

УДК 581.522.5+581.524.3 (571.62)

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЛИСТВЕННИЦЫ КАЯНДЕРА (*Larix cajanderi* Mayr) НА ДРАЖНЫХ ОТВАЛАХ ПРИАМУРЬЯ

© 2005 г. С. В. Осипов, О. Л. Бурундукова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159

Поступила в редакцию 11.03.2003 г.

Изучены дражные полигоны в таежной зоне Приамурья (на территории Хабаровского края). Показано участие *Larix cajanderi* в сукцессиях растительности на дражных отвалах. Проведено сравнение ряда морфоанатомических параметров хвои *Larix cajanderi* на дражных отвалах и целинных марях.

Ключевые слова: лиственница, *Larix cajanderi* Мауг, хвоя, мезоструктура листа, бореальный, антропогенный, дражный, сукцессия, литосерия, тайга, Дальний Восток.

Площадь техногенных ландшафтов на российском Дальнем Востоке продолжает увеличиваться, и существенная роль в этом процессе принадлежит горнодобывающей промышленности. Экологические проблемы данной отрасли обсуждаются во многих работах, однако сведений о растительности техногенных субстратов Приамурья, о главных видах растений, обеспечивающих сукцессионные процессы, очень мало и они крайне фрагментарны (см. Крупская, 1992; Сапожников и др., 1994; Осипов, 2002). В связи с этим задача настоящей работы – охарактеризовать особенности *Larix cajanderi* на дражных отвалах в сравнении с прилегающими целинными марями.

Дражные отвалы образуются в результате промывки и переотложения горной породы драгой и имеют высоту несколько метров. Верхний слой отвалов образован стакерным материалом – наиболее крупной каменистой (галечной) фракцией: диаметр камней – 3–20 см, пористость слоя – 5–10 %, мелкозема практически нет. Для отвалов характерны промывной (можно сказать, провальный) режим увлажнения, вынос элементов минерального питания и мелкозема, контрастный температурный режим вегетационного сезона (сильный нагрев в солнечные дни, охлаждение в ясные ночи). Все это обуславливает весьма неблагоприятные почвенно-грунтовые условия для формирования растительного покрова.

Расположенные в речных долинах дражные отвалы, как правило, соседствуют с поймой и склоновыми шлейфами. Растительный покров целинных участков значительно изменен в результате многократных рубок и пожаров. В настоящее время на склоновых шлейфах преобладают мари – заболоченные лиственничные редколесья. Почвы целинных марей – торфянистые

мерзлотные. Для них характерны низкие температуры, переувлажнение, низкое содержание доступных элементов минерального питания (олиготрофность) (аналитическую характеристику почв см. Шляхов, Осипов, 2004).

Лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr, Pinaceae) – одна из основных лесообразующих пород в бореальной зоне материковой части Дальнего Востока. Она образует весьма протяженные летнехвойно-таежные зоны на равнинах и пояс в горах, достигает тундровой зоны и горно-тундрового пояса. Лиственница имеет широкий эдафический ареал, произрастает не только в благоприятных почвенных условиях, но также занимает почвы мерзлотные, переувлажненные и сухие, торфянистые и каменистые, бедные элементами минерального питания. Данный вид формирует как коротко-, так и длительнопроизводные сообщества, часто выступает как порода-пионер в литогенных и пирогенных сукцессионных сериях.

Исследования проведены в 2000–2002 гг. