь (R Спирмена равен 0,62 при $p < 0,01\%$) между суммами температур до 1 мая и разностью между датами наступления фенологических фаз «начало цветения» и «начало пыления» (для анализа были взяты данные по началу этих фено-

фаз у растений псевдотсуги с наибольшим числом сопряженных наблюдений, см. табл. 36).

Таблица 41

Зависимость фенологических фаз «начало цветения» и «начало пыления» от суммы положительных температур до 1 мая

№ дерева	Год	Сумма температур выше 0°C до 1 мая	Разность между датами фенофаз начала зацветания и пыления, дни
3-Уфа	2005	175	7
7-Уфа	2005	175	5
9-Уфа	2005	175	6
15-Уфа	2005	175	2
16-Уфа	2005	175	1
17-Уфа	2005	175	1
3-Уфа	2007	98	-1
7-Уфа	2007	98	-1
9-Уфа	2007	98	0
15-Уфа	2007	98	-5
16-Уфа	2007	98	-4
17-Уфа	2007	98	-5
3-Уфа	2008	108	-3
9-Уфа	2008	108	-3
15-Уфа	2008	108	-3
16-Уфа	2008	108	-3
17-Уфа	2008	108	-3
3-Уфа	2009	55	-3
7-Уфа	2009	55	-2
9-Уфа	2009	55	-3
15-Уфа	2009	55	-3
16-Уфа	2009	55	-2
17-Уфа	2009	55	-3
7-Уфа	2010	145	0
9-Уфа	2010	145	-1
15-Уфа	2010	145	-3

Анализ полученных данных показывает, что с увеличением суммы положительных температур в весенний период до начала вегетации растений даты начала фенофазы «цветения» смещаются на более ранние сроки в большей степени, чем даты начала фенофазы «пыления». При сумме положительных температур в 175°C (2005 год) происходит даже более ран-

нее наступление фазы «цветения» у значительного числа растений относительно фенофазы «пыления».

Выявленная закономерность, вероятно, свидетельствует о большей генетической детерминированности начала пыления по сравнению с началом «цветения», что, вероятно, связано с историей эволюционного формирования вида.

4.3. ПЛОДОНОШЕНИЕ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Возраст вступления в генеративную фазу у псевдотсуги в г. Уфе представлен в табл. 42. Дерево 2-Уфа начало плодоносить в 2004 г. в возрасте 23 лет, 9-Уфа (2002 г.), 3-8-Уфа (2005 г.) – в возрасте 24 лет, 10-Уфа, 12-Уфа и 13-Уфа (2005 г.) – в возрасте 27 лет.

Таблица 42

*Возраст вступления в генеративную фазу развития растений *P. menziesii*,
произрастающих в Ботаническом саду г. Уфы*

№ дерева	Возраст начала плодоношения, лет	Год вступления в возраст плодоношения
1-Уфа	24	2005
2-Уфа	23	2004
3-Уфа	24	2005
4-Уфа	24	2005
5-Уфа	24	2005
6-Уфа	24	2005
7-Уфа	24	2005
8-Уфа	24	2005
9-Уфа	24	2002
10-Уфа	27	2005
11-Уфа	-	-
12-Уфа	27	2005
13-Уфа	27	2005
14-Уфа	-	-
15-Уфа	24	1995
16-Уфа	24	1995
17-Уфа	24	1995

Вступление в возраст плодоношения трех наиболее старовозрастных экземпляров псевдотсуги Мензиса коллекции Ботанического сада г. Уфы произошло в 2005 г.

танического сада в г. Уфе (деревья 15-17-Уфа) документально не зафиксировано. Мы полагаем, что это произошло не ранее середины 90-х гг. ХХ в., учитывая документально засвидетельствованные сроки вступления в генеративную фазу развития более молодых растений псевдотсуги Мензиса, произрастающих в тех же условиях.

Таким образом, большая часть растений псевдотсуги Мензиса в г. Уфе вступает в генеративную фазу развития в возрасте 23–27 лет, в среднем в 24 года (усредненное значение для всей группы плодоносящих растений). Исходя из среднего значения вступления в плодоношение основной, более молодой группы деревьев псевдотсуги, для трех более взрослых растений была установлена предположительная дата вступления в плодоношение – 1995 год.

В составе основной группы еще не вступили в генеративную фазу развития деревья 11-Уфа (*P. menziesii* var. *caesia*) и 14-Уфа (*P. menziesii* var. *viridis*). Обращает на себя внимание, что все наиболее поздно плодоносящие и еще не плодоносившие растения псевдотсуги входят в образец (9-14-Уфа; см. табл. 1), полученный из более южного пункта интродукции (г. Киев).

Уровень плодоношения. Способность к плодоношению в условиях интродукции является важной характеристикой адаптированности растений к новым условиям среды и используется в интегральной оценке перспективности интродукции и интродукционной устойчивости растений [Лапин, Сиднева, 1973; Трулевич, 1991]. Данные наблюдений в течение шести вегетационных сезонов за плодоношением псевдотсуги Мензиса в г. Уфе свидетельствуют о его периодичности и невысоком уровне, особенно по растениям, недавно вступившим в генеративную фазу развития (табл. 43).

Уровень плодоношения в группе наиболее взрослых (39 лет) деревьев (15-17-Уфа) в среднем выше (2,4 балла), чем у 29–32-летних экземпляров (0,7 балла); различия средних статистически достоверны по критерию Вилкоксона на уровне значимости менее 0,05%.

Основным фактором, влияющим на уровень плодоношения псевдотсуги Мензиса в г. Уфе, является низкая зимняя температура. Установлена статистически значимая отрицатель-

ная корреляция уровня плодоношения с количеством дней с температурой воздуха ниже -25°C (R Спирмена равен $-0,41$, при $p < 0,01$) и -30°C ($R = -0,59$, при $p < 0,01$). Полностью отсутствовало плодоношение в 2006 г., наиболее низкий уровень плодоношения был в 2008 и 2010 гг. На эти годы выпадает наибольшее число дней с температурами ниже -25°C и -30°C .

Таблица 43

Уровень плодоношения *P. menziesii* в Ботаническом саду г. Уфы по годам

№ дерева	Уровень плодоношения, баллы*						
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	М
Группа 29–32-летних растений							
1-Уфа	2	0	1	0	1	0	0,7
2-Уфа	1	0	2	0	1	0	0,8
3-Уфа	2	0	1	1	1	0	0,8
4-Уфа	2	0	3	1	1	0	1,0
5-Уфа	1	0	1	0	1	0	0,5
6-Уфа	2	0	0	0	0	0	0,3
7-Уфа	3	0	3	0	2	2	1,7
8-Уфа	1	0	0	0	0	0	0,2
9-Уфа	2	0	2	0	3	1	1,0
10-Уфа	3	0	2	0	0	0	0,8
11-Уфа	0	0	0	0	0	0	0,0
12-Уфа	1	0	1	0	1	0	0,5
13-Уфа	1	0	2	0	3	3	1,5
14-Уфа	0	0	0	0	0	0	0,0
М	1,5	0	1,3	0,1	1,0	0,4	0,7
Группа 39-летних растений							
15-Уфа	3	0	4	2	5	1	2,5
16-Уфа	2	0	5	2	4	0	2,2
17-Уфа	3	0	5	2	4	1	2,5
М	2,7	0,0	4,7	2,0	4,3	0,7	2,4
М по всем	1,7	0,0	1,9	0,5	1,6	0,5	1,0
Ель сибирская							
М	0,9	0,3	1,6	0,6	1,0	1,4	1,0
Пихта сибирская							
М	1,1	0,0	0,8	0,1	0,5	1,1	0,6

Примечание. * – по О.Г. Капперу [1954].

Сравнение уровня плодоношения псевдотсуги Мензиса с автохтонными видами елью сибирской и пихтой сибирской по критерию Вилкоксона показало отсутствие статистически

значимых различий между группой 29–32-летних растений псевдотсуги, с одной стороны, и елью и пихтой – с другой, а также всей группы псевдотсуг с елью. Статистически достоверны различия по плодоношению между группой 39-летних растений псевдотсуги и елью с пихтой, а также и между всеми растениями псевдотсуги и пихтой.

В целом за период наблюдений псевдотсуга Мензиса по уровню плодоношения сопоставима с елью сибирской и превосходит пихту сибирскую. Однако после суровых зим (2006, 2008, 2010 гг.) наблюдается более низкий уровень плодоношения у псевдотсуги, чем у ели сибирской, а в 2010 г. – даже чем у пихты (см. табл. 43).

4.4. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ

В период пыления в 2007 г. нами были собраны образцы пыльцы с деревьев псевдотсуги в г. Уфе и проведен опыт по проращиванию пыльцы. Для проращивания использовали различные концентрации раствора сахарозы от 5 до 30%. В течение 5 дней проращивания часть пыльцевых зерен, не прорастая, начала изменять форму (вытягиваться; рис. 30). Количе-



Рис. 30. Пыльца *P. menziesii* на 5 день проращивания
в 20% растворе сахарозы

ство изменивших форму пыльцевых зерен было разным в зависимости от концентрации питательной среды, увеличиваясь по мере повышения концентрации сахарозы: при 20% концентрации оно было максимальным — 88%, а при 25% и 30% растворе сахарозы — минимальным (табл. 44).

Таблица 44

Проращивание пыльцы *P. menziesii* на средах с различным содержанием сахарозы

№	Концентрация сахарозы, %	% изменивших форму пыльцевых зерен
1	5	35,3
2	10	62,3
3	15	76,0
4	20	88,1
5	25	26,2
6	30	18,6

Корреляция между полнозернистостью семян и количеством изменивших форму пыльцевых зерен средняя ($r = 0,55$), но статистически незначимая ($p = 0,06$). Вероятно, при большем объеме выборки (учитывая близкий к критическому уровень значимости) значение коэффициента корреляции могло бы быть статистически достоверным.

По исследованиям K. Ching [по: Щепотьев, 1982], пыльца псевдотсуги прорастает в течение 46 часов в лабораторных условиях в растворах сахарозы при температуре 21°C и влажности воздуха 95%. Однако в опытах О.Т. Истратовой [1964], проводившихся в течение ряда лет, при проращивании пыльцы псевдотсуги в 1–20%-м растворах сахарозы с добавлением 0,5%-го агара, прорастания пыльцы с образованием пыльцевых трубок не наблюдалось. Согласно Н.В. Шкутко [1970], пыльца псевдотсуги в растворе сахарозы также не прорастает.

Таким образом, по данным отечественных исследований и по результатам нашего опыта, растворы сахарозы непригодны в качестве среды для проращивания пыльцы псевдотсуги Мензи-са, в то время как для других хвойных видов, близких в систематическом отношении (ель, пихта), растворы сахарозы являются хорошей средой для проращивания пыльцы [Размолотов, 1964].

4.5. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PSEUDOTSUGA MENZIESII* ПО ПРИЗНАКАМ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Изменчивость вегетативных органов

Для исследования были взяты образцы боковых побегов 2 порядка длиной до 1 м на высоте 3–5 м с северо-восточной стороны кроны деревьев: в г. Уфе – с 15 экземпляров *P. menziesii* var. *caesia*, 1 экз. *P. menziesii* var. *glaucia* и 1 экз. *P. menziesii* var. *viridis*, в г. Октябрьском – с 30 экз. *P. menziesii* var. *caesia* (из насаждения); в г. Бирске – с 2 экз. *P. menziesii* var. *caesia*. Изучались следующие параметры [Звирзгд, 1971; Мамаев, 1973; Путенихин, 1993]: длина прироста боковой ветви (побега второго порядка) за последние 4–5 лет, длина и ширина хвои на приростах трех последних лет и на боковых побегах, длина и ширина верхушечных почек, среднее количество хвоинок в пересчете на 1 см побега (2 и 3 порядков), среднее число побегов 3 порядка на приростах последних 4 лет (кроме текущего года) в пересчете на 10 см побега.

Морфометрические параметры вегетативных органов *P. menziesii* var. *caesia* по отдельным деревьям приведены в табл. 45. Длина хвои изменяется от дерева к дереву с амплитудой от 21,1 до 35,0 мм, ширина хвои – 1,39–2,34 мм, длина почек – 4,0–10,3 мм, ширина почек – 2,1–3,9 мм, ежегодный прирост боковой ветви – 51,0–220,8 мм, число хвоинок на 1 см побега – 8,8–17,1 шт., число боковых побегов на 10 см центрального побега – 1,4–6,8 шт. Для длины хвои характер индивидуальной изменчивости (амплитуды и средние значения) наглядно иллюстрирует рис. 31.

Средние параметры для Уфы, Октябрьского и Бирска представлены в табл. 46. Между Уфой и Октябрьским не установлено различий по длине хвои и числу хвоинок на побеге; по остальным признакам выявлены достоверные расхождения на тех или иных уровнях значимости.

Установленный характер изменчивости признаков вегетативной сферы между пунктами, вероятно, связан в том числе с особенностями расположения деревьев – это относительно

свободное стояние деревьев в Уфе и сомкнутое насаждение в Октябрьском, а также с определенной разницей в почвенно-климатических условиях пунктов интродукции. Так, в Уфе размеры почек, приросты и число боковых побегов больше, чем в насаждении в Октябрьском (см. табл. 46). Особенно показателен средний прирост боковых ветвей: в Уфе он более чем на 60 мм превышает таковой в Октябрьском.

Таблица 45

Морфометрические параметры вегетативных органов *P. menziesii*

№	Длина хвоя, мм	Ширина хвоя, мм	Длина почек, мм	Ширина почек, мм	Прирост, мм	Число хвоников на 1 см	Число боковых побегов на 10 см побега
1	2	3	4	5	6	7	8
1-Уфа	25,2±0,30	1,56±0,015	7,9±0,10	3,4±0,06	134,0±31,00	10,5±1,26	3,4±1,71
2-Уфа	25,5±0,67	1,54±0,016	9,5±0,09	3,8±0,06	168,7±51,10	12,2±1,80	4,8±0,69
3-Уфа	27,2±0,75	1,58±0,022	9,6±0,12	3,7±0,08	189,6±30,94	10,0±1,71	3,8±0,44
4-Уфа	22,6±0,43	1,48±0,021	9,2±0,13	3,5±0,07	145,9±38,43	13,3±2,92	3,7±0,29
5-Уфа	26,5±0,81	1,50±0,023	7,7±0,11	3,1±0,06	125,1±30,26	14,0±1,52	4,5±0,58
6-Уфа ¹	28,7±0,83	1,43±0,017	7,7±0,15	2,6±0,04	78,2±15,30	10,2±0,73	3,8±0,51
7-Уфа	20,4±0,21	1,40±0,013	8,4±0,10	3,5±0,05	138,8±30,68	13,5±1,41	4,0±0,26
8-Уфа	35,0±0,65	1,57±0,017	8,9±0,14	3,2±0,05	114,8±28,16	9,6±1,24	3,7±0,58
9-Уфа	30,4±0,65	1,77±0,027	10,3±0,15	3,5±0,07	197,8±43,82	8,8±1,17	3,1±0,38
10-Уфа	25,5±0,59	1,50±0,019	8,7±0,11	3,3±0,05	122,5±33,72	13,2±1,48	5,0±0,58
11-Уфа	28,3±1,15	1,39±0,021	10,3±0,16	3,4±0,09	168,1±36,16	11,1±1,28	6,5±0,79
12-Уфа	27,8±0,85	1,50±0,021	10,2±0,20	3,4±0,08	220,8±56,80	8,9±1,97	3,8±0,14
13-Уфа	25,1±0,50	1,44±0,019	9,1±0,09	2,9±0,04	135,1±31,51	10,9±1,64	4,2±0,81
14-Уфа ²	25,4±0,48	1,44±0,010	8,2±0,14	3,5±0,05	201,0±37,74	11,6±0,80	4,7±1,26
15-Уфа	26,6±0,45	1,74±0,019	8,6±0,08	3,1±0,05	124,6±17,98	11,6±1,49	6,8±1,22
16-Уфа	23,9±0,42	1,60±0,018	8,4±0,12	3,3±0,05	142,7±20,97	13,3±1,22	5,0±0,20
17-Уфа	21,6±0,32	1,56±0,023	8,7±0,14	3,2±0,09	126,3±22,77	17,1±1,70	4,8±0,51
М-Уфа	26,2±0,22	1,53±0,007	8,9±0,05	3,7±0,08	148,4±8,28	11,8±0,41	4,5±0,19
1-Окт	25,0±0,56	1,60±0,034	6,6±0,17	2,7±0,07	106,7±12,48	11,7±1,85	3,4±0,05
2-Окт	22,0±0,47	1,53±0,027	5,7±0,10	2,7±0,06	55,3±2,06	13,0±1,77	2,8±0,53
3-Окт	22,5±0,67	1,51±0,039	6,3±0,14	2,9±0,06	76,7±8,68	11,3±1,90	3,6±1,02
4-Окт	22,6±0,53	1,85±0,042	7,0±0,16	3,2±0,07	98,2±9,98	14,0±1,85	4,3±1,09
5-Окт	25,0±0,78	1,87±0,047	7,6±0,26	3,0±0,07	63,8±7,75	12,4±1,99	2,4±1,28
6-Окт	25,5±0,46	1,72±0,038	7,8±0,14	3,5±0,09	138,6±23,80	11,3±0,95	3,7±0,08
7-Окт	28,4±0,62	1,76±0,037	6,4±0,19	2,9±0,06	62,4±4,27	13,2±0,41	4,6±0,94
8-Окт	26,4±0,75	1,64±0,024	4,0±0,49	2,0±0,17	55,1±7,49	13,8±1,06	1,4±0,73
9-Окт	31,1±0,79	1,74±0,050	7,3±0,11	3,1±0,05	113,0±8,65	11,4±0,79	3,9±0,38
10-Окт	27,7±0,46	1,87±0,029	7,5±0,14	3,2±0,10	113,6±19,66	11,5±0,95	5,0±1,08
11-Окт	25,5±0,41	1,74±0,030	7,3±0,14	3,2±0,07	87,2±8,84	13,2±1,52	4,6±0,21
12-Окт	25,6±1,00	1,51±0,042	4,4±0,44	2,1±0,15	83,1±14,50	14,0±0,66	4,0±0,70
13-Окт	24,7±0,58	1,70±0,038	6,3±0,41	3,0±0,11	118,6±5,94	15,6±0,74	4,5±1,32
14-Окт	27,3±0,38	1,96±0,032	5,9±0,37	2,8±0,11	103,5±9,68	11,1±0,93	3,3±0,55
15-Окт	26,1±0,86	1,91±0,037	6,1±0,35	2,8±0,11	95,6±8,36	13,9±0,25	3,9±0,66
16-Окт	25,1±0,50	1,72±0,022	7,4±0,13	3,1±0,09	92,3±8,68	13,1±1,25	3,2±0,56
17-Окт	23,4±0,25	1,88±0,025	6,8±0,13	3,2±0,05	108,6±11,64	12,6±0,80	3,6±0,04

1	2	3	4	5	6	7	8
18-Окт	25,38±0,40	1,69±0,020	7,3±0,11	3,5±0,08	104,4±7,44	12,3±1,70	3,1±0,32
19-Окт	24,0±0,38	1,85±0,018	7,1±0,19	3,1±0,08	87,6±8,48	14,9±1,03	4,6±0,10
20-Окт	25,7±0,83	1,58±0,015	6,2±0,37	2,4±0,08	51,0±3,00	14,0±0,59	4,3±0,25
21-Окт	23,5±0,43	1,67±0,029	5,6±0,22	2,7±0,09	70,2±7,44	15,2±0,82	3,9±0,54
22-Окт	21,1±0,74	1,68±0,014	6,4±0,33	2,6±0,09	67,9±7,43	15,2±0,83	4,9±0,71
23-Окт	24,0±0,62	1,77±0,019	6,2±0,43	2,6±0,10	75,1±10,32	11,4±1,26	5,0±1,50
24-Окт	26,1±0,61	1,97±0,021	6,4±0,28	2,8±0,07	78,4±7,27	12,8±0,35	3,7±0,60
25-Окт	24,3±0,40	1,89±0,017	6,9±0,22	3,1±0,06	80,4±8,74	14,0±0,50	4,2±0,47
26-Окт	25,8±0,60	2,06±0,022	6,2±0,32	3,0±0,09	83,0±9,07	14,7±0,93	3,6±0,36
27-Окт	24,2±0,61	2,34±0,028	5,6±0,41	2,7±0,10	68,2±13,82	15,4±1,36	3,3±1,67
28-Окт	25,2±1,01	1,80±0,042	5,4±0,37	2,7±0,13	68,5±6,78	12,4±1,49	3,1±0,56
29-Окт	24,5±0,53	1,91±0,022	5,8±0,24	2,9±0,08	82,2±9,03	11,4±2,80	4,0±0,20
30-Окт	28,3±0,46	2,19±0,019	8,0±0,25	3,5±0,10	140,2±13,78	9,5±0,55	3,1±0,15
М-Окт	25,0±0,15	1,82±0,026	6,4±0,07	2,9±0,02	86,0±2,28	13,0±0,23	3,7±0,14
1-Бир	24,5±0,40	1,93±0,020	9,8±0,17	3,9±0,07	148,6±22,13	9,3±1,27	5,0±2,02
2-Бир	25,4±0,59	1,70±0,035	7,8±0,16	3,2±0,07	78,3±20,55	14,4±0,83	1,5±0,26
М-Бир	24,9±0,36	1,81±0,026	8,8±0,19	3,6±0,07	107,6±17,83	11,8±1,11	5,0±0,65
М	25,4±0,12	1,72±0,017	7,4±0,06	3,2±0,03	108,2±3,62	12,5±0,21	4,1±0,12

Примечание. 6-Уфа¹ — *P. menziesii* var. *glauca*, 14-Уфа² — *P. menziesii* var. *viridis*; различия между крайними значениями по каждому признаку достоверны на различных уровнях значимости.

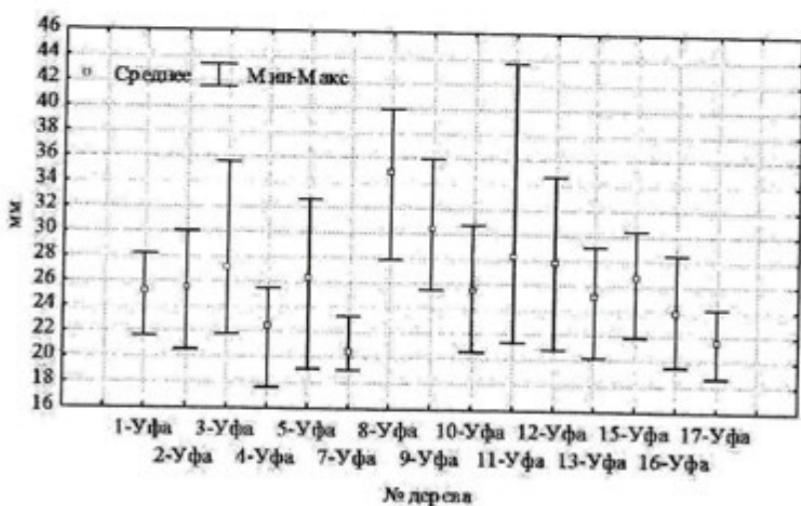


Рис. 31. Индивидуальная изменчивость длины хвои у *P. menziesii* var. *caesia* в г. Уфе

Между Уфой и Бирском (где псевдотсуга представлена двумя отдельно стоящими экземплярами) имеются различия лишь по ширине хвои (в Бирске она больше). Наконец, для Октябрьского и Бирска достоверно установлены различия лишь по размерам почек. В целом следует отметить, что каких-либо

кардиальных расхождений по морфопараметрам вегетативных органов между тремя пунктами для *P. menziesii* var. *caesia* (исключая прирост побегов) не обнаружено.

По имеющимся немногочисленным данным длина хвои у *P. menziesii* var. *viridis* составляет 20–35 мм, у var. *glaуca* – 15–25 мм, у var. *caesia* – до 20 мм [Колесников, 1974; Бродович, Бродович, 1979; Пирагс, 1979]. В Латвии и Эстонии длина хвои в интродукционных пунктах составляла от 24,6 до 33,3 мм [Звиризгд, 1971]. Средняя длина хвои в Центральном ботаническом саду в Минске составляет $27,0 \pm 0,6$ мм, ширина $1,5 \pm 0,06$ мм [Нестерович и др., 1986].

Для разных признаков характерен различный уровень индивидуальной изменчивости: для приростов и числу боковых побегов он определяется как повышенный (по шкале С.А. Мамаева, 1973); для большинства других признаков – низкий или средний. Когда же мы берем объединенную выборку (все три пункта вместе), то фенотипическая изменчивость деревьев оказывается более высокой – в большинстве случаев она средняя и повышенная (см. табл. 46).

Таким образом, у псевдотсуги Мензиса в условиях Башкирского Предуралья отчетливо выражена индивидуальная изменчивость по признакам вегетативной сферы (присутствуют особи «длиннохвойные» и «короткохвойные», «крупнопочекные» и «мелкопочекные», «густохвойные» и «редкохвойные» и т.д.); следовательно «интродуцированный генофонд» вида в регионе – неоднороден (гетерогенен). С микроэволюционных позиций это свидетельствует [Kleinschmit, Bastien, 1992; Kitzmiller, 1990] о потенциальной лабильности и приспособляемости (устойчивости) вида в условиях интродукции, в т.ч. при изменении природно-климатической обстановки; кроме того, это указывает на возможность эффективного отбора особей в селекционных целях по тем или иным признакам.

Приведем также морфометрические характеристики вегетативных органов для *P. menziesii* var. *glaуca* (дерево 6-Уфа, см. табл. 45) и *P. menziesii* var. *viridis* (14-Уфа) в сравнении с *P. menziesii* var. *caesia* (табл. 47).

Как видно, у основного таксона (var. *caesia*) в отличие от var. *glaуca* хвоя короче, но шире, вегетативные почки толще,

Морфометрические параметры vegetативных органов *P. menziesii* var. *ciliata*

Параметр	Уфа	Октябрьский	Бирск	По всем пунктам
	Среднее	СВ, %	Среднее	Среднее
Длина хвон., мм	26,1±0,92	13,7	25,2±0,38	7,9
	1,54±0,028***	6,9	1,82±0,041***	12,0
Ширина хвон., мм	Уфа-Октябрьский ***, Уфа-Бирск **; Октябрьский-Бирск - нет различий	9,0±0,21***	6,8±0,11***	8,5
Длина почек, мм	Уфа-Октябрьский ***; Уфа-Бирск - нет; Октябрьский-Бирск - **	3,4±0,06	7,4	3,0±0,05
Ширина почек, мм	Уфа-Октябрьский ***, Уфа-Бирск - нет различий; Октябрьский-Бирск - *	150,3±8,18***	21,1	87,7±4,26***
Прирост, мм	Уфа-Октябрьский ***, Уфа-Бирск - нет; Октябрьский-Бирск - нет	11,9±0,58	19,0	13,0±0,28
Число хвоников на 1 см побега	различия несущественны при всех попарных сравнениях	4,5±0,27*	23,8	3,7±0,15*
Число боковых побегов на 10 см побега	Уфа-Октябрьский *; Уфа-Бирск - нет; Октябрьский-Бирск - нет	21,5	5,0±0,65	4,0±0,15
				25,6

Признаки. * — различия средних достоверны на 0,05%-м уровне; ** — на 0,01%-м уровне; нет — нет различий; в Бирске средние параметры определены по 2 деревьям, поэтому СВ не рассчитывается.

охвоенность побегов выше. В сравнении с var. *viridis* хвоя у var. *caesia* также шире, почки более короткие и узкие, приросты боковых ветвей существенно меньше. Если сопоставить var. *glaucia* и var. *viridis*, то у второго таксона хвоя короче, почки длиннее и шире, а приросты намного длиннее.

Таблица 47

**Морфометрические параметры вегетативных органов *P. menziesii* var. *caesia*,
P. menziesii var. *glaucia* и *P. menziesii* var. *viridis***

Параметр	<i>caesia</i>	<i>glaucia</i>	<i>viridis</i>
Длина хвои, мм	25,5±0,38	28,7±0,83	25,4±0,48
	<i>caesia</i> – <i>glaucia</i> ***, <i>caesia</i> – <i>viridis</i> нет, <i>glaucia</i> – <i>viridis</i> **		
Ширина хвои, мм	1,73±0,034	1,43±0,017	1,44±0,010
	<i>caesia</i> – <i>glaucia</i> ***, <i>caesia</i> – <i>viridis</i> ***, <i>glaucia</i> – <i>viridis</i> нет		
Длина почек, мм	7,4±0,22	7,7±0,15	8,2±0,14
	<i>caesia</i> – <i>glaucia</i> нет, <i>caesia</i> – <i>viridis</i> *, <i>glaucia</i> – <i>viridis</i> *		
Ширина почек, мм	3,1±0,06	2,6±0,04	3,5±0,05
	<i>caesia</i> – <i>glaucia</i> ***, <i>caesia</i> – <i>viridis</i> ***, <i>glaucia</i> – <i>viridis</i> ***		
Прирост, мм	108,8±5,75	78,2±15,3	201,0±37,74
	<i>caesia</i> – <i>glaucia</i> нет, <i>caesia</i> – <i>viridis</i> ***, <i>glaucia</i> – <i>viridis</i> **		
Число хвоинок на 1 см побега	12,6±0,28	10,2±0,73	11,6±0,8
	<i>caesia</i> – <i>glaucia</i> *, <i>caesia</i> – <i>viridis</i> нет, <i>glaucia</i> – <i>viridis</i> нет		
Число боковых побегов на 10 см побега	4,0±0,15	3,8±0,51	4,7±1,26
	различия между средними несущественны при всех парных сравнениях		

Примечание. Средние значения для *P. menziesii* var. *caesia* взяты из табл. 46.

Более обобщенно рассматриваемые таксоны по вегетативной сфере можно охарактеризовать следующим образом: var. *caesia* – разновидность с более охвоенными побегами, более широкой хвоей и средними параметрами остальных признаков; var. *glaucia* выделяется наиболее длинной хвояй, узкими почками, наименьшей охвоенностью и наименьшим приростом боковых ветвей; var. *viridis* отличается наиболее крупными вегетативными почками и наибольшим приростом ветвей. Указанные фенотипические особенности могут служить подтверждением результатов идентификации трех таксонов, полученных нами на начальном этапе исследования по морфологии генеративных органов и окраске хвои (см. раздел 2.3, табл. 2).

Изменчивость генеративных органов

Для исследования были взяты зрелые женские шишки под пологом деревьев. Объемы выборок составили: в г. Октябрьском – 90 шишек и 88 семян *P. menziesii* var. *caesia*, в г. Уфе – 14 шишек и 402 семени *P. menziesii* var. *caesia*, 8 шишек *P. menziesii* var. *glaucia* (дерево 6-Уфа); в г. Бирске – 19 шишек и 50 семян *P. menziesii* var. *caesia* (1-Бир). Изучены следующие параметры [Мамаев, 1973, Путенихин, 1993]: длина и ширина шишек в раскрытом состоянии, длина и ширина семенных чешуй, число семенных чешуй, длина кроющих чешуй, длина семени с крылаткой, длина, ширина и толщина семени, ширина крылушки. Наиболее крупные шишки (речь идет пока что о *P. menziesii* var. *caesia*) формируются в насаждении в г. Октябрьском – в среднем они на 7,9 мм длиннее и на 8,5 мм шире, чем в Уфе, и на 16,8 мм длиннее и на 11,2 мм шире, чем в Бирске; размеры шишек в Бирске, таким образом, наименьшие (табл. 48).

По числу семенных чешуй картина различий между тремя пунктами сходная – 49 шт. в Октябрьском, 44 шт. в Уфе и 31 шт. в Бирске. По рассмотренным признакам псевдотусга в Бирске в какой-то степени сближается с мелкошишечной и малочешуйной (по ее ботаническому диагнозу; Уханов, 1949; Бродович, Бродович, 1979; Потапова, 2003) *P. menziesii* var. *glaucia*. Однако таксономическая идентификация на начальном этапе работы (см. раздел 2.3) показала, что по совокупности морфологических признаков, и в первую очередь, по характеру расположения кроющих чешуй (отсутствие их загиба) и окраске хвои «бирская» псевдотусга определяется как *P. menziesii* var. *caesia*. Уменьшенные параметры генеративных органов у псевдотусги в г. Бирске могут быть связаны с особенностями почвенно-климатических условий в Бирске, а также с индивидуальной изменчивостью («мелкошишечное» дерево). В целом же *P. menziesii* var. *caesia*, интродуцированная в Башкирском Предуралье, имеет более крупные шишки (длина шишек в среднем 66,5 мм, см. табл. 48), чем для нее указывается в литературе (около 50 мм) [Уханов, 1949; Бродович, Бродович, 1979; Потапова, 2003].

Семенные чешуи по своим параметрам в г. Октябрьском также наиболее крупные (см. табл. 48). Можно лишь указать

Морфометрические параметры генеративных органов *P. mentziesii* var. *caesia*

Параметр	Уфа	Октябрьский	Бирск	По всем пунктам
Длина шишки, мм	59,8±1,12	67,7±0,94	50,9±1,08	66,5±0,87
Ширина раскрытой шишки, мм	31,8±0,76	40,3±0,39	29,1±0,46	39,1±0,46
Число семенных чешуй, шт.	43,9±1,31	49,0±0,59	31,0±0,68	48,2±0,59
Длина семенных чешуй, мм	19,4±0,37	22,4±0,24	20,1±0,25	22,0±0,23
Ширина семенных чешуй, мм	20,4±0,35	22,2±0,24	19,0±0,14	21,9±0,22
Длина кроющих чешуй, мм	30,6±0,34	28,0±0,27	28,1±0,36	28,33±0,25
Длина семени с крылом, мм	14,18±0,047	15,37±0,226	13,15±0,083	14,28±0,057
Ширина крыла, мм	5,06±0,018	6,15±0,084	4,80±0,034	5,21±0,027
Длина семени, мм	7,57±0,023	7,82±0,093	7,66±0,055	7,62±0,024
Ширина семени, мм	4,00±0,016	4,21±0,058	4,13±0,036	4,05±0,016
Толщина семени, мм	2,06±0,009	2,47±0,033	2,18±0,013	2,14±0,011

П р и м е ч а н и е. * — различия средних достоверны на 0,05%-м уровне значимости; ** — на 0,01%-м уровне; *** — на 0,001%-м уровне; нет — нет различий.

на отсутствие достоверных различий по длине семенных чешуй между Уфой и Бирском. Длина кроющих чешуй максимальная в Уфе, тогда как Октябрьский с Бирском в этом отношении не различаются. Семена псевдотсуги в Октябрьском по всем признакам превосходят «уфимский» пункт интродукции, тогда как характер отличия-сходства между Уфой и Бирском и Октябрьским и Бирском неоднозначен по различным признакам (см. табл. 48). В целом характер изменчивости параметров генеративных органов между тремя пунктами интродукции подтверждает то положение, что рассмотренные деревья принадлежат к *P. menziesii* var. *caesia*.

У единственного дерева (6-Уфа), определенного нами как *P. menziesii* var. *glaucia* (см. раздел 2.3), морфологические параметры генеративных органов в сравнении с var. *caesia* выглядят следующим образом (табл. 49). Шишки у нее существенно короче (на 21,3 мм) и уже (на 11 мм), число чешуй значительно меньше (на 16 шт.), семенные чешуи более мелкие (на 3,7 мм по длине и на 2,0 мм по ширине), тогда как кроющие чешуи длиннее (на 3,2 мм). В целом, как уже было сказано в разделе 2.3, это соответствует ботаническому описанию данной разновидности псевдотсуги Мензиса [Щепотьев, 1949; Бродович, Бродович, 1979; Потапова, 2003].

Таблица 49

Морфометрические параметры генеративных органов *P. menziesii* var. *caesia* и *P. menziesii* var. *glaucia*

Параметр	<i>caesia</i>	<i>glaucia</i>
Длина, мм	$66,5 \pm 0,87^{***}$	$45,2 \pm 0,91^{***}$
Ширина раскрытої шишки, мм	$39,1 \pm 0,46^{***}$	$28,1 \pm 0,34^{***}$
Число семенных чешуй, шт.	$48,2 \pm 0,59^{***}$	$31,8 \pm 0,70^{***}$
Длина семенных чешуй, мм	$22,0 \pm 0,23^{***}$	$18,3 \pm 0,35^{***}$
Ширина семенных чешуй, мм	$21,9 \pm 0,22^*$	$19,9 \pm 0,34^*$
Длина кроющих чешуй, мм	$28,3 \pm 0,25^{**}$	$31,5 \pm 0,60^{**}$

Примечание. * — различия средних достоверны на 0,05%-м уровне значимости; ** — на 0,01%-м уровне; *** — на 0,001%-м уровне. Средние значения для *P. menziesii* var. *caesia* взяты из табл. 48.

На примере двух признаков женских шишек (длины шишек и числа семенных чешуй; табл. 50) охарактеризуем инди-

видуальную фенотипическую изменчивость *P. menziesii* var. *caesia*. Длина шишечек варьирует от дерева к дереву в интервале от 52 до 64 мм, число семенных чешуй в шишке — от 32,8 до 48,3 шт. (изменчивость последнего признака иллюстрирует рис. 32). По шкале С.А. Мамаева [1973] уровень фенотипической изменчивости оценивается как низкий и средний.

Таблица 50

Индивидуальная изменчивость *P. menziesii* var. *caesia*
по признакам генеративных органов

№ дерева	Длина шишечек, см	Число семенных чешуй, шт.
1-Уфа	61,9±0,95	46,7±2,33
2-Уфа	61,3±2,60	45,1±1,59
3-Уфа	56,9±1,18	47,5±1,40
4-Уфа	51,7±0,72	32,8±0,39
7-Уфа	52,9±0,67	40,6±0,45
9-Уфа	57,5±0,50	40,5±0,61
10-Уфа	53,1±1,24	37,9±0,67
12-Уфа	59,8±1,71	35,8±1,59
13-Уфа	58,9±0,78	34,2±0,73
15-Уфа	61,6±1,54	48,3±0,87
16-Уфа	53,2±0,73	46,0±0,49
17-Уфа	58,9±0,66	46,8±0,70
CV, %	6,5	13,4

Примечание. Различия между крайними значениями обоих признаков достоверны на 0,001%-м уровне значимости.

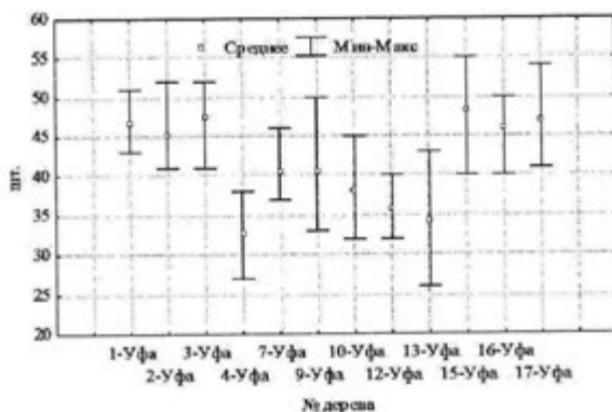


Рис. 32. Индивидуальная изменчивость числа семенных чешуй *P. menziesii* var. *caesia* в г. Уфе (по оси ординат, шт.)

Отчетливо выраженная индивидуальная изменчивость параметров генеративных органов установлена, например, в Йошкар-Оле и в Воронеже [Алимбек, 1989; Сучкова, 2002; Циунчик, 2009]. Итак, между деревьями имеются различия по параметрам генеративных органов, что, как и в случае с признаками вегетативной сферы, свидетельствует о гетерогенности «интродуцированного генофонда» псевдотсуги Мензиса.

4.6. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Способность растений к вегетативному размножению (черенками, прививкой) расширяет возможности получения посадочного материала, а при отсутствии семенного размножения, вегетативные методы размножения являются единственными возможными способами увеличения или сохранения редких видов растений. Возможность размножения интродуцентов, наряду с другими показателями, является важной характеристикой при интегральной оценке перспективности интродукции [Лапин, Сиднева, 1973].

Черенкование. Эксперименты проводились в 2006, 2007 и 2010 гг. С целью выяснения возможности укоренения и определения оптимальной для укоренения среды в апреле 2006 г. был проведен опыт по черенкованию псевдотсуги Мензиса стеблевыми черенками с использованием различных субстратов (рис. 33).

Черенки для опыта были взяты с боковых побегов 25-летних деревьев в г. Уфе. Укоренение проводилось в холодном парнике в условиях экспериментальной теплицы. В качестве субстратов были использованы: 1) песок, 2) торф, 3) вермикулит; 4) смесь торфа и песка, 5) смесь торфа и вермикулита, 6) смесь торфа, песка и вермикулита (в вариантах 1–3 посадка черенков была проведена 6 апреля, в вариантах 4–6 – 10 апреля). Каждый вариант опыта включал две повторности по 10 черенков с использованием стимулятора корнеобразования («Корневин») и две повторности по 10 черенков без стимулятора (контроль). Через год (дата учета 1 апреля 2007 г.) укоренение черенков, так же как и образование каллуса, отсутствовало; сохранность черенков варьировала от 5% до 70%.

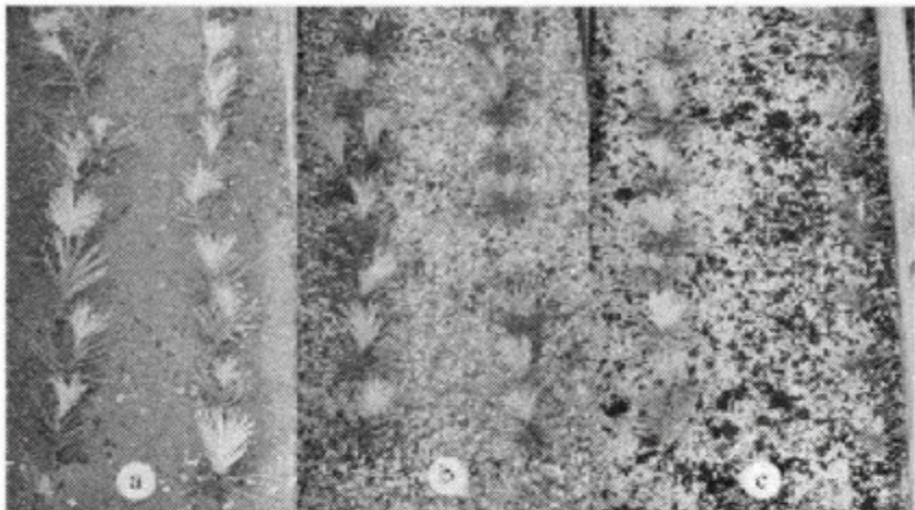


Рис. 33. Черенки *P. menziesii* в различных субстратах: песок (а), вермикулит (б), смесь торфа и вермикулита (с)

Весной 2007 г. (22 мая) опыт был повторен. В качестве субстрата использовали: 1) песок, 2) торф, 3) смесь торфа и перлита (повторности те же, что и в 2006 г.). Через 5 месяцев (дата учета 1 ноября 2007 г.) укоренение и каллусообразование также не отмечены. Очевидно, отсутствие укоренения в значительной степени связано с относительной старовозрастностью маточных растений (25–26 лет), что в целом характерно для многих хвойных растений (при этом в молодом возрасте хвойные деревья могут быть более или менее успешно размножены черенками) [Щарев и др., 2003].

В 2010 г. (28 мая) был проведен опыт по оценке способности псевдотсуги к размножению стеблевыми черенками в зависимости от возраста маточных растений. Черенки псевдотсуги были взяты с растений в возрасте 4, 8, 14 и 31 года. Каждый вариант опыта включал 3 повторности по 8–12 черенков в каждой. Черенки опудривались «Корневином»; укоренение проводилось в холодном парнике с туманообразующей установкой в условиях открытого грунта. Учет укореняемости проведен 30 сентября 2010 г. (табл. 51).

Укореняемость черенков *P. menziesii* в зависимости от возраста маточных растений

Возраст маточных растений, лет	Повторность, №	Количество черенков в повторности, шт.	Образование каллуса, %	Укоренение, %
4	1	12	17	67
	2	12	17	75
	3	12	8	75
	Среднее		14	72
8	1	10	10	80
	2	10	10	60
	3	10	10	40
	Среднее		10	60
14	1	8	13	13
	2	8	13	25
	3	8	0	0
	Среднее		8	13
31	1	10	0	0
	2	10	0	0
	3	10	10	0
	Среднее		3	0

Худший результат, как и ожидалось, наблюдался у черенков, взятых с 31-летнего дерева: укоренение отсутствовало, у 0,3% черенков образовался каллус (рис. 34 и 35). С 14-летних растений укоренилось 13% черенков и еще у 8% имело место образование каллуса. У черенков, взятых с 8-летних экземпляров укореняемость составила 60%, 10% черенков сформировали каллус. Самая высокая укореняемость (72%) наблюдалась у черенков, взятых с 4-летних растений, каллус образовали 14% черенков. По данным однофакторного дисперсионного анализа, установлено достоверное влияние фактора возраста на укореняемость черенков ($F = 25,9$; при $p < 0,01\%$).

Таким образом, прослеживается прямая зависимость укореняемости стеблевых черенков псевдотсуги от возраста маточных растений. Полученные нами результаты подтверждают литературные данные о том, что у псевдотсуги Мензиса относительно хорошо укореняются черенки только с молодых растений — 5–10-летнего возраста, а черенки с более старых экземпляров укореняются плохо или совсем не уко-

ренияются [Марковский, 2005; Щепотьев, 1982; Hermann, Lavender, 1990].



Рис. 34. Укореняемость черенков *P. menziesii* с растений разного возраста: 31-летних (а), 14-летних (б), 8-летних (с), 4-летних (д)

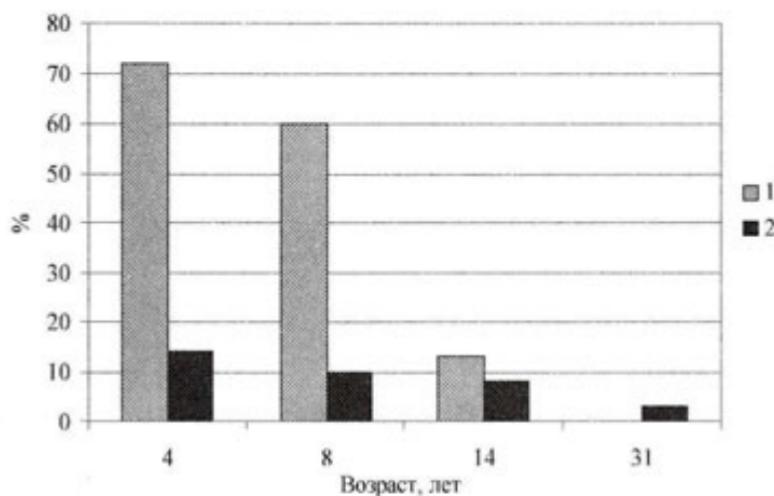


Рис. 35. Степень укореняемости, % (1) и каллусообразования, % (2) у черенков *P. menziesii* в зависимости от возраста маточных растений

Прививка. Опыты проводились в течение 3 лет. В 2006 г. (3 мая) проведен опыт по межвидовой прививке псевдотсуги на ель и пихту. Черенки были заготовлены 12 апреля с дерева

9-Уфа (возраст 28 лет) и до момента прививки хранились в холодильнике при температуре +5–7°C. Длина черенков (привоя) составляла 6–9 см. Данные по приживаемости прививок представлены в табл. 52. К моменту учета (1 ноября 2006 г.) прижились 4 прививки из 10, выполненных на подвоях ели, 3 из 10 на подвоях пихты. Такая низкая приживаемость, вероятно, связана со старовозрастностью подвоя (ель – 10–12 лет, пихта – около 15–17 лет) и привоя (28 лет), кроме того, имело место несоответствие размеров прививочных черенков и подвоя (последний был гораздо толще диаметра черенков). Через год (1 апреля 2007 г.) зафиксирована гибель всех прививок.

В 2007 г. (начало мая) для прививки в качестве подвоя были взяты 2-летние сеянцы ели, сосны и лиственницы, и 3-летние – пихты, в качестве привоя использовали черенки с дерева 9-Уфа (возраст 29 лет). Наибольшая приживаемость наблюдалась (см. табл. 52 и рис. 36 вкл.) при прививке псевдотсуги на ель обыкновенную (85%) и наименьшая – при прививке на сосну (60%).

Таблица 52

Приживаемость прививок *P. makiensis* на различном подвое

Подвой	Возраст подвоя, лет	Возраст привоя, лет	Количество прививок	Приживаемость, %
2006 г.				
Ель	10-12	28	10	40
Пихта	15-17	28	10	30
2007 г.				
Ель	2	29	20	85
Пихта	3	29	4	75
Сосна	2	29	20	60
Лиственница	2	29	20	70
2008 г.				
Сосна	3	2	40	88
Ель	3	2	20	90

Весной 2008 г. опыт по прививке был повторен еще раз. Черенки были заготовлены 20 апреля с 2-летних сеянцев псевдотсуги. В первых числах мая сделаны прививки псевдотсуги на 3-летние сеянцы ели и сосны (см. табл. 52). Приживаемость прививок оказалась выше (88–90%), чем в предыду-

шем году (особенно при прививке на сосну), что, очевидно, связано с меньшим возрастом привоя. Укажем, что по данным Л.В. Яковлевой [1970], при межвидовой прививке псевдотсуги на ель различными методами приживаемость составляла от 20 до 80%.

Таким образом, по результатам трехлетних опытов установлена зависимость степени приживаемости прививок от возраста привоя и подвоя — с увеличением возраста приживаемость прививок псевдотсуги Мензиса уменьшается.

* * *

Наблюдения за сезонным ритмом развития псевдотсуги Мензиса в г. Уфе свидетельствуют о том, что большинство растений проходят все фенологические фазы (исключая два неплодоносящих экземпляра, в т.ч. *P. menziesii* var. *viridis*); вид характеризуется периодичностью плодоношения. Продолжительность вегетации псевдотсуги (136 дней) в целом сопоставима с таковой у ели и пихты, следовательно, годовой цикл развития растений соответствует вегетационному периоду места интродукции.

Для псевдотсуги Мензиса характерно явление протерандрии (не в абсолютной форме) — обычно пыльники созревают раньше, чем женские «цветки»; вместе с тем во всех случаях наблюдается перекрывание периода функционирования мужской и женской фаз. При высоких значениях суммы положительных температур в весенний период, даты начала фенофазы «цветения» смещаются на более ранние сроки в большей степени, чем даты начала пыления, что, вероятно, свидетельствует о большей генетической детерминированности начала пыления у псевдотсуги Мензиса.

Большая часть растений при их групповом размещении в Ботаническом саду в г. Уфе вступают в генеративную fazу развития в возрасте 23–27 лет. Основным фактором, влияющим на уровень плодоношения, является низкая зимняя температура. По уровню плодоношения псевдотсуга сопоставима с елью сибирской и превосходит пихту сибирскую, однако после суровых зим наблюдается более низкий уровень плодо-

ношения у псевдотсуги по сравнению с елью, а иногда и пихтой. Пыльца псевдотсуги Мензиса не прорастает в растворах сахарозы любой концентрации.

По морфометрическим параметрам вегетативных и генеративных органов имеет место выраженная индивидуальная изменчивость: выделяются «длиннохвойные» и «короткохвойные» особи, «крупнопочечные» и «мелкопочечные», «крупно- и мелкошипичные» и т.д., следовательно «интродуцированный генофонд» вида в регионе – неоднороден (гетерогенен). Выявлены определенные фенотипические различия между тремя изученными разновидностями псевдотсуги Мензиса по размерам хвои, женских шишечек и вегетативных почек, охвоенности побегов, длине приростов боковых побегов и др.

При изучении вегетативного размножения показано, что степень укореняемости стеблевых черенков псевдотсуги Мензиса снижается с увеличением возраста маточных растений (с 72 до 0%). Приживаемость прививок аналогичным образом зависит от возраста привоя, а также подвоя; наиболее удачны прививки псевдотсуги Мензиса на сосну обыкновенную и ель сибирскую (88% и 90% соответственно).

Г л а в а 5

ТАКСАЦИОННО-ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

5.1. ТАКСАЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕРЕВЬЕВ И НАСАЖДЕНИЙ

Таксационная характеристика отдельных деревьев

Для изучения роста псевдотсуги Мензиса в сравнении с елью сибирской и пихтой сибирской (того же класса возраста, см. раздел 2.2) в условиях Ботанического сада в г. Уфе были определены следующие таксационные параметры: высота дерева, диаметр у основания ствола, диаметр на высоте 1,3 м и верхушечный прирост; на основе этих показателей вычислен объем древесины ствола каждого дерева. Результаты представлены в табл. 53. При сравнении по *t*-критерию Стьюдента и по результатам однофакторного дисперсионного анализа установлено на высоком доверительном уровне ($p < 0,001\%$), что псевдотсуга и ель по всем таксационным параметрам превышают пихту. Между псевдотсугой и елью статистически достоверных различий не выявлено. Следовательно, в условиях интродукции в г. Уфе рост деревьев псевдотсуги Мензиса сопоставим с показателями роста автохтонной ели сибирской (притом, что по абсолютному возрасту ель сибирская, так же как и пихта сибирская, старше псевдотсуги, см. раздел 2.2).

Данные по оценке жизненного состояния деревьев псевдотсуги Мензиса в сравнении с елью и пихтой в Уфе представлена в табл. 54. Деревья всех трех рассматриваемых видов оцениваются как здоровые. Серьезных патологий, таких как «ведьми-

Сравнительная характеристика роста *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*
и *Abies sibirica* в Ботаническом саду в г. Уфе

№	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (возраст от 25 до 35 лет в 2006 г.)			<i>Picea abies</i> (возраст не менее 34 лет)			<i>Abies sibirica</i> (возраст не менее 34 лет)			
	Д, см	Н, м	При- рост, см	Объем ствола, м ³	Д, см	Н, м	При- рост, см	Объем ствола, м ³	При- рост, см	
1	10,6	7,10	65	0,0209	7,9	5,37	74	0,0088	11,8	7,39
2	12,0	7,17	60	0,0270	6,2	4,14	34	0,0042	6,7	5,44
3	10,4	6,40	57	0,0181	9,6	7,02	45	0,0169	6,2	5,16
4	11,05	7,24	60	0,0231	10,8	8,12	50	0,0248	5,6	5,06
5	13,2	7,74	53	0,0353	11,1	8,78	38	0,0283	8,8	7,13
6	10,7	6,55	65	0,0196	12,4	10,08	28	0,0406	6,2	5,20
7	11,0	7,56	67	0,0239	13,8	6,35	65	0,0132	8,8	6,83
8	8,6	5,79	40	0,0112	8,9	7,72	60	0,0640	6,2	4,61
9	15,2	7,91	70	0,0478	17,8	8,49	45	0,0381	7,4	6,37
10	12,3	7,60	76	0,0301	13,1	8,10	50	0,0427	11,8	7,06
11	12,9	6,44	20	0,0280	14,2	6,38	50	0,0213	6,5	5,18
12	10,8	6,28	83	0,0192	11,3	9,69	55	0,0497	6,4	5,58
13	10,3	6,96	80	0,0193	14,0	6,90	67	0,0203	3,1	2,54
14	11,2	7,42	85	0,0244	10,6	5,36	55	0,0063	9,3	5,68
15	20,7	11,43	75	0,1282	6,7/	8,98	55	0,0284	12,2	7,84
16	18,0	9,67	88	0,0820	11,0	6,76	70	0,0191	5,4	3,43
17	19,6	10,50	33	0,1055	10,4	-	-	-	-	-
M	12,9± 0,85	7,6± 0,37	63,3± 4,54	0,0390± 0,008	11,1± 0,71	7,4± 0,41	52,6± 3,22	0,0267± 0,004	7,7±0, 81	30,8± 3,54

П р и м е ч а н и е. Номера деревьев для *Pseudotsuga menziesii* соответствуют деревьям 1-Уфа – 17-Уфа; 6-Уфа – var.
glauca, 14-Уфа – var. *wiridis*.

Жизненное состояние деревьев *Pseudotsuga menziesii* в сравнении с *Picea abies* и *Abies sibirica*

№ дерева	<i>Pseudotsuga menziesii</i>					<i>Picea abies</i>					<i>Abies sibirica</i>					
	Форма ствола	Паталогия	Густота кроны	ЖС	Форма ствола	Паталогия	Густота кроны	ЖС	Форма ствола	Паталогия	Густота кроны	ЖС	Форма ствола	Паталогия	Густота кроны	
1-Уфа	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
2-Уфа	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
3-Уфа	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
4-Уфа	прям.	нет	сред.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
5-Уфа	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
6-Уфа ¹	искр.	нет	сред.	здор.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
7-Уфа	прям.	нет	сред.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
8-Уфа	слабо	нет	сред.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
9-Уфа	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
10-Уфа	прям.	нет	густ.	ослаб.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
11-Уфа	слабо	нет	густ.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
12-Уфа	слабо	нет	сред.	здор.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
13-Уфа	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
14-Уфа ²	прям.	нет	густ.	ослаб.	прям.	нет	густ.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
15-Уфа	прям.	нет	сред.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
16-Уфа	прям.	нет	сред.	здор.	прям.	нет	средн.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.
17-Уфа	прям.	нет	сред.	здор.	прям.	нет	здор.	здор.	прям.	нет	нет	нет	прям.	нет	нет	здор.

Примечание. 6-Уфа¹ — *P. menziesii* var. *glauca*, 14-Уфа² — *P. menziesii* var. *viridis*; прям. — прямой ствол; искр. — искрилленный; густ. — густая крона; сред. — средняя; редк. — редкая; ЖС — жизненное состояние; здор. — здоровое жизненное состояние.

ны метлы», нарости или опухоли на стволе, поражения коры, не наблюдается. У одного экземпляра псевдотсуги (11-Уфа) наблюдалось загущение ветвей в мутовках, при этом усыхания ветвей нет, и дерево выглядит вполне здоровым. В 2005 и 2009 гг. у псевдотсуги обнаружены единичные шишки, пораженные шишковой огневкой *Dioryctria abietella* Den. et Schiff.; других вредителей за время исследований не зафиксировано.

Все экземпляры ели в той или иной степени поражаются хермесом зеленым *Sacchiphantes viridis* Rtzb.; на пихте вредителей не замечено. Таким образом, деревья псевдотсуги Мензиса по своему жизненному состоянию не уступают автохтонным хвойным видам, растущим в тех же условиях.

В 2006 г. нами обнаружены деревья псевдотсуги в городе Октябрьском в парке им. Нефтяников (4 экземпляра), перед фасадом здания городского суда (2 экземпляра); в 2010 г. также найден 1 экз. на площади Ленина. Результаты оценки параметров роста и жизненного состояния этих деревьев, а также 2 деревьев, растущих в дендрарии Бирской социально-педагогической академии, представлены в табл. 55. Деревья по росту в высоту и по диаметру ствола сильно различаются между собой. У большинства деревьев жизненное состояние здоровое (исключая одно дерево в г. Октябрьском).

Сравним характеристики роста деревьев в трех пунктах. По мере увеличения возраста (25–35 лет в Уфе, 33 года в Бирске и 47–51 год в Октябрьском) таксационные параметры деревьев закономерно возрастают (см. табл. 53 и табл. 55). Для более наглядного сопоставления определим средний ежегодный прирост по высоте и диаметру ствола (рис. 37). В Уфе прирост по диаметру ствола за 25–35 лет составляет 4,6 мм в год, по высоте – 27,3 см в год; в Бирске – за 33 года соответственно 4,9 мм и 26,7 см в год; в Октябрьском за 47–51 год – 4,9 мм и 31,0 см. По *t*-критерию Стьюдента значения среднего ежегодного прироста по диаметру и высоте при попарном сравнении всех пунктов достоверно не различаются.

Кратко сопоставим таксационные параметры деревьев с данными по другим интродукционным пунктам. В ботаническом саду в Уфе (см. табл. 53) средняя высота 25–35-летних деревьев составляет 7,6 м, диаметр ствола – 12,9 см, в дендрар-

рии в Бирске у 33-летних деревьев (см. табл. 55) — 8,8 м и 16,3 см. В Ярославской области деревья в возрасте 25–27 лет имели высоту 9–13 м и диаметр 20–26 см [Потапова, 2003], в Воронежской области (в возрасте 22 лет) — 9,4 м и 14,7 см [Обыденников и др., 1991], в Свердловской области (в 22 года) — 5–7 м и 5–10 см (в 25 лет они достигли высоты 8 м) [Мамаев, 1983; 2000]. Следовательно, в Уфе и Бирске высота и диаметр деревьев несколько меньшие, чем в районах центральной полосы России, но сопоставимы со Средним Уралом. Отдельно растущие деревья в Октябрьском (возраст 47–51 год) имеют высоту 14,8 м и диаметр 23,3 см (см. табл. 55). В Ленинградской области деревья 45-летнего возраста достигают 15,4 м и диаметра 25,5 см [Гиргилов, 1955], в Смоленской области у 40-летних экземпляров высота составляет 20 м, диаметр 22 см [Гродзов, 1952]. Таким образом, по диаметру ствола в этом классе возраста деревья в западной части Башкирского Предуралья не уступают районам европейской части России, а по высоте несколько отстают.

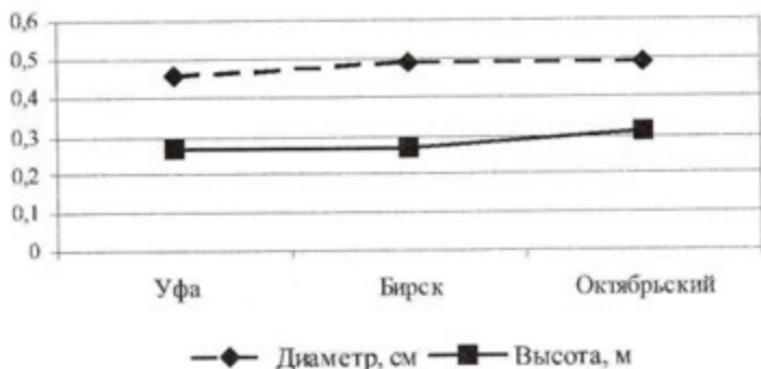


Рис. 37. Среднегодовой прирост деревьев по высоте и диаметру ствола в трех пунктах интродукции

Следует отметить, что единственный экземпляр var. *viridis* в Уфе характеризуется нами как относительно ослабленный по своему жизненному состоянию (хвоя имеется только на приростах последних 4–5 лет, тогда как у остальных деревьев она живет 8–10 лет; часть боковых побегов обмерзают в холодные зимы, см. раздел 6.1 и табл. 54). Данная разновид-

Таксационная характеристика деревьев *P. menziesii* в г. Октябрьском и г. Бирске

№ дерева	Диаметр ствола, см	Высота, м	Диаметр кроны, м	Расстояние до кроны, м	Примечания
4-Окт	23,5	10,0	8,0	3,5	В парке им. Петряникова г. Октябрьского (возраст 47 лет) Крона густая, очищаемость от сучьев хорошая, есть плохое опадение. Состояние здоровое
5-Окт	13,0	9,0	-	2,0	Угнетено соседними деревьями, крона флагообразная, редкая. Очищаемость от сучьев плохая, есть плохое опадение
6-Окт	15,5	17,0	5,0	2,5	Очищаемость от сучьев средняя, крона густая, есть плохое опадение. Состояние здоровое
7-Окт	23,0	13,5	6,	3,0	Крона густая, очищаемость от сучьев хорошая, есть плохое опадение. Состояние здоровое
8-Окт	26,0	17,0	-	3,5	У здания городского суда в г. Октябрьском (47 лет) Усохшая верхушка, дерево ослабленное, крона редкая, есть плохое опадение. Состояние ослабленное
9-Окт	31,0	20,0	5,0	6,0	Крона и трешинки, в нижней части флагообразная, есть плохое опадение. Состояние здоровое
10-Окт	31,0	16,8	5,4	2,5	У здания городской администрации на площади им. Ленина в г. Октябрьском (51 год)
М-Окт	23,3±2,64	14,8±1,54	5,9±0,56	3,34±0,50	Крона густая, есть плохое опадение. Состояние здоровое
Лендариарий	Бирской социально-педагогической академии (33 года)				
1-Бир	19,5	9,2	4,7	0,5	Крона средней густоты, яйцевидная, ствол прямой, есть плохое опадение. Состояние здоровое
2-Бир	13,0	8,4	3,0	2,5	Крона средней густоты, узкой яйцевидная, ствол слегка изогнутый, есть плохое опадение, состояние здоровое
М-Бир	16,3±3,25	8,8±0,40	3,9±0,85	1,5±1,00	

ность ведет происхождение из прибрежной части ареала псевдотсуги Мензиса: по данным многих авторов, эта разновидность имеет не только пониженную зимостойкость в условиях интродукции в Северной Европе [Dimitri, 1973; Larsen, 1978] и европейской части России [Едранов, 1982; Котова, 1989], но и сравнительно ослабленное жизненное состояние [Martinsson, 1990; Tigerstedt, 1990].

В целом можно заключить, что отдельно стоящие деревья в интродукционных пунктах Башкирского Предуралья характеризуются сходными таксационными параметрами и в большинстве случаев здоровым жизненным состоянием.

Таксационно-лесоводственная характеристика лесных культур *Pseudotsuga menziesii*

Для таксационного описания насаждения был использован участок лесных культур псевдотсуги Мензиса, находящийся в дендрологическом питомнике г. Октябрьского (см. раздел 2.2). Площадь всего участка составляет 767,7 кв. м, число живых и сухостойных деревьев – 156 (плюс одно дерево лиственницы). Для таксационно-лесоводственной характеристики насаждения была заложена пробная площадь размером 371,4 кв. м, включающая 125 деревьев (она не включала отдельные деревья псевдотсуги, расположенные по соседству в насаждении сосны обыкновенной). Возраст насаждения на момент обследования составил 50 лет.

Насаждение представляет собой одноярусный древостой, находящийся на ровном участке (экспозиция не выражена). Живой напочвенный покров редуцирован (тип леса редкотравный, проективное покрытие травяного яруса менее 2%). Подлесок редкий (проективное покрытие 3%), представлен *Euonymus verrucosa* Scop., *Berberis vulgaris* L., *Sorbus aucuparia* L., *Sambucus sibirica* Nakai, *Lonicera tatarica* L., *Acer platanoides* L., *Syringa vulgaris* L., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Amelanchier ovalis* Medik., *Crataegus* L. sp., *Cotoneaster* Medik. sp., произрастающими в основном по периметру насаждения. Почва – черноземовидная, тяжелосуглинистая, свежая. Значительное число деревьев насаждения находятся в генеративной фазе развития.

Результаты таксационного изучения насаждения приведены в табл. 56. В дополнение к представленным в таблице данным укажем, что максимальный диаметр в насаждении составляет 28 см, а максимальная высота — 21,8 м. Сравним показатели роста в высоту и по диаметру ствола с соответствующими значениями, определенными ранее для отдельных деревьев в Уфе, Бирске и Октябрьском. Их напрямую можно сопоставить с результатами таксации отдельных деревьев в самом г. Октябрьском, поскольку возраст здесь примерно одинаков (50 лет в культурах и 47–51 год у деревьев в городе). Получается, что по диаметру ствола отдельно растущие деревья (средний $D=23,3$ см, см. выше) почти на 10 см превосходят толщину стволов в культурах ($D = 13,7$ см). Следовательно, отдельно стоящие деревья псевдотуси растут в толщину гораздо интенсивнее, чем деревья в культурах, что является известной закономерностью. Значительное отставание по диаметру в культурах связано, очевидно, с высокой полнотой древостоя (см. табл. 56). По средним показателям роста в высоту отдельно стоящие деревья и насаждение друг от друга не отличаются (14,8 м).

Таблица 56

Таксационная характеристика насаждения *P. menziesii*

Площадь, га	Состав	Возраст	Класс возраста	$D_{ср}$	$H_{ср}$	Полнота	Класс бонитета	Запас, м ³ /га
0,0371	10Пс+Л Пс Л	50	III	13,7	14,8	1,8	II	386 370 16

Характер роста деревьев в насаждении в Октябрьском и отдельно расположенных деревьев в городах Уфе, Бирске и Октябрьском можно сопоставить, опять же используя показатель среднего ежегодного прироста. Средне-многолетний прирост в насаждении по диаметру ствола составляет 2,7 мм, по высоте 29,6 см; для деревьев в Уфе (4,6 мм и 27,3 см), Бирске (4,9 мм и 26,7 см) и Октябрьском (4,9 мм и 31,0 см) эти показатели были рассчитаны выше. Как видно, прирост деревьев в толщину в насаждении за все годы роста в среднем на 2 мм

уступает таковому у отдельно растущих деревьев. Другими словами, эти деревья дают прирост диаметра ствола в 1,7–1,8 раз больше, чем в насаждении. Итак, стволы отдельно стоящих деревьев псевдотсуги (в соответствующем возрасте) толще, чем в насаждении, но не отличаются по высоте.

Укажем, что у псевдотсуги (7Пс3Е) в Закарпатье запас древесины в 42-летнем возрасте составил 484 куб. м/га, а в другом насаждении в 53-летнем возрасте (10Пс) – 875 куб. м/га [Бродович, 1950]. В Латвии 50-летний древостой псевдотсуги с небольшой примесью лиственницы характеризовался запасом в 489 куб.м/га [Гиргидов, 1955]. В Липецкой области у псевдотсуги в 43-летнем возрасте продуктивность составила 262 куб. м/га [Щепотьев, 1982]. Следовательно, насаждение псевдотсуги в условиях западной части Башкирии уступает по продуктивности украинским и прибалтийским культурам, но в целом характеризуется как высокопродуктивное. Кроме того, по своей производительности псевдотсуга несколько превосходит лесные культуры ели сибирской, соответствует сосне обыкновенной и уступает лиственнице Сукачева соответствующего класса возраста [Ситников, 1997].

В процессе таксационного описания на пробной площади деревья распределялись не только по ступеням толщины, но и по категориям технической годности [Калинин и др., 1985], селекционным категориям [Вересин и др., 1985] и жизненному состоянию [Алексеев, 1989]. «Деловых» деревьев в насаждении оказалось 48,8%, «полуделовых» – 34,4, «древяных» – 16,8%. Исходя из этого для данного насаждения в целом установлен 3 класс товарности. Следует отметить, что техническая годность деревьев в насаждении, особенно в высокополнотном, где имеют место естественное самоизреживание и сильная дифференциация деревьев по росту (и жизненному состоянию, см. ниже), сильно связана со ступенями толщины. Деревья низких степеней толщины, как правило, менее развиты, имеют сниженную жизненность и техническую годность.

Проведем расчет класса товарности насаждения псевдотсуги для половины перечетной таблицы (табл. 57) со ступенями толщины от 16 до 28 см (эти цифры выше среднего диаметра насаждения). В результате находим, что «деловые»

Перечетная ведомость на пробной площади *P. menziesii* (участок лесных культур в г. Октябрьском)

Су- пеп- ти- зини- цы Деловые здоро- вые	Нормальные средние			Минусовые			Су- хоз- стой- кость	Лист- вен- нича	Всего без сухо- стей
	Деловая	Полуделовые	Полуделовые	Полуделовые	Полуделовые	Дрожащие			
	здор- вые	ослаб- ленные	выс	здор- вые	ослаб- ленные	сильно ослаб- ленные	ослаб- ленные	сильно ослаб- ленные	отми- рающие
6									
8									
10									
12									
14									
16									
18									
20									
22									
24									
26									
28									
30									
32									
Итого	1	54	6	9	4	10	18	2	4
								9	8
								22	1
									125

деревья составляют 71,8%, «полуделовые» — 28,2%, а «дровяные» деревья не представлены; класс товарности в этом случае составляет 2, что указывает на возможность получения высокооценной деловой древесины в искусственных насаждениях псевдотсуги в условиях интродукции в регионе.

По результатам селекционной оценки деревьев в насаждении распределяются следующим образом (см. табл. 57): нормальных лучших — 0,8%, нормальных средних — 58,4, минувовых — 40,8%, и в целом насаждение характеризуется как «нормальное среднее». Отметим, что к данной селекционной категории принадлежат большинство насаждений автохтонных хвойных пород лесной зоны России [Вересин и др., 1985]. Наличие единичных «нормальных лучших» деревьев указывает на то, что в искусственных насаждениях псевдотсуги в условиях интродукции могут вестись эффективные селекционные мероприятия.

По жизненному состоянию распределение деревьев в изученном древостое следующее: здоровых — 50,3%, ослабленных — 21,8, сильно ослабленных — 7,5, отмирающих — 5,4, сухостоя — 15,0%. Индекс относительного жизненного состояния (ОЖС) равняется 68,8%, что говорит об ослабленном жизненном состоянии насаждения в целом. Опять же (как и в случае с товарностью) полученная оценка не полностью отражает жизненность насаждения, поскольку наиболее ослабленные деревья и весь сухостой принадлежат к самым низшим ступеням толщины согласно перечетной ведомости (см. табл. 57). Ослабление жизненного состояния деревьев наименьших диаметров отражает не только их устойчивость, сколько характер дифференциации деревьев в древостое в процессе их роста. В таком случае оценим жизненное состояние для наиболее продуктивной части древостоя (ступени толщины от 16 до 28 см). Здоровых деревьев здесь 94,9%, ослабленных — 5,1%, сильно ослабленных, отмирающих и сухостоящих — нет; индекс ОЖС составляет 98,5%, что характеризует данную часть древостоя как «здоровую».

В связи с этим попытаемся определить приблизительную густоту посадки насаждения. На пробной площади в настоящее время представлено 125 живых деревьев и 22 сухостоя-

ных; имеется также один пень от срубленного дерева. Всего, таким образом, на участке было посажено не менее 148 деревьев. В пересчете на 1 га это составляет 3985 шт./га. Следовательно, в момент посадки число саженцев составляло не менее этой цифры.

Определенное нами среднее расстояние между рядами в насаждение составило 0,97 м. Ширина пробной площади равняется в среднем 7,55 м с расстоянием между рядами 1,08 м. Сопоставление этих цифр показывает, что при посадке насаждения 40 лет тому назад работники питомника придерживались дистанции в 1 м между рядами.

В пределах пробной площади имеется 7 рядов псевдотсуги; средняя длина ряда составляет 49,35 м, и в расчете на каждый ряд приходится 21,1 дерево, следовательно, расстояние между растениями в ряду в настоящее время составляет в среднем 2,34 м (рис. 38 вкл.). Схема размещения растений в рядах показывает, что имеется 16 явных разрывов; примерное количество растений, выпавших в результате отпада или естественного самоизреживания древостоя, составляет, по крайне мере, 36 экземпляров (без учета пня). Следовательно, при посадке (в пределах нашей пробной площади) имелось 184 саженца. В таком случае густота посадки составит 4954 шт./га и средний шаг посадки в ряду — 1,78 м. Скорее всего, густота была еще выше, поскольку мы не можем подсчитать даже приблизительно число выпавших в процессе самоизреживания растений, особенно в первые годы и десятилетия жизни. Рассчитанный нами шаг посадки можно проверить также по первому (северному) ряду насаждения, где отпад выражен в наименьшей степени: здесь в настоящее время представлено 25 экземпляров и имеется всего лишь 4 вероятных посадочных места; итого 29 растений в первом ряду размещены со средним расстоянием 1,71 м. Таким образом, шаг посадки составлял не более 1,7–1,8 см (возможно, варьировал от 0,5 до 1,8 м) и густота посадки составляла около 5000 шт./га. Значит, за время жизни насаждения в связи с отпадом и естественным самоизреживанием древостоя в результате конкурентных взаимоотношений и влияния абиотических факторов выпало (с учетом нынешнего сухостоя) как минимум 32% деревьев.

5.2. ЕСТЕСТВЕННОЕ СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ

Способность к естественному семенному размножению в условиях интродукции – важная характеристика адаптации растений, используемая в оценке перспективности интродукции [Лапин, Сиднева, 1973; Лапин и др., 1979; Трулевич, 1991]. Наличие самовозобновления у псевдотсуги Мензиса в условиях интродукции отмечается для Прибалтики [Гиргидов, 1955; Мауринь, 1957; Пирагс, 1968, 1979; Звиргзл и др., 1972] и Украины [Бродович, 1950].

Характер возобновления псевдотсуги Мензиса в дендрологическом питомнике в г. Октябрьском дает основание говорить о формировании интродукционной популяции этого вида (см. также раздел 3.2). Участок лесных культур псевдотсуги имеет прямоугольную форму с размерами 7,8 x 49,7 x 7,3 x 49 м, вытянут с запада-юго-запада на восток-северо-восток, условно – с запада на восток, ориентация длинных сторон 75° (рис. 39 вкл.). Основные полевые исследования естественного возобновления были проведены в октябре 2009 г.

Для получения основных характеристик возобновления псевдотсуги проводился перечет сеянцев как под пологом насаждения, так и вне его (рис. 40 вкл.). В пределах области с наиболее обильным возобновлением (за пределами насаждения) были заложены 5 полос пробных площадок размером 1 x 1 м параллельно северной (длинной) стороне насаждения: 1 полоса – на расстоянии 2,7 м (11 площадок на полосе шириной 5,4 м площадью 280 кв. м), 2 полосы – на расстоянии 8,1 м (10 площадок на полосе того же размера), 3 полоса – на расстоянии 13,5 м (11 площадок на полосе того же размера), 4 полоса – на расстоянии 22,5 м (12 площадок на полосе шириной 5,6 м площадью 257 кв. м), 5 полоса – на расстоянии 28,1 м (11 площадок на полосе предыдущего размера). Линия пробных площадок проходила через середину каждой полосы. Расстояние между площадками на линии составляло 4–5 м.

На каждой учетной площадке, как уже было сказано в разделах 2.3 и 3.2, сеянцы псевдотсуги дифференцировали по возрастам, при этом растения до 5 лет определяли как самосев, от

6 лет — как подрост [Аношин, 1976; Методы изучения лесных..., 2002]. Под пологом насаждения и за пределами области, где были размещены учетные площадки, проводился сплошной перечет без учета возраста. Общий размер популяционного поля «возобновления» псевдотсуги находили путем определения расстояний до наиболее удаленных от насаждения сеянцев. Число сеянцев под пологом насаждения составило 124 экз. (3339 шт. в пересчете на гектар; табл. 58), причем в северной половине насаждения мы имеем 3150 шт./га, а в южной — 189 шт./га.

Таблица 58

Характеристика естественного возобновления *P. menziesii* в г. Октябрьском

Площади	Количество самосева и подроста, экз.	Площадь, кв. м	Плотность, экз./кв. м	Количество самосева и подроста, тыс. шт./га
Учет по пробным площадкам				
1 полоса (11 площадок)	9645	279,93	34,4	344,5
2 полоса (10 площадок)	4983	279,93	17,8	178,0
3 полоса (11 площадок)	2392	279,93	8,5	85,5
4 полоса (12 площадок)	408	257,4	1,6	15,8
5 полоса (11 площадок)	187	257,4	0,7	7,3
Сплошной перечет				
Участок южнее насаждения	22	396,3	0,05	0,5
Насаждение	124	371,42	0,33	3,3
остальная площадь	48	1433,42	0,03	0,3
Всего	17809	3555,73	5,0	50,1
дорога	-	617,03	-	
пашня	-	163,44	-	
в целом дороги и пашня		780,47	-	
Вся площадь популяционного поля	17809	4336,20	4,2	41,7

Сравним полученные данные с другими исследованиями. В Латвии численность подроста в спелых насаждениях колеблется от 500 до 7000 шт./га [Пирагс, 1968]; в 60-летнем насаждении псевдотсуги с елью был отмечен самосев псевдотсуги в количестве 500 шт./га [Пирагс, 1979]. В одном из латвийских участков лесных культур псевдотсуги зафиксирован подрост до 6900 шт./га в 1946 г. и 8000 шт./га в 1953 г. [Мауринь, 1957]. Наилучшее естественное возобновление у псевдотсуги на тер-

ритории бывших союзных республик отмечено в Украине в Закарпатье: под пологом 38–53 летних культур псевдотсуги был выявлен обильный 1–3-летний самосев в количестве от 52 000 до 237 000 шт./га [Бродович, 1950]. Таким образом, в условиях Башкирии естественное возобновление псевдотсуги под пологом древостоя (3,3 тыс. шт./га, см. выше) сопоставимо с данными по Прибалтике и уступает таковым по Украинскому Закарпатью. В целом естественное возобновление вида под пологом леса в наших условиях в сравнительном плане можно оценить как удовлетворительное («слабое» по шкале В.Г. Нестерова: 3–5 тыс. шт./га).

Посмотрим, как возобновляется псевдотсуга за пределами насаждения. На прилегающем к южной стороне насаждения участке (площадью 396 кв. м), представленном сосновой обыкновенной с кустарниковым подлеском (см. рис. 40 вкл. и табл. 58), число сеянцев возобновления – 22 экз. (555 шт./га). Далее к югу и западу от пробной площади возобновление полностью отсутствует. Основная масса сеянцев сосредоточена в кустарниковых зарослях к северу от стены насаждения (плотность зарослей – от средней до густой; подрост сосны, ели и березы), где и были заложены пробные площадки (см. выше).

Наибольшее количество сеянцев – 9645 экз. (344 тыс. шт./га) – отмечено в первой полосе (середина которой отстоит на 2,7 м от стены насаждения; рис. 41 вкл.; см. также рис. 40 вкл.). На второй полосе общая численность самосева и подроста снижается в 1,9 раза (4983 экз., или 178 тыс. шт./га). На третьей полосе по сравнению с первой объем возобновления уменьшается в 4 раза (2392 экз., 85 тыс. шт./га), или в 2,1 раза по сравнению со второй полосой. На четвертой полосе сеянцев становится меньше, чем на первой полосе в 21,8 раза (408 экз., 16 тыс. шт./га), или в 5,4 раза по сравнению с третьей полосой.

Наконец, на наиболее удаленной пятой полосе (25,3–30,9 м от стены леса) численность возобновления снижается в 47,4 раза по сравнению с первой, и в 2,2 раза – по сравнению с предыдущей полосой (187 экз., или 7 тыс. шт. га; см. табл. 58). Таким образом, по мере «пошагового» удаления от стены насаждения псевдотсуги общее количество самосева закономерно убывает, что наглядно демонстрирует график (рис. 42).



Рис. 42. Снижение плотности возобновления *P. menziesii* по мере удаления от стены маточного насаждения

Согласно шкале В.Г. Нестерова, оценка успешности естественного возобновления проводится с учетом его возраста, при этом определяется доля самосева (1–5 лет), подроста 6–10 лет и подроста 11–15 лет в общей структуре возобновления (шкала дифференцирована в зависимости от того, какая из этих возрастных групп преобладает). В нашем случае численное превосходство имеет самосев, доля которого составляет 58,5% (табл. 59), и шкала Нестерова предусматривает следующие градации: хорошее возобновление – более 10 тыс. шт./га, удовлетворительное – 5–10 тыс. шт./га, слабое – 3–5 тыс. шт./га, плохое – менее 3 тыс. шт./га. Итак, даже на расстоянии около 30 м от насаждения естественное возобновление (более 7,0 шт./га, см. табл. 58) характеризуется как удовлетворительное. На ближних же к источнику обсеменения участках возобновление оценивается как хорошее.

Таблица 59

Распределение сеянцев *P. menziesii* в зависимости от удаления от стены леса

№ полосы	Расстояние от стены леса до линий пробных площадок, м	Возобновление на полосах, тыс. шт./га		
		всего	самосев	подрост
1	2,7	344,5	260,0	84,5
2	8,1	178,0	138,0	40,0
3	13,5	85,5	57,3	28,2
4	22,5	15,8	7,5	8,3
5	28,1	7,3	3,7	3,6

Имеются немногочисленные литературные сведения о характере возобновления псевдотсуги на опушках лесных культур, которые мы можем сравнить с полученными нами результатами. Так, в Скриверском дендрологическом парке (Латвия) в 1962 г. на освещенной опушке 63-летнего насаждения псевдотсуги 6–10-летних сеянцев было выявлено 700 шт./га, старше 10 лет – 600 шт./га (т.е. всего 1300 шт./га подроста); однолетние всходы не зафиксированы, а 2–5-леток было 1600 шт./га [Звиргзл и др., 1972]. В Эстонии в 35-летних лесных культурах псевдотсуги возобновление отсутствовало как внутри, так и за пределами насаждения [Гиргилов, 1955]. Таким образом, в условиях г. Октябрьского на участках, прилегающих к насаждению псевдотсуги, естественное возобновление идет значительно лучше, чем, например, в Прибалтике.

Популяционное поле возобновления псевдотсуги распространяется к северу, северо-востоку и востоку от маточного насаждения, что закономерно в связи с преобладанием здесь юго-западных ветров (вектор розы ветров имеет северо-восточное направление). Площадь популяционного поля, которая определялась на основе вычерчивания многоугольника по наиболее удаленным сеянцам (см. выше), составила 4336,2 кв. м (0,43 га). Крайние дальние растения удалены на расстояние 45–57 м от центра северного края маточного насаждения – это характеризует дальность распространения семян на исследуемом участке псевдотсуги Мензиса. Вычисленное общее количество сеянцев на популяционном поле 17 809 экз. (41,7 тыс. шт./га). Если исключить из популяционного поля площадь тех участков, где возобновление невозможно (2 дороги и участок регулярно культивируемой папини), то численность возобновления будет достигать 50,1 тыс. шт./га (см. табл. 58, рис. 40 вкл.).

Характер размещения сеянцев псевдотсуги в популяционном поле (интродукционной популяции) оценивался посредством коэффициента дисперсии (отношение дисперсии к среднему количеству сеянцев) [Одум, 1986; Заугольнова и др., 1988], который вычислялся по данным учета сеянцев на 55 учетных площадках в наиболее плотной по характеру размещения части популяционного поля.

$$\sigma^2/M = 287,9/11,7 = 24,6$$

Полученное отношение дисперсии к средней арифметической, равное 24,6, значительно больше единицы, что характеризует распределение сеянцев лжетсуги Мензиса в интродукционной популяции как групповое (контагиозное).

Укажем дополнительно, что самовозобновление автохтонных темнохвойных видов Южного Урала — ели сибирской и пихты сибирской — в лучших для этих видов лесорастительных условиях на Уфимском плато составляет: для ели — от 16,2 до 46 тыс. шт./га [Мартынов и др., 2002; Кулагин и др. 2006], для пихты — от 16,2 до 34 тыс. шт./га [Мартынов и др., 2002; Кулагин, Давыдовичев, 2007]. Следовательно, по успешности самовозобновления псевдотсуга Мензиса в условиях Башкирского Предуралья (50,1 тыс. шт./га в среднем; см. выше, а также табл. 58) не уступает ели сибирской и превосходит пихту сибирскую.

Оценка самовозобновления проведена также на участке псевдотсуги в Уфе. Здесь под пологом основной группы (14 экз. в возрасте 29–32 лет) отмечено 8 сеянцев в возрасте от 2 до 5 лет. В непосредственной близости от группы из трех растений (возраст 39 лет) отмечено 6 сеянцев в возрасте от 1 до 4 лет. Слабое самовозобновление предположительно связано с относительно коротким сроком плодоношения маточных растений (3 экз. с 1995 и 12 экз. с начала-середины 2000 гг.), а также с задернением прилегающих к насаждению территорий (сейный газон). Для содействия естественному возобновлению в 2007 г. были заложены 25 минерализованных площадок по 1 м² каждая в пяти концентрически расходящихся от центра насаждения полосах, расположенных через 5 метров одна от другой по вектору преобладающих (юг-север) ветров. В течение трех лет наблюдений отмечен только единичный самосев на двух площадках (1 и 2 экз.), расположенных в непосредственной близости от насаждения. Это связано, в первую очередь, с пересыханием верхних горизонтов почвы на участке насаждения в раннелетний период. Наличие, хотя и немногочисленного, разновозрастного самосева в посадке псевдотсуги в г. Уфе, а также повышение полнозернистости и всхожести

семян с возрастом растений (см. раздел 3.1), позволяет предположить возможное увеличение численности самосева и расширение площади самовозобновления в будущем.

Таким образом, несмотря на достаточно суровые климатические условия, в г. Октябрьском Республики Башкортостан (см. раздел 2.1) псевдотсуга Мензиса продуцирует обильное естественное возобновление. Возможно, это крайний восточный пункт культивирования вида в России со столь впечатляющими характеристиками самовозобновления. Полученные результаты свидетельствуют о хорошей приспособляемости псевдотсуги Мензиса к природно-климатическим условиям западной части Республики Башкортостан.

* * *

Оценка таксационных параметров отдельных деревьев в Ботаническом саду в г. Уфе показывает, что псевдотсуга Мензиса в возрасте 25–35 лет соответствует по росту в высоту (7,6 м) и по диаметру ствола (12,9 см) ели сибирской и превосходит пихту сибирскую соответствующего класса возраста. Параметры роста отдельно расположенных деревьев в озеленении г. Октябрьского (возраст 47–51 год) составляют 14,8 м по высоте и 23,3 см по диаметру ствола. В перерасчете на возраст среднемноголетний ежегодный прирост в Уфе, Октябрьском и Бирске очень близок (0,27–0,31 м в год по высоте и 4,6–4,9 мм в год по диаметру ствола), что говорит о сходном ходе роста деревьев во всех трех пунктах интродукции. Большинство деревьев имеют здоровое жизненное состояние.

Участок лесных культур псевдотсуги Мензиса 50-летнего возраста в г. Октябрьском характеризуется высокой продуктивностью (средняя высота древостоя 14,8 м, средний диаметр 13,7 см, запас древесины 386 куб. м/га, II класс бонитета, полнота 1,8). По своей производительности насаждение несколько уступает западноевропейским, украинским и прибалтийским культурам псевдотсуги, но превосходит насаждения центрально-черноземной полосы России (Липецкая область), а также и искусственные насаждения ели сибирской

соответствующего класса возраста в Башкирии (приближаясь в этом отношении к сосне обыкновенной). По категориям технической годности деревьев наиболее продуктивная часть насаждения характеризуется II классом товарности, по селекционной категории насаждение — нормальное среднее.

Естественное возобновление вида на участке лесных культур (г. Октябрьский, западная часть Башкирского Предуралья) характеризуется очень высокими показателями. Если под пологом насаждения (3,3 тыс. шт./га) возобновление определяется как удовлетворительное (оно сопоставимо с данными по Прибалтике), то за пределами насаждения, к северо-востоку от стены леса, оно оценивается как весьма хорошее (344,5 тыс. шт./га вблизи древостоя и 7,3 тыс. шт./га — на удалении около 30 м). В перерасчете на все популяционное поле возобновления число сеянцев достигает в среднем 50 тыс. шт./га, что значительно выше, чем, например, в Прибалтике.

Г л а в а 6

ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

6.1. ЗИМОСТОЙКОСТЬ

Устойчивость интродуцентов к зимним температурам является одним из важнейших факторов успешности интродукции и дальнейшего культивирования новых видов в данном регионе. Зимостойкость псевдотсуги на территории Ботанического сада определялась нами на протяжении 6 лет по 7-балльной шкале [Лапин и др., 1975]. Зимостойкость псевдотсуги Мензиса в целом по всей изучавшейся группе растений за период наблюдений высокая (табл. 60). У большинства растений псевдотсуги в г. Уфе, относящихся к *P. menziesii* var. *caesia*, не наблюдалось зимнего повреждения хвои и побегов. В 2006 г. отсутствовало плодоношение у всех растений псевдотсуги, вероятно, из-за зимнего повреждения генеративных почек. Сильные повреждения хвои и побегов имело дерево 14-Уфа, являющееся прибрежной формой псевдотсуги Мензиса (*P. menziesii* var. *viridis*), у которого частично подмерзли 3–4-летние побеги и хвоя на них. У пихты сибирской плодоношение в этот год также отсутствовало, а у ели сибирской было очень слабым. В 2010 г., отличавшемся особенно суровыми зимними условиями, наблюдалось значительное поражение хвои и побегов у *P. menziesii* var. *viridis*; усыхание части хвои и побегов наблюдалось у большинства деревьев *P. menziesii* var. *caesia* (особенно у деревьев 6-Уфа, 8-Уфа и 10-Уфа, у которых частично подмерзли 2–3-летние побеги и хвоя; рис. 43 вкл.). Характер поражения хвои и побегов у дерева 10-Уфа несколько отличался от других деревьев, пострадавших от воздействия зимних температур. У большинства деревьев поражен-

Таблица 60

Зимостойкость *R. menziesii* в г. Уфе по годам

№ дерева	Зимостойкость, баллы						Общий балл
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	
1-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
2-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
3-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
4-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
5-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
6-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
7-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
8-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
9-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
10-Уфа	I	I	I	I	I	II*	I-II
11-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
12-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
13-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
14-Уфа	I	III	I	I	I	III	I-III
15-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
16-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
17-Уфа	I	I	I	I	I	I*	I
Общий балл	I	I-III	I	I	I	I-III	I-III
Ель	I	I	I	I	I	I	I
Пихта	I	I	I	I	I	I	I

Причина I и I* — зимние повреждения в нижней и средней частях кроны, а также у отдельных ветвей, не снижают указанный зеленый балл зимостойкости.

ная хвоя была желтого цвета и постепенно опала в течение вегетационного периода, так же как и у *P. menziesii* var. *viridis* (14-Уфа). У дерева 10-Уфа хвоя имела красноватый оттенок и до конца сезона сохранялась на дереве (см. рис. 43 вкл.). Красноватый оттенок хвои обычно проявляется при поражении хвойных растений обыкновенным шютте, кроме того, это может свидетельствовать о длительном недостатке воды [Журавлев и др., 1974].

Надежных диагностических признаков поражения растения возбудителями обыкновенного шютте (или других видов шютте) [Журавлев и др., 1974], а также возбудителями диапортового усыхания ветвей [Трейвас, 2010] не обнаружено. Симптоматика поражений не позволяет однозначно трактовать их как зимние повреждения или как результат патогенного воздействия. Более ясная картина причин поражения хвои и побегов может быть получена при последующих наблюдениях за деревом 10-Уфа.

Шкала оценки зимостойкости [Лапин и др., 1975] была разработана для лиственных деревьев и кустарников, она оценивает степень подмерзания побегов по всей кроне растений (см. раздел 2.3). Характер зимних повреждений хвои и побегов у псевдотсуги Мензиса по нашим наблюдениям иной: повреждения отмечаются только в нижне-средней части кроны (от уровня снега до высоты 2,5–3 м) или у отдельных ветвей. Выше расположенная хвоя и побеги, а следовательно, и точки роста растений, остаются неповрежденными даже у прибрежной разновидности (*P. menziesii* var. *viridis*). Учитывая локальный характер повреждений и сохранность всех активных точек роста и хвои в верхней, наиболее продуктивной, ассимилирующей части кроны, наблюдавшиеся повреждения, в зависимости от их площади и возраста подмерзших побегов, отмечены баллами I* и II*, а у *P. menziesii* var. *viridis* – баллом III (см. табл. 60).

Сравнительные данные по Уфе и другим интродукционным пунктам свидетельствуют о высокой зимостойкости *P. menziesii* var. *caesia* в обычные, не экстремальные по зимним условиям, годы. В суровые зимы повреждаются годичные приросты побегов даже в Минске [Щепотьев, 1982]. В Москве (ГБС) псевдотсуга имеет балл зимостойкости I [Лапин и др., 1975]

(рис. 44 вкл.). В Чувашии у прибрежной разновидности псевдотсуги ежегодно подмерзают одно- и многолетние побеги, ее зимостойкость характеризуется баллом IV, в отдельные годы — баллом V [Едранов, 1982], однако не ясно, имеют ли здесь повреждения локальный или абсолютный характер. В Йошкар-Оле псевдотсуга var. *caesia* достаточно устойчива к неблагоприятным зимним условиям, имеет нормальный рост и развитие (см. рис. 44 вкл.). В Татарстане прибрежная форма вполне зимостойка, но чувствительна к поздним весенним заморозкам [Алимбек, 1978]. На Урале (г. Екатеринбург), где зимние условия более суровы, из-за сильного подмерзания псевдотсуга теряет присущую ей одностольную форму и растет многоствольным широким кустовидным деревцем [Мамаев, 2000], однако, по нашим наблюдениям в 2006 г., растения псевдотсуги Мензиса в Екатеринбурге сохраняют присущую ей форму роста (дерево), плодоносят и находятся в удовлетворительном жизненном состоянии (см. рис. 44 вкл.). В Новосибирском ботаническом саду растения псевдотсуги также не изменяют свою жизненную форму (см. рис. 44 вкл.).

Молодые растения псевдотсуги менее толерантны к низким зимним температурам, но с возрастом зимостойкость растений повышается [Шкутко, 1970; Обыденников и др., 1991]. Значительная гибель молодых растений (до 30–40% от общего их числа) наблюдалась нами в 2010 г. среди естественного возобновления (интродукционной популяции) псевдотсуги в г. Октябрьском (рис. 45 вкл.). Гибель растений, вероятно, обусловлена суровыми зимними условиями 2009–2010 гг., однако, как и в случае специфических поражений у дерева 10-Уфа (см. выше), нельзя однозначно трактовать причины выпада растений как результат влияния низких зимних температур либо патогенного воздействия.

В зимы, отличающиеся особо суровыми условиями, растения псевдотсуги Мензиса (*P. menziesii* var. *caesia*) в г. Уфе относительно менее зимостойки, чем автохтонные виды ель сибирская и пихта сибирская. В целом по всему периоду наблюдений var. *caesia* и var. *glauca* по зимостойкости сопоставимы с елью и пихтой, а *P. menziesii* var. *viridis* уступает им в этом отношении.

6.2. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ И ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ ИНТРОДУКЦИИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

Интродукционная устойчивость

При оценке интродукционной устойчивости псевдотсуги Мензиса по шкале Н.В. Трулевич [1991] (табл. 61) 10 экземпляров псевдотсуги Мензиса в насаждении в г. Уфе могут быть отнесены к высокоустойчивым растениям (рис. 46 вкл., см. также рис. 2 вкл.) с рядом оговорок.

Продуктивность и размеры этих растений ниже, чем у растений в природе в том же классе возраста, а также они имеют более замедленный темп онтогенеза. Это относится и к группе устойчивых растений, у которых помимо этого отсутствует самостоятельное возобновление. Два экземпляра (11-Уфа и 14-Уфа-var. *viridis*) отнесены к слабоустойчивым растениям, отличаясь от группы более устойчивых растений только отсутствием плодоношения, а 14-Уфа еще и несколько меньшей зимостойкостью.

Оба экземпляра в г. Бирске (рис. 47 вкл.) отнесены к группе устойчивых растений.

Подробнее рассмотрим данные по устойчивости отдельных деревьев псевдотсуги Мензиса в озеленении г. Октябрьского. Деревья находятся здесь в парке им. Нефтяников (4 экз.), перед фасадом здания городского суда (2 экз.) и перед зданием городской администрации (1 экз.). Дерево псевдотсуги (10-Окт) у здания городской администрации на площади им. Ленина высажено вместе с тремя экземплярами ели колючей голубой (*Picea pungens Glauca*) в качестве декоративного оформления фасада здания; два экземпляра ели располагаются с правой стороны фасада, по одному экземпляру ели и псевдотсуги — с левой (см. табл. 55 и рис. 48).

Растения возле здания городского суда являются частью рядовой посадки из трех деревьев ели колючей и двух псевдотсуг (рис. 49). Одно дерево (9-Окт) высокое, с мощным стволом, второе (8-Окт), посаженное на расстоянии около метра от первого, ослаблено, с усохшей вершиной и редкой хвоей (см. раздел 5.1 и табл. 55).

Интродукционная устойчивость отдельных деревьев *P. menziesii*

№ дерева	Таксон	Балл
Высокоустойчивые растения		
2-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
3-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
4-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
7-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
9-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
10-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
13-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
15-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
16-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
17-Уфа	var. <i>caesia</i>	IV
Устойчивые растения		
1-Уфа	var. <i>caesia</i>	III
5-Уфа	var. <i>caesia</i>	III
6-Уфа	var. <i>glauca</i>	III
8-Уфа	var. <i>caesia</i>	III
12-Уфа	var. <i>caesia</i>	III
4-Окт	var. <i>caesia</i>	III
5-Окт	var. <i>caesia</i>	III
6-Окт	var. <i>caesia</i>	III
7-Окт	var. <i>caesia</i>	III
9-Окт	var. <i>caesia</i>	III
10-Окт	var. <i>caesia</i>	III
1-Бир	var. <i>caesia</i>	III
2-Бир	var. <i>caesia</i>	III
Слабоустойчивые растения		
11-Уфа	var. <i>caesia</i>	II
14-Уфа	var. <i>viridis</i>	II
8-Окт	var. <i>caesia</i>	II

Псевдотсуги в парке им. Нефтяников (4-7-Окт) представляют собой рядовую посадку из четырех деревьев вдоль центральной дорожки парка (см. табл. 55 и рис. 50-51 вкл.). Возможно, раньше деревьев в ряду было больше, но по каким-то причинам они выпали или были спилены. Расстояние между

растениями 6–8 м. Дерево 5-Окт здесь несколько угнетено соседними деревьями, имеет флагообразную крону.



Рис. 48. Дерево *P. menziesii* var. *caesia*
у здания администрации
г. Октябрьского (дерево 10-Окт),
слева от него дерево
Picea pungens «*Glaucia*»



Рис. 49. Деревья *P. menziesii* var. *caesia*
(8-Окт в центре, 9-Окт справа)
у здания городского суда
г. Октябрьского

Итак, большинство растений псевдотсуги в озеленении г. Октябрьского имеют хорошее жизненное состояние (кроме 5-Окт и 8-Окт), периодически плодоносят, имеют высокие таксационные показатели, но не дают самосева (см. раздел 5.1), — они отнесены к группе устойчивых растений. Основная причина ухудшения состояния деревьев 5-Окт и 8-Окт — угнетение со стороны рядом стоящих деревьев других пород, но при этом характеризуются хорошим плодоношением, дерево 8-Окт, как имеющее худшее жизненное состояние, отнесено к слабоустойчивым, 5-Окт — к устойчивым.

Если говорить в целом о трех пунктах интродукции, то из 24 экземпляров *P. menziesii* var. *caesia* 10 экз. (41,7%) являются высокоустойчивыми, 12 экз. (50,0%) — устойчивыми, 2 экз.

(8,3%) — слабоустойчивыми. Единственный экземпляр var. *glaucia* (6-Уфа) отнесен к группе устойчивых растений, а единственный экземпляр var. *viridis* (14-Уфа) характеризуется слабой интродукционной устойчивостью.

Интегральная оценка перспективности интродукции

Результаты интегральной оценки перспективности интродукции по комплексу показателей [Лапин, Сиднева, 1973] отражены в табл. 62.

В Уфе полное одревеснение побегов наблюдается у всех растений псевдотсуги. Пониженную зимостойкость имеет только *P. menziesii* var. *viridis* (дерево 14-Уфа, см. раздел 6.1). Все растения сохраняют присущую им форму роста (габитус), имеют высокую побегообразовательную способность и хороший ежегодный прирост в высоту. Отсутствует пыление и цветение, а следовательно, и плодоношение у одного растения *P. menziesii* var. *caesia* (11-Уфа) и у *P. menziesii* var. *viridis* (14-Уфа). При оценке способа размножения в культуре учитывалось наличие самосева под пологом насаждения. Так как определить конкретное дерево, давшее самосев было невозможно, высшая оценка (балл 10) была установлена для деревьев с наибольшей частотой плодоношения (3–4 года из 6 лет наблюдений; см. раздел 4.3) и с наибольшим средним баллом плодоношения (не менее 1 балла). В соответствии с этим большинство растений псевдотсуги Мензиса в г. Уфе отнесены к группе I — вполне перспективных (сумма баллов 97–100), деревья 11-Уфа и 14-Уфа к группе III — менее перспективных (сумма баллов 67 и 62 соответственно).

Псевдотсуга Мензиса в озеленении г. Октябрьского имеет хорошие показатели роста и нормальное развитие (кроме 5-Окт и 8-Окт), все деревья плодоносят, но не дают самосева, в общей сложности растения имеют от 89 до 97 баллов, шесть из семи экземпляров оцениваются как наиболее перспективные (I группа) и один экз. (8-Окт), как перспективный (II группа).

По данным визуальных наблюдений и согласно оценке жизненного состояния, наиболее продуктивной части насаждения г. Октябрьского, не включающей экземпляры, угнетен-

Оценка перспективности интродукции *P. menziesii*

№	Одревес- нение побегов	Зимо- стой- кость	Сохранение формы роста	Побегообра- зовательная способность	<i>P. menziesii</i> var. <i>coerulea</i>	Прирост в высоту	Генера- тивное развитие	Возможный спо- соб размноже- ния в культуре	Сумма баллов	Группа перспек- тивности
1-Уфа	20	25	10	5	5	25	7	7	97	I
2-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	10	100	I
3-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	10	100	I
4-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	97	97	I
5-Уфа	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
7-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
8-Уфа	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
9-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
10-Уфа	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
11-Уфа	20	25	10	5	5	1	1	67	67	III
12-Уфа	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
13-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
15-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
16-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
17-Уфа	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
4-Окт	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
5-Окт	20	25	5	5	5	25	7	95	95	I
6-Окт	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
7-Окт	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
8-Окт	20	25	5	5	2	25	7	89	89	II
9-Окт	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
10-Окт	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
Окт (насаждение)	20	25	10	5	5	25	10	100	100	I
1-бэр	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
2-бэр	20	25	10	5	5	25	7	97	97	I
6-Уфа	20	25	10	<i>P. menziesii</i> var. <i>glauca</i>	5	25	7	97	97	I
14-Уфа	20	20	10	<i>P. menziesii</i> var. <i>viridis</i>	5	1	1	62	62	II

ные соседними деревьями в процессе самоизреживания древостоя (см. раздел 5.1), деревья характеризуются высшим баллом перспективности интродукции (I группа).

Оба экземпляра псевдотсуги Мензиса в г. Бирске имеют хорошее жизненное состояние, плодоносят, но не дают самосева — они также попадают в I группу перспективности.

В целом из 24 экз. *P. menziesii* var. *caesia* 22 дерева (91,6%) относятся к группе наиболее перспективных, 1 экз. (4,2%) — к группе перспективных и 1 экз. (4,2%) — менее перспективных. Единственное растение *P. menziesii* var. *glaucia* вошло в группу наиболее перспективных, а дерево *P. menziesii* var. *viridis* — в группу менее перспективных.

Сравним результаты по оценке перспективности интродукции с результатами определения интродукционной устойчивости отдельных деревьев псевдотсуги Мензиса в Башкирии. В основной массе деревья, вошедшие в I и II группы интродукционной перспективности, оцениваются по шкале интродукционной устойчивости как «высоко устойчивые» и «устойчивые», кроме «слабоустойчивого» дерева 8-Окт. Данный экземпляр по сумме баллов вошел во II группу перспективности, поскольку имеет хорошее плодоношение. Оба экземпляра, вошедшие в III группу менее перспективных растений (11-Уфа и 14-Уфа-var. *viridis*), по шкале устойчивости оцениваются как «слабоустойчивые». Таким образом, результаты оценки деревьев по двум методикам в целом совпадают, что увеличивает достоверность полученных результатов.

В целом псевдотсуга Мензиса, а точнее ее разновидности *P. menziesii* var. *caesia* и *P. menziesii* var. *glaucia*, является вполне перспективным для широкой интродукции в природно-климатических условиях Башкирского Предуралья. *P. menziesii* var. *viridis* менее устойчива, но могла бы культивироваться в более защищенных от зимних холодов местоположениях.

6.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ *PSEUDOTSUGA MENZIESII* В ОЗЕЛЕНЕНИИ И ЛЕСНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

Псевдотсуга Мензиса является высоко декоративным деревом, выделяющимся своими красивыми, оригинальными по

форме и окраске, шишками, густой и длинной (с восковым налетом) хвоей [Вольф, 1915; Жизнь растений, 1978; Маргайлик, Кирильчик, 1984; Александрова, Александров, 2005; Путенихин, 2007]. По содержанию витамина С в хвое она пре-восходит сибирский кедр, ель и даже пихту; кроме того, она обладает высокой фитонцидностью, которая в отличие от многих других растений одинакова высока в течение всего года [по: Щепотьев, 1982]. Псевдотсуга относится к числу наиболее крупных, быстрорастущих и долгоживущих деревьев планеты (*P. menziesii* var. *viridis* – до 95–115 м по высоте и до 700 лет, иногда 1000–1400 лет – по продолжительности жизни; остальные разновидности – до 45–50 м и до 400 лет) [Уханов, 1949; Качалов, 1969; Озолин и др., 1974; Холявко, 1981].

Имеются многочисленные рекомендации по использованию псевдотсуги Мензиса в озеленении городов западных районов СНГ и средней полосы России [Кабанов, 1955; Шкутко, Чаховский, 1972; Шкутко, 1975; Озолин, Лысова, 1977; Александрова, 1980, 1990; Земкова, 1980; Матыш, 1983; Шестопалова, Шипилова, 1997]. *P. menziesii* var. *caesia*, как устойчивая к промышленным газам низким зимним температурам, рекомендуется для культивирования в западной и центральной лесостепной частях России [Антипов, 1979; Лапин и др., 1979; Александрова, 1980, 1990; Сучкова, 2002; Лазарева, 2005]. В литературе данных о применении псевдотсуги Мензиса в городских посадках мало: отмечается незначительное использование ее в озеленении Сочи [Истратова, 1964], Воронежа [Шестопалова, 1980; Сучкова, 2002], Ростова-на-Дону [Горбок, 1986], Самары [Розно, 2007], Москвы [Плотникова и др., 2005], в некоторых городах Белоруссии [Шкутко, 1973].

В городском озеленении Башкортостана псевдотсуга Мензиса представлена, как уже говорилось (см. раздел 2.2, а также 6.2), только в г. Октябрьском. Город Октябрьский довольно крупный населенный пункт с численностью населения более 100 тыс. человек, с относительно высоким уровнем автомобильного движения и со всеми сопутствующими крупному городу загрязнителями воздуха.

Полученные нами результаты изучения биологических особенностей *P. menziesii* var. *caesia*, свидетельствующие о хоро-

шем жизненном состоянии и высоких таксационных характеристиках деревьев в городских посадках г. Октябрьского, а также в Ботаническом саду в Уфе и дендрарии г. Бирска, говорят о возможности гораздо более широкого введения псевдотсуги в озеленение в городских условиях Башкирского Предуралья. Она может использоваться в качестве высокодекоративного паркового или аллейного дерева. С учетом ее относительного светолюбия в генеративном периоде, она может рекомендоваться для посадки на улицах и в парках (группами), при этом расстояние между растениями должно составлять не менее 5–6 м в группах и 3–4 м в аллеях.

В США и Канаде, а также при интродукции в Западной Европе псевдотсуга имеет широкое народно-хозяйственное значение. Древесина ее выделяется высокими физико-механическими качествами, устойчивостью против гниения [Древесные породы мира, 1982; Дроздов, 1998]. Она используется для возведения массивных, прочных и долговечных построек, из нее изготавливают свайные конструкции, мачты, портовые сооружения, железнодорожные шпалы, бондарные изделия, опоры, столбы для линий электропередачи, настилы для полов и паркетные блоки, окна, двери, крепежный шахтный лес, резервуары для химических производств, шпон фанеры и многое другое [Холявко, 1981; Древесные породы мира, 1982; Щепотьев, 1982; Bitner, 2007]. Хорошо известно ее использование в Северной Америке в качестве «новогодней елки» — при этом она выращивается на специальных плантациях [Мухин, 1978].

Широкое распространение псевдотсуга Мензиса (главным образом ее прибрежная разновидность) получила в европейских странах — здесь она стала одной из важнейших пород при создании лесных культур [Пирағс, 1979; Щепотьев, 1982; Дроздов, 1998; Путенихин, 2007]. В некоторых европейских странах, например, в Испании и Франции, выращиваемая в культуре псевдотсуга стала одной из главных технических пород, за счет быстрого роста и высокого качества древесины, оборот рубки псевдотсуги в Испании составляет 20–25 лет [Щепотьев, 1982]. Это дерево признано как перспективное для закладки лесных культур и использования в лесном хозяйстве

в прибалтийских странах, Беларуси, Украине [Гиргидов, 1955; Лысоконь, 1960; Бродович, 1969; Шкутко, 1970; Глоба-Михайленко, 1981; Пирагс, 1982; Щепотьев, 1982].

В России, кроме использования в озеленении, псевдотсуга также рекомендуется для лесовосстановления, агролесомелиорации и создания полезащитных насаждений в западных и южных регионах [Озолин и др., 1974; Озолин, Лысова, 1977; Холявко, 1981; Щепотьев, 1982; Дроздов, 1998]. Полученные нами данные о биологических и лесоводственных особенностях псевдотсуги Мензиса (в первую очередь, *P. menziesii* var. *caesia* – как наиболее устойчивой и зимостойкой среди изученных разновидностей) позволяет считать ее перспективной для создания лесных культур и в Башкирском Предуралье. Таксационные характеристики вида на участке лесных культур в г. Октябрьском (см. раздел 5.1) показывают, что по продуктивности и показателям роста в культуре она не уступает местным хвойным породам (приближается к сосне обыкновенной и превосходит ель сибирскую и пихту сибирскую). Кроме того, в нашем регионе вид отличается весьма высокими показателями естественного возобновления.

Имеются рекомендации по технологии создания промышленных культур псевдотсуги Мензиса в Украине [Бродович, Шляхта, 1979]. Здесь предлагается создавать смешанные и чистые (групповой и рядовой посадкой) культуры. В случае чистых рядовых посадок 2-летними сеянцами рекомендуется схема размещения 1,5–2 м между рядами и 1–1,5 м в ряду (3,3 тыс. шт./га). В Прибалтике для создания культур 3–4-летними саженцами считается целесообразным использовать схему размещения 2 x 1,5 м (в ряду) или 2 x 2 м [Пирагс, 1982]. При использовании саженцев с закрытой корневой системой рекомендуется также схема посадки 3 x 0,7–1 м [Дроздов, 1998]. При создании лесных культур местных пород на Урале в зоне лесостепи и широколиственно-хвойных лесов используют схемы размещения 2,5–3 x 0,5 м в зоне лесостепи и 3–4,5 x 0,8–1,5 м в зоне хвойно-широколиственных лесов [Новосельцева, Родин, 1984].

Согласно проведенному нами изучению (см. раздел 5.1), размещение саженцев в лесных культурах в г. Октябрьском

составляло 1 м между рядами с шагом посадки не более 1,7–1,8 м – значительный отпад растений в результате самоизреживания древостоя (не менее 32% деревьев) свидетельствует о «перегущенности» саженцев при закладке культур. С учетом имеющихся рекомендаций мы можем предложить следующую схему создания лесных культур псевдотсуги Мензиса в Башкирском Предуралье 3–10-летними саженцами: 2,5 x 1,5 м. Шаг посадки в 1,5 м будет обеспечивать необходимое естественное самоизреживание древостоя и «подгон» его роста в высоту, а расстояние в 2,5 м в междуурядьях – более интенсивный прирост по диаметру ствола. В этом случае у деревьев будет формироваться хорошо очищенный ствол с высокоподнятой кроной, что вкупе с увеличением толщины стволов обеспечит высокую продуктивность древостоя. Густота посадки при этом составит 2600 шт./га. В качестве лесокультурных площадей под посадку псевдотсуги Мензиса следует выбирать участки с плодородной свежей почвой при ее сплошной подготовке.

Результаты интродукционного изучения экзотического северо-американского вида – псевдотсуги Мензиса – свидетельствуют о том, что эта хвойная порода представляет большой интерес для озеленения и лесного хозяйства в Башкирском Предуралье.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Качество семян *P. menziesii* при интродукции в Башкирском Предуралье (масса 1000 шт. — 9,1 г, энергия прорастания — 17,7%, всхожесть — 34,1, полнозернистость — 34,5%) ниже, чем на родине вида в Северной Америке, но сопоставимо с другими интродукционными пунктами России, Белоруссии и Прибалтики. Искусственное опыление смесью пыльцы повышает показатели качества семян по сравнению со свободным опылением: массу в 1,2 раза, полнозернистость и всхожесть в 1,9 раз; качество семян при искусственном само опылении снижается. Энергия прорастания семян снижается, а количество покоящихся семян повышается по мере увеличения срока нахождения растений в генеративной фазе развития, что является адаптивной реакцией растений, направленной на удлинение времени прорастания и сохранности проростков в поздневесенний и раннелетний период. Псевдотсуга Мензиса в опытной культуре на начальных этапах онтогенеза по росту и темпам развития не уступает ели сибирской и опережает пихту сибирскую.

Интродукционная популяция псевдотсуги Мензиса, формирующаяся на базе искусственного насаждения (г. Октябрьский), характеризуется как нормальная, неполночленная. На основе показателей роста и развития растений выделены возрастные состояния на начальных этапах онтогенеза. Жизненность (виталитет) популяции на стадиях от проростков до имматурного возрастного состояния высокая.

Большинство растений псевдотсуги Мензиса проходят все фенологические фазы. Продолжительность вегетации псевдотсуги (136 дней) сопоставима с елью сибирской и пихтой сибирской, что свидетельствует о соответствии цикла развития растений псевдотсуги вегетационному периоду места интровер-

дукции. Псевдотсуга Мензиса вступает в фазу плодоношения в возрасте 23–27 лет. Основным фактором, влияющим на уровень плодоношения, является низкая зимняя температура. Растения псевдотсуги характеризуются периодичностью плодоношения, что характерно также для ели и пихты. У псевдотсуги Мензиса имеет место протерандрия (не в абсолютной форме): обычно пыльники созревают несколько раньше, чем женские «цветки», но в целом мужская и женская фазы в значительной степени перекрываются.

Псевдотсуга Мензиса в районе интродукции характеризуется выраженной индивидуальной изменчивостью («гетерогенностью») по морфологическим признакам вегетативных и генеративных органов, что расширяет возможности адаптации вида в новых условиях.

С увеличением возраста маточных растений эффективность укоренения стеблевых черенков уменьшается (с 72% до 0%). Приживаемость прививок аналогичным образом зависит от возраста привоя и подвоя. Наиболее эффективны прививки псевдотсуги Мензиса на сосну обыкновенную и ель сибирскую (88% и 90% соответственно).

По своей производительности участок лесных культур псевдотсуги Мензиса 50-летнего возраста в г. Октябрьском (средняя высота древостоя 14,8 м, средний диаметр 13,7 см, запас древесины 386 куб. м/га, II класс бонитета, полнота 1,8) пре-восходит насаждения псевдотсуги в центрально-черноземной полосе России, а также и лесные культуры ели сибирской соответствующего класса возраста в Башкирском Предуралье. Наблюдается успешное естественное возобновление (более 50 тыс. шт./га): в этом отношении псевдотсуга сопоставима с елью и превосходит пихту в лучших для этих видов лесорас-тительных условиях.

По зимостойкости и интродукционной устойчивости *Pseudotsuga menziesii* var. *caesia* и *P. menziesii* var. *glaucia* являются вполне перспективными для широкой интродукции в при-родно-климатических условиях Башкирского Предуралья (в т.ч. в озеленении и лесном хозяйстве). *P. menziesii* var. *viridis* менее устойчива, но могла бы культивироваться в более за-щищенных от зимних холодов местоположениях.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенов Е.С., Аксенова Н.А. Декоративные растения. – М.: АВФ, 1997. – Т. I. – 560 с.
- Александрова М.С. Интродукция хвойных в ГБС АН СССР // Интродукция древесных растений. – М.: Наука, 1980. – С. 48–65.
- Александрова М.С. Хвойные экзоты для озеленения Москвы // Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. – М.: Наука, 1990. – С. 62–81.
- Александрова М.С., Александров П.В. Хвойные растения в вашем саду. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2005. – 160 с.
- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. – № 4. – С. 51–57
- Алимбек Б.М. Основные факторы зимостойкости древесных экзотов в условиях южной тайги // Структура популяций и устойчивость растений на Урале. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. – С. 116–123.
- Алимбек Б.М. Рост сеянцев псевдотсуги в г. Йошкар-Ола // Бюл. ГБС. – 1989. – Вып. 152. – С. 50–54.
- Андреев К.А. Интродукция деревьев и кустарников в Карелии. – Петрозаводск: Карелия, 1977. – 144 с.
- Антипов В.Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. – Минск: Наука и техника, 1979. – 216 с.
- Аношин Р.М. Практикум по дендрологии и лесоводству. – М.: Лесн. пром-ть, 1976. – 184 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. – 532 с.
- Бобореко Е.З. О вторичном приросте некоторых хвойных экзотов // Сб. науч. работ. – Минск: АН БССР, 1961. – Вып. 2. – С. 194–197.
- Бродович Т.М. Зеленая дугласия в культуре УССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Львов, 1950. – 22 с.
- Бродович Т.М. Опыт внедрения дугласии зеленої в западных областях УССР // Лесное хозяйство. – 1955. – № 5. – С. 77–79.

Бродович Т.М. Культуры псевдотсуги в лесных насаждениях СССР: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. — Киев, 1969. — 56 с.

Бродович Т.М. Архитектоника корневых систем дугласовой пихты // Рациональное использование лесосырьевых ресурсов и повышение продуктивности лесов. — Ивано-Франковск, 1972. — С. 152—154.

Бродович Т.М., Бродович М.М. Деревья и кустарники запада УССР. Атлас. — Львов: Вища школа, 1979. — 251 с.

Бродович Т.М., Шляхта Я. М. Методические рекомендации по технологии создания промышленных культур дугласовой пихты в Карпатах. — Львов: Львов. лесотехн. ин-т, 1979. — 28 с.

Буторина А.К. Онтогенетические механизмы адаптации интродуцентов // Проблемы интродукции и экологии Центрального Черноземья. — Воронеж: ВГУ, 1997. — С. 113—116.

Вафин Р.В., Путенихин В.П. Боярышники: Интродукция и биологические особенности. — М.: Наука, 2003. — 224 с.

Вересин М.М., Ефимов Ю.Л., Арефьев Ю.Ф. Справочник по лесному селекционному семеноводству. — М.: Агропромиздат, 1985. — 245 с.

Вольф Э.Л. Декоративные кустарники и деревья для садовъ и парковъ. — Петроградъ: Изданіе А.Ф. Девріена, 1915. — 464 с.

Вольф Э.Л. Хвойные деревья и кустарники Европейской и Азиатской частей СССР. — Л.: Ленингр. лесн. ин-т, 1925. — 173 с.

Георгиевский С.Д. О натурализации древесных пород в Финляндии (Очерк I — Хвойные породы) // Лесопромышленное дело. — 1927а. — № 7—8. — С. 6—8.

Георгиевский С.Д. Перспективы натурализации и акклиматизации древесных пород в Белоруссии. Дендрологический очерк. — Минск, 1927б. — 20 с.

Георгиевский С.Д. Итоги и перспективы интродукции древесных пород в Белоруссии // Развитие сети и создание производственных баз озеленения населенных пунктов. — Минск: Госиздат БССР, 1955. — С. 70—80.

Гиргидов Д.Я. Интродукция древесных пород на северо-западе СССР. — М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. — 48 с.

Глоба-Михайленко Д.А. Этапы интродукции лесных древесных растений и их массовое семенное размножение // Теоретические и методические вопросы изучения семян интродуцированных растений. — Баку, 1981. — С. 11—13.

Горбок В.М. Опыт выращивания псевдотсуги Мензиса в Ростовской области // Итоги интродукции растений. — Ростов: Ростов. ун-т, 1986. — С. 55–64.

ГОСТ 13056.4-67. Семена деревьев и кустарников. Методы определения массы 1000 шт. семян. — М., 1967.

ГОСТ 13056.6-97. Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести. — Минск: ИПК Издательство стандартов, 1998. — 31 с.

Гроздов Б.В. Дендрология. — М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. — 436 с.

Давыдовичев А.Н., Кулагин А.Ю. Особенности предгенеративного этапа онтогенеза *Abies sibirica* (*Pinaceae*) в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Бот. журнал. — 2009. — Т. 94, № 5. — С. 675–687.

Деревья и кустарники Северного Кавказа дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. — Нальчик: Типогр. им. Революции 1905 г., 1967. — 536 с.

Дерюга Е.С. Мурзов А.И. Особенности роста и развития некоторых интродуцированных деревьев и кустарников в Раифском лесном массиве // Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. — С. 67–72.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований. — М.: Колос, 1973. — 416 с.

Дочинджер Л.С. Атмосферные загрязнители и их влияние на листья лесных деревьев // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнений. — Таллин: АН ЭССР, 1982. — Ч. 1. — С. 48–75.

Древесные породы мира. Справочник. — М.: Лесная пром-сть, 1982. — Т. II. — 352 с.

Дроздов И.И. Хвойные интродуценты в лесных культурах. — М.: МГУЛ, 1998. — 137 с.

Едранов Е.А. Древесные экзоты Чувашии. — Чебоксары: Чуваш. книж. изд-во, 1982. — 80 с.

Жизнь растений в 6 томах. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. — М.: Просвещение, 1978. — Т. 4. — 448 с.

Журавлев И.И., Крангауз Р.А., Яковлев В.Г. Болезни лесных деревьев и кустарников. — М.: Лесная пром-сть, 1974. — 160 с.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — М.: Наука, 1984. — 424 с.

Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988. — 183 с.

Звиргзл А. Параметры хвои как показатель изменчивости интродуцированных голосеменных древесных растений // Ботанические сады Прибалтики. — Рига: Зинанте, 1971. — С. 159—170.

Звиргзл А.В., Мауринь А.М., Циновскис Р.Е. Скриверский дендрарий. — Рига: Зинанте, 1972. — 172 с.

Земкова Р.И., Гордиенко А.З., Анпилогова В.А. Виды интродукционных, устойчивые к вредным организмам и рекомендуемые для озеленения городов // Теории и методы интродукции растений и зеленого строительства. — Киев: Наукова думка, 1980. — С. 124—126.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. — 146 с.

Истратова О.Т. Биология цветения псевдотсуги тиссолистной // Бюл. ГБС. — 1964. — Вып. 52. — С. 67—76.

Кабанов М.А. Памятка по озеленению. — М.: Гос. изд-во лит-ры по строительству и архитектуре, 1955. — 86 с.

Кадильникова Е.И. Климат района г. Уфы // Зап. Башкир. фил. Геогр. об-ва СССР. — Уфа, 1960. — С. 61—71.

Казаков Л.А. Интродукция хвойных в субарктику. — СПб.: Наука, 1993. — 144 с.

Калинин Л.Б., Моисеев В.С., Логвинов И.В., Мошков А.Г. Основы лесного хозяйства, таксация леса и охрана природы. — М.: Агропромиздат, 1985. — 319 с.

Каппер О.Г. Хвойные породы. — М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. — 304 с.

Каталог культивируемых древесных растений России. — Сочи; Петрозаводск, 1999. — 174 с.

Каталог растений: деревья, кустарники, многолетники, рекомендованные Союзом польских питомников. — Варшава: Agencja Promocji Zieleni Sp. z o.o., 2007. — 240 с.

Качалов А.А. Деревья и кустарники. Справочник. — М.: Лесная пром-сть, 1969. — 408 с.

Кириллова Д.Ю., Ланиакова Т.Р. Итоги интродукции древесных и кустарниковых растений в дендрарии Бирского педагогического института // Интродукция и устойчивость растений на Урале и в Поволжье. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1989. — С. 58—63.

Колесников А.И. Декоративная дендрология. — М.: Лесная пром-сть, 1974. — 704 с.

Котова Л.И. Деревья и кустарники дендрария Марийского политехнического института // Интродукция и устойчивость растений

на Урале и Поволжье. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1989. — С. 53—57.

Косоуров Ю.Ф., Письмеров А.В. Состояние и рост экзотических видов деревьев и кустарников в Юматовском опытном лесхозе // Сб. трудов по лесн. хозяйству Башкирской ЛОС. — Уфа, 1959. — С. 165—184.

Крюсман Г. Хвойные породы. — М.: Лесная пром-сть, 1986. — 256 с.

Кулагин А.Ю., Давыдычев А.Н., Зайцев Г.А. Особенности роста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато // Экология. — 2006. — № 1. — С. 70—73.

Кулагин А.Ю., Давыдычев А.Н. Особенности роста пихты сибирской на начальных этапах онтогенеза в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато // Изв. вузов. Лесн. журн. — 2007. — № 3. — С. 43—50.

Кучинская Е.А. Эколо-биологические особенности голосеменных интродуцентов населенных пунктов Адыгеи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ростов-на-Дону, 2006. — 26 с.

Лазарева С. К методике подбора ассортимента хвойных для озеленения // Современные направления деятельности ботанических садов и держателей ботанических коллекций по сохранению биоразнообразия растительного мира. — Минск: Эдит ВВ, 2005. — С. 175—179.

Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.

Лапин П.И., Александрова М.С., Бородина Н.А. и др. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. — М.: Наука, 1975. — 547 с.

Лапин П.И., Калуцкий К.К., Калуцкая О.Н. Интродукция лесных пород. — М.: Лесная пром-сть, 1979. — 224 с.

Лапин П.И., Некрасов В.И. и др. Интродукция и охрана растений в СССР и США. — М.: Наука, 1986. — 129 с.

Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. — М., 1973. — С. 7—67.

Лысоконь П.Ф. Зимостойкие интродуцированные хвойные древесные растения // Сб. науч. работ. — Минск: АН БССР, 1960. — Вып. 1. — С. 34—36.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae*). — М.: Наука, 1973. — 284 с.

- Мамаев С.А. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. – 112 с.
- Мамаев С.А. Определитель деревьев и кустарников Урала. Местные и интродуцированные виды. – Екатеринбург: УрО РАН, 2000. – 258 с.
- Маргайлик Г.И., Кирильчик Л.А. Старейший ботанический сад Белоруссии. – Минск: Полымя, 1984. – 110 с.
- Марковский Ю.Б. Лучшие хвойные растения в дизайне сада. – М.: Фитон+, 2005. – 144 с.
- Марковский Ю.Б. Все хвойные растения. – М.: Фитон+, 2006. – 272 с.
- Мартынов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю. Широколиственno-хвойные леса Уфимского плато. – Уфа: Гилем, 2002. – 221 с.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. Лесная генетика и селекция. Сортовое семеноводство. – Красноярск: СТИ, 1993. – 52 с.
- Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Милютин Л.И., Кузьмина Н.А. Лесная селекция и семеноводство. – Красноярск: СибГТУ, 1999. – 88 с.
- Матяш В.В. Опыт интродукции лжетсути в правобережной лесостепи Украины // Интродукция древесных растений и озеленение городов Украины. – Киев: Наукова думка, 1983. – С. 19–25.
- Машкин С.И. Дендрология Центрального Черноземья. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1971. – Т. 1. – 342 с.
- Мауринь А.М. Экзоты в парках Латвии // Бюл. ГБС. – 1955. – Вып. 22. – С. 30–34.
- Мауринь. А.М. Хвойные экзоты Латвийской ССР. – Рига: АН ЛатССР, 1957. – 122 с.
- Махатков И.Д. Поливалентность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. Моск. об-ва исп. природы, отд. биологии. – 1991. – Т. 96. – Вып. 4. – С. 79–88.
- Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М., 1975. – 27 с.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М.: Наука, 1980. – 64 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Андреева Е.Н., Баккал И.Ю., Горшков В.В. и др. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – 240 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности: история и современное состояние основных концепций. – Уфа: Гилем, 1998. – 410 с.

Мисник Г.Е. Сроки и характеристика цветения деревьев и кустарников. — Киев: Наукова думка, 1976. — 392 с.

Молотков П.И., Паттай И.Н., Давыдова Н.И. и др. Селекция лесных пород. — М.: Лесная пром-сть, 1982. — 224 с.

Мухин А.А. Выращивание новогодних деревьев // Лесохозяйственная информация. — 1978. — № 21. — С. 18.

Навасайтис М. Цветение некоторых интродуцированных хвойных деревьев в Литовской ССР // Материалы к конференции молодых специалистов ботанических садов СССР. — М.; Донецк: Профиздат, 1967. — С. 20—21.

Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. — М.: Наука, 1973. — 280 с.

Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И. Структурные особенности листьев хвойных. — Минск: Наука и техника, 1986. — 143 с.

Николаева М.Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян — Л.: Наука, 1985. — 348 с.

Новосельцева А.И., Родин А.Р. Справочник по лесным культурам. — М.: Лесная пром-сть, 1984. — С. 312.

Новосельцева А.И., Смирнов Н.А. Справочник по лесным питомникам. — М.: Лесная пром-сть, 1983. — 280 с.

Нухимовская Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмосковья // Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, отд. биологии. — 1971. — Т. 76. — Вып. 2. — С. 105—112.

Обыденников А.И. К методике генетического анализа изменчивости числа семядолей у древесных экзотов // Современные методы лесной генетики и селекции. — Воронеж: Коммуна, 1984. — С. 38—48.

Обыденников А.И., Белобородов В.М. Дудецкая Е.М., Иванова И.И. Селекция и семеноводство псевдотсути Мензиса и лиственницы в ЦЧО // Генетика и селекция в лесоводстве. — Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1991. — С. 193—197.

Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 376 с.

Озолин Г.П., Корчев В.А., Лысова Н.В., Савельева Л.С. Деревья и кустарники для защитного лесоразведения. — М.: Лесная пром-сть, 1974. — 152 с.

Озолин Г.П. Лысова Н.В. Итоги интродукции древесных растений для защитных насаждений Поволжья // Успехи интродукции

растений на Урале и в Поволжье. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. — С. 20–25.

Оптимизация окружающей среды средствами озеленения: Промышленные центры Белоруссии / Под ред. П.И. Лапина. — Минск: Наука и техника, 1985. — 375 с.

Пирагс Д.М. Дугласия в Латвии // Лесохозяйственная информация. — 1968. — № 11. — С. 10–11.

Пирагс Д.М. Дугласия в Латвийской ССР. Разведение и селекция. — Рига: Зинанте, 1979. — 156 с.

Пирагс Д.М. Научные основы разведения и селекции дугласии *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco в прибалтийском регионе СССР. Автореф. дис.... д-ра с.-х. наук. — Л., 1982. — 44 с.

Плотникова Л.С., Александрова М.С., Беляева Ю.Е., Немова Е.М., Рябова Н.В., Якушева Э.И. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. — М.: Наука, 2005. — 586 с.

Понятовская В.М. Учет обилия и размещения видов в сообществах // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. — Т. 3. — С. 209–299.

Потапов С.П., Султанов Р.И. К методике подсчета фертильности пыльцы // Известия ТСХА. — 1973. — Вып. 1. — С. 216–217.

Потапова С.А. Псевдотсуга Мензиса *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco в Главном ботаническом саду РАН // Бюл. ГБС. — 2003. — Вып. 182. — С. 30–34.

Пронько В.И. Ресурсы семенного и посадочного материала в гослесфонде Белоруссии для озеленительных работ // Развитие сети и создание производственных баз озеленения населенных пунктов. — Минск: Госиздат БССР, 1955. — С. 22–31.

Путенихин В.П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). — Уфа: УНЦ РАН, 1993. — 195 с.

Путенихин В.П. Цивилизация деревьев: Научно-популярные очерки о природе. — Уфа: Информреклама, 2007. — 140 с.

Путенихин В.П. Методика совмещенной оценки таксационной структуры, селекционного состава и жизненного состояния насаждений при изучении лесной растительности // Изучение растительных ресурсов Волжско-Камского края: Сб. науч. тр. Всерос. науч.-практ. конф. — Чебоксары, 2008. — С. 77–81.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер III. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

Размолов В.П. О проращивании и хранении пыльцы некоторых голосеменных растений // Бюл. ГБС. – 1964. – Вып. 52. – С. 29–37.

Рахманкулов А.М. Город-сад. – Уфа: Башкортостан, 1996. – 96 с.

Рекомендации по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах СССР. – Киев, 1990. – 184 с.

Розно С.А., Кавеленова Л.М. Итоги интродукции древесных растений в лесостепи среднего Поволжья. – Самара: Изд-во «Самар. ун-т», 2007. – 228 с.

Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском Полесье // Бот. журнал. – 2001. – Т. 86, № 8. – С. 72–85.

Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 268 с.

Рубаник В.Г. Интродукция голосеменных в Казахстане // Успехи интродукции растений. – М.: Наука, 1973. – С. 158–167.

Рубаник В.Г. Паршина З.И. Декоративные формы хвойных в озеленении Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1975. – 84 с.

Рябчинский А.Е., Халфина Л.И. Итоги фенологических наблюдений за древесными и кустарниковыми породами в дендропарке Башкирской ЛОС за 1954–1967 гг. // Сб. тр. по лесному хозяйству опытной станции. – Уфа : Башкир. книж. изд-во, 1973. – Вып. IX. – С. 78–88.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

Сероглазова Л.М., Сироткин Ю.Д. Особенности сезонного развития псевдотсути тиссолистной в лесных насаждениях // Фенологические исследования природы Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1986. – С. 62–65.

Ситдиков Р.Г. Лесовыращивание на Южном Урале. – Уфа: Гидем, 1997. – С. 251.

Славкина Т.И. Голосеменные // Дендрология Узбекистана. – Ташкент: ФАН, 1968. – Т. 2. – С. 5–80.

Смирнова и др.] Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. Ontogeny of a tree // Бот. журнал. – 1999. – Т. 84, № 12. – С. 8–20.

Соболев А.Н. Лесные насаждения Соловецкого архипелага, их состояние и закономерности изменения под влиянием рекреации: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Архангельск, 2009. — 21 с.

Сучкова Г.А. Устойчивость хвойных древесных пород в условиях технологического загрязнения г. Воронежа: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Воронеж, 2002. — 23 с.

Трейвас Л.Ю. Болезни и вредители хвойных растений: атлас-определитель. — М.: Фитон+, 2010. — 144 с.

Трулевич Н.В. Эколо-фитоценотические основы интродукции растений. — М.: Наука, 1991. — 214 с.

Уханов В.В. Род 3. *Pseudotsuga* Carr. — Лжетсуга // Деревья и кустарники СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — Т. 1. — С. 104–110.

Федорова А.И., Шестопалова В.В. Изучение устойчивости некоторых хвойных пород к выбросам автотранспорта // Проблемы интродукции и экологии Центрального Черноземья. — Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1997. — С. 29–30.

Федорук А.Т. Хвойные экзоты Брестской области // Весці акадэміі науак Беларускай ССР. — 1969. — № 1. — С. 29–37.

Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. — М.: Бином-Пресс, 2007. — 512 с.

Хижняк Н.И., Семенютина А.В. Результаты интродукции деревьев и кустарников в Волгоградском дендрарии // Интродукция и устойчивость растений на Урале и Поволжье. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1989. — С. 29–32.

Холоденко Б.Г. Деревья и кустарники для озеленения в Молдавии. — Кишинев: Штиинца, 1974. — 268 с.

Холоденко Б.Г., Пожарская М.П. Зимостойкость древесных пород и кустарников в центральной Молдавии // Интродукция и зеленое строительство. — Кишинев: АН Молдавской ССР, 1969. — С. 3–43.

Холявко В.С. Лесные быстрорастущие экзоты. — М.: Лесная промст., 1981. — 224 с.

Хрипунов Е.К., Каим Л.Г., Дмитрук Л.Б. Интродукция древесных растений в условиях Витебской области // Ботаника: Сб. науч. трудов. — Минск: Наука и техника, 1988. — Вып. 29. — С. 81–85.

Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. — М.: Логос, 2003. — 520 с.

Циунчик Н.Л. Биометрические показатели шишечек и семян псевдотсуги Мензиса и псевдотсуги Мензиса разновидности серая в Ботаническом саду-институте МарГТУ // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы. — Йошкар-Ола, 2009. — С. 107–108.

Цицвидзе А.Т. Особенности роста и развития хвойных в Аджарии. — Тбилиси: Мецниереба, 1973. — 312 с.

Чаховский А.А., Шкутко Н.В. Декоративная дендрология Белоруссии. — Минск: Ураджай, 1979. — 216 с.

Щепотьев Ф.Л. Дендрология. — М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. — 348 с.

Щепотьев Ф.Л. Дугласия. — М.: Лесная пром-сть, 1982. — 80 с.

Шестопалова В.В. Виды сосновых в озеленении Воронежской области // Теории и методы интродукции растений и зеленого строительства. — Киев: Наукова думка, 1980. — С. 185–186.

Шестопалова В.В., Шипилова В.Ф. Интродуценты ботанического сада воронежского университета и перспективы их использования // Проблемы интродукции и экологии Центрального Черноземья. — Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1997. — С. 30–32.

Шкутко Н.В. Виды дугласии в лесных культурах БССР // Растительные ресурсы. — 1966. — Т. II. — Вып. 1. — С. 115–121.

Шкутко Н.В. Хвойные экзоты Белоруссии и их хозяйственное значение. — Минск: Наука и техника, 1970. — 272 с.

Шкутко Н.В. Интродукция хвойных в Белорусской ССР // Успехи интродукции растений. — М.: Наука, 1973. — С. 141–157.

Шкутко Н.В. К биологии семеношения дугласии // Весці акадэміі навук Беларускай ССР. — 1974. — № 3. — С. 13–18.

Шкутко Н.В. Хвойные растения в зеленом строительстве Белоруссии. — Минск: Ураджай, 1975. — 96 с.

Шкутко Н.В. Возраст цветения и семеношения хвойных экзотов // Весці акадэміі навук Беларускай ССР. — 1986. — № 3. — С. 3–5.

Шкутко Н.В. Антонюк Е.Д. Влияние стратификации и снегования семян хвойных экзотов на их прорастание и рост сеянцев // Весці акадэміі навук Беларускай ССР. — 1983. — № 5. — С. 13–18.

Шкутко Н.В., Чаховский А.А. Естественное возобновление некоторых интродуцированных хвойных пород // Сб. науч. работ. — Минск: АН БССР. — 1961. — Вып. 2. — С. 61–64.

Шкутко Н.В., Чаховский А.А. Зеленые насаждения городов и сел. — Минск: Ураджай, 1972. — 128 с.

Шутилов В.А. Итоги интродукции древесных растений в Камышинском дендрарии // Интродукция и устойчивость растений на Урале и Поволжье. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1989. – С. 33–38.

Яппаров Ф.Ш., Хайбуллин Р.И., Мукатанов А.Х. Рациональное использование почвенных ландшафтов ботанических садов // Ботанические исследования на Урале. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 128.

Яковлева Л.В. Опыт межвидовой и межродовой прививки хвойных в открытом грунте // Лесное хозяйство. – 1967. – № 6. – С. 29–32.

Яковлева Л.В. Исследование отдаленных прививок хвойных пород: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Л., 1970. – 20 с.

Birot Y. Variabilité intraspécifique du poids de la graine chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) // Silvae Genetica. – 1972. – Bd. 21. – P. 205–225.

Bitner R.L. Conifers for Gardens: an illustrated encyclopedia. – Portland: Timber Press, 2007. – 424 p.

Campbell R. K. Use of phenology for examining provenance transfers in reforestation of Douglas fir // Journ. Appl. Ecology. – 1974. – V. 11. – P. 1069–1080.

Campbell R.K., Echols R.M., Stonecypher R.W. Genetic variances and in 9-years-old Douglas-fir grown at narrow spacing // Silvae Genetica. – 1986. – Bd. 35. – H. 1. – S. 24–32.

Copes D.L. Field tests of graft compatible Douglas-fir seedling rootstocks // Silvae Genetica. – 1982. – Bd. 31. – H. 5–6. – S. 183–187.

DeBell D.S., Silen R.R., Radwan M.A., Mandel N.L. Effect of family and nitrogen fertilizer on growth and foliar nutrients of Douglas-fir saplings // Forest Science. – 1986. – Vol. 32. – № 3. – P. 643–652.

Dimitri L. Research on frost resistance of Douglas-fir provenances // Proc. IUFRO Meet. Working Party on Douglas-fir provenances. – Gottingen, 1973. – P. 140–149.

Edwards D.G.W., El-Kassaby Y.A. Effect of flowering phenology, date of cone collection, cone-storage treatment and seed pretreatment on yield and germination of seeds from a Douglas-fir seed orchard // Forest Ecology and Management. – 1988. – V. 25. – P. 17–29.

Fiala J.L. Lilacs. A Gardener's Encyclopedia (Revised and updated by Freek Vrugtman). – Portland, London: Timber Press, 2008. – 416 p.

Hattemer H.H., König A. Geographic variation of early growth and frost resistance in Douglas-fir // Silvae Genetica. – 1975. – Bd. 24. – P. 97–106.

Heinze W., Schreiber D. Eine neue Kartierung der Winterhärtezonen für Gehölze in Europa // Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft. – 1984. – № 75. – S. 11–56.

Hermann R.K. Die Douglasie einst und heute // Allg. Forstzeitschrift. – 1980. – H. 35. – P. 215–219.

Hermann R.K., Ching, K.K. Palaeohistory of the genus *Pseudotsuga* // Proc. IUFRO Meet. Working Party on Douglas-fir provenances. – Göttingen, 1973. – P. 13–22.

Hermann R.K. The genus *Pseudotsuga*: historical records and nomenclature. Special Publication 2a. – Corvallis: Oregon State University, School of Forestry, Forest Research Laboratory. – 1982. – 29 p.

Hermann, R.K., Lavender, D.P. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco – Douglas-fir // Silvics of North America, Vol. 1. Conifers. / Eds. Burns R.M., Honkala B.H. Washington, DC.: Forest Service USDA, 1990. – P. 527–540.

Kitzmiller J. H. Genetic variation and adaptability of Douglas-fir in northwestern California // Proc. Joint Meet. Western Forest. Gen. Ass. and IUFRO Working Parties 4.85. – Olympia, Wash., 1990. – P. 13.

Kleinschmit J., Bastien J Ch. IUFRO's role in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) tree improvement // *Silvae Genetica*. – 1992. – Bd. 41. – S. 161–173.

Larsen J. B. Frost hardiness studies in Douglas-fir // Proc. IUFRO Meet. of WP S. 2 – 02, 05, 06, 12, 14. – Vancouver, 1978 – P. 169–173.

Lipscomb B. 3. *Pseudotsuga* // Flora of North America. Oxford: University Press, 1993. – Vol. II. Gymnospermae (*Pinophyta*). – P. 12–13.

Li P., Adams W. T Genetic variation and early testing of bud phenology in coastal Douglas-fir // Proc. Joint Meet. Western Forest. Gen. Ass. and IUFRO Working Parties 4.85. – Olympia, Wash., 1990. – P. 1.

Martinsson O. Research on Douglas-fir in Sweden // Proc. Joint Meet. Western Forest. Gen. Ass. and IUFRO Working Parties 4.85. – Olympia, Wash., 1990. – P. 6.

O'Driscoll J. Six year phenological study of thirty two IUFRO provenances of Douglas-fir // Proc. IUFRO Meet. Working Party S.2–02, 05, 06, 12, 14. – Vancouver, 1978. – P. 265–296.

Rehder A. Manual of Cultivated Trees and Shrubs Hardy in North America. – N.Y.: The MacMillan Company, 1949. – 996 p.

Rehfeldt G. E. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*): A synthesis // Forest Ecology and Management. – 1989. – V. 28. – P. 203–215.

Schönbach H. Die Züchtung der Douglasie // Die Douglasie und ihr Holz. – Berlin: Akademie-Verlag, 1958. – S. 305–366.

Scagel R. K., Davidson R., El Kassaby Y. A., Sziklai O. Variation of cone scale and seed morphology in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) // Proc. IUFRO Meet. Working Party on Breeding Strategy for Douglas-fir as an introduced species. – Vienna, 1987. – P. 107–125

Sziklai O. Further information on the variation of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in its native habitat // Proc. IUFRO Meet. Working Party on Douglas-fir provenances. – Göttingen, 1973. – P. 195–206.

Sorensen F.C., Miles R.S. Cone and seed weight relationship in Douglas-fir from western and central Oregon // Ecology. – 1978. – V. 59. – № 4. – P. 641–644.

Sorensen F.C. Geographic variation in seedling Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) from the western Siskiyou Mountings in Oregon // Ecology. – 1983. – V. 64. – № 4. – P. 696–702.

The IUCN Red List of Threatened Species (2010). Режим доступа <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>

Tigerstedt P. Adaptability of seed sources across geographic zones – 90 years of experiments in Finland // Proc. Joint Meet. Western Forest. Gen. Ass. and IUFRO Working Parties 4.85. – Olympia, Wash., 1990. – P. 11.

Weisgerber H. Height growth development and damage by spring frost of the IUFRO Douglas-fir provenance trial of 1970 in Hesse Federal Republic of Germany // Proc. IUFRO Meet. Working Party S.2-02, 05, 06, 12, 14. – Vancouver, 1978. – P. 305–316.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
----------------	---

Глава 1. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII* В ПРИРОДЕ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. Общая характеристика вида	5
1.2. Таксономия и палеография	6
1.3. Географическое распространение и экология	8
1.4. Интродукция	10
1.5. Биологические особенности	11
Онтогенез	11
Сезонный ритм развития при интродукции	15
Особенности «цветения» и плодоношения	17
1.6. Лесоводственные особенности в условиях интродукции ...	19
Таксационные характеристики деревьев и насаждений ...	19
Естественное семенное возобновление в лесных культурах ...	22
1.7. Вегетативное размножение	23
1.8. Устойчивость к неблагоприятным условиям районов интродукции	24
Зимостойкость	24
Интродукционная устойчивость	26

Глава 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Природно-климатические условия района интродукции ...	28
2.2. Объекты исследований	31
2.3. Методика исследований	32
Таксономическая идентификация	32
Методы изучения биологических и лесоводственных особенностей	37
Статистический анализ	43

Глава 3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII* НА НАЧАЛЬНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

3.1. Латентный период	45
Качество семян	45
Особенности органического покоя семян	58
3.2. Прегенеративный (виргинильный) период	66
Начальные этапы онтогенеза <i>Pseudotsuga menziesii</i>	66
Сравнительная характеристика начальных этапов онтогенеза <i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Picea obovata</i> и <i>Abies sibirica</i> в опытной культуре	75
Особенности начальных этапов онтогенеза <i>Pseudotsuga menziesii</i> в опытной культуре и при естественном возобновлении	76
Возрастная структура интродукционной популяции	78
Виталитетная структура	82

Глава 4. ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД У *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

4.1. Сезонный ритм развития	98
4.2. Особенности «пыления» и «цветения»	108
4.3. Плодоношение в условиях интродукции	112
4.4. Жизнеспособность пыльцы	114
4.5. Фенотипическая изменчивость <i>Pseudotsuga menziesii</i> по признакам вегетативных и генеративных органов	117
Изменчивость вегетативных органов	117
Изменчивость генеративных органов	123
4.6. Вегетативное размножение	127

Глава 5. ТАКСАЦИОННО-ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

5.1. Таксационная характеристика деревьев и насаждений ...	134
Таксационная характеристика отдельных деревьев	134
Таксационно-лесоводственная характеристика лесных культур <i>Pseudotsuga menziesii</i>	140
5.2. Естественное семенное возобновление	146

Глава 6. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ *PSEUDOTSUGA MENZIESII*

6.1. Зимостойкость	154
6.2. Интродукционная устойчивость и перспективность интродукции <i>Pseudotsuga menziesii</i>	158
Интродукционная устойчивость	158
Интегральная оценка перспективности интродукции	161
6.3. Использование <i>Pseudotsuga menziesii</i> в озеленении и лесном хозяйстве	163
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	169
ЛИТЕРАТУРА	170



Рис. 2. *P. menziesii* var. *caesia* (слева), *P. menziesii* var. *viridis* (справа)
в Ботаническом саду в г. Уфе



Рис. 3. Шишки и хвоя *P. menziesii* var. *caesia* (3 шишки слева и побег
в центре) и *P. menziesii* var. *glauca* (шишка и побег справа)

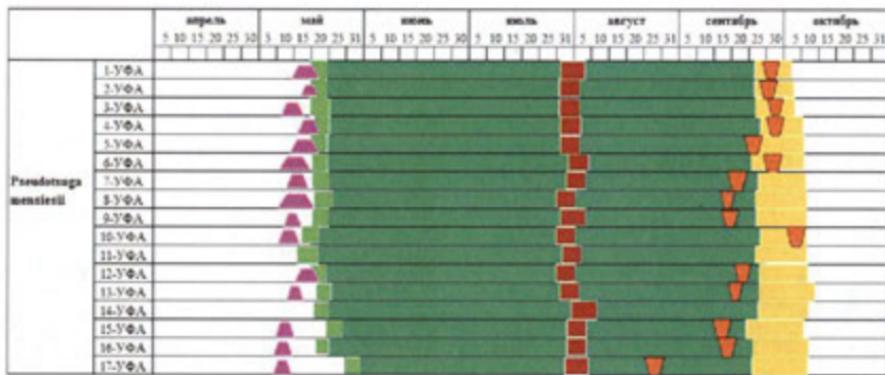


Рис. 22. Феноспектр *P. menziesii* за весь период наблюдений

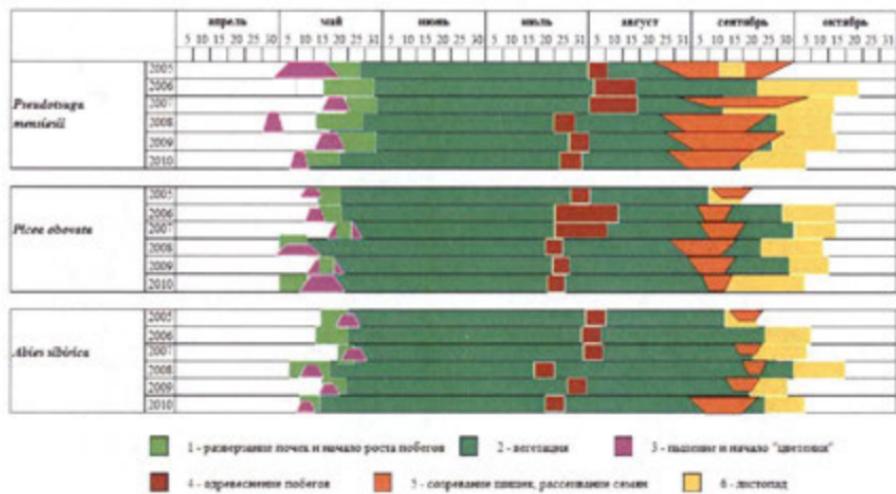


Рис. 23. Феноспектры *Pseudotsuga menziesii*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*



Рис. 24. Распускание почек и начало роста побегов
P. menziesii var. *caesia* в г. Уфе



Рис. 26. Более раннее распускание женских генеративных почек
P. menziesii var. *caesia* в г. Уфе в 2005 г.



Рис. 27. Одновременное функционирование мужской и женской фаз; готовность женской шишки к восприятию пыльцы (расхождение кроющих и семенных чешуй) при продолжающемся «пылении»



Рис. 28. Одновременное функционирование мужской и женской фаз (слева); окончание фенофаз «пыления» и «цветения» (справа)



Рис. 36. Прижившиеся прививки *Pseudotsuga menziesii* на *Picea obovata* (1), *Abies sibirica* (2), *Pinus sylvestris* (3), *Larix sibirica* (4) в 2007 г.



Рис. 38. Насаждение *P. menziesii* в
дендрологическом питомнике в г. Октябрьском



Рис. 39. Северная сторона
насаждения *P. menziesii*



Рис. 41. Естественное возобновление
P. menziesii в питомнике
г. Октябрьского близ северной
стены насаждения

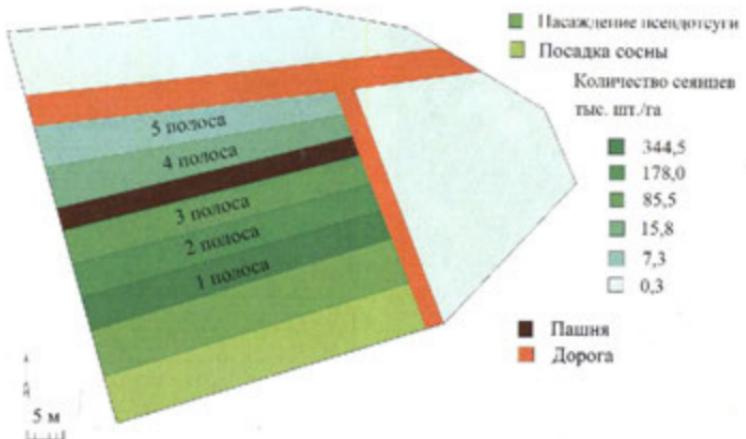


Рис. 40. Участок самовозобновления (популяционное поле)
P. menziesii в г. Октябрьском



Рис. 43. Поражение хвои и побегов
в нижней и средней частях крон
P. menziesii (лесово 10-Уфа)
в 2010 г.



Рис. 45. Гибель части молодых растений
P. menziesii в интродукционной популяции
в г. Октябрьском в 2010 г.



Главный Ботанический сад РАН
(г. Москва)



Дендрарий Марийского
государственного технического
университета(г. Йошкар-Ола)



Ботанический сад
Уральского отделения РАН
(г. Екатеринбург)



Центральный Сибирский
Ботанический сад СО РАН
(г. Новосибирск)

Рис. 44. *Pseudotsuga menziesii* в ботанических садах России



Рис. 46. *P. menziesii* в Ботаническом саду в Уфе (слева — деревья 15-Уфа, 16-Уфа, 17-Уфа, справа 14-Уфа — var. *viridis*)



Рис. 47. *P. menziesii* в дендрарии в г. Бирске (слева — 1-Бир, справа — 2-Бир)



Рис. 50. Деревья *P. menziesii* var. *caesia* в парке им. Нефтяников г. Октябрьского
(слева дерево 4-Окт, справа дерево 5-Окт)



Рис. 51. Деревья *P. menziesii* var. *caesia* в парке им. Нефтяников г. Октябрьского
(слева дерево 6-Окт, справа дерево 7-Окт)

Научное издание

*Абрагрова Аделя Римовна, Вафин Рафкат Валиевич,
Путенихин Валерий Петрович*

**ПСЕВДОТСУГА МЕНЗИСА
В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ
БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ
ОСОБЕННОСТИ**

Редактор: *Л.Д. Петрова*
Компьютерная верстка *Ю.В. Федоровой*

Подписано в печать 09.12.2011. Формат 60x84^{1/16}. Бумага офисная
«Снегурочка». Гарнитура «Таймс». Печать на ризографе. Усл. печ.л. 10,9.
Уч.-изд.л. 10,3. Тираж 136 экз. Заказ № 98



Издательство «Гилем» Академии наук РБ 450077, г. Уфа, ул. Кирова, 15
Тел.: (347) 273-05-93, 272-36-82
E-mail: gilem@anrb.ru

Отпечатано на оборудовании издательства «Гилем» Академии наук РБ,
450077, г. Уфа, ул. Кирова, 15. Тел.: (347) 273-05-93, 272-36-82
E-mail: gilem@anrb.ru



Издательство
«Глиптем»
АН РБ

Уфа 2011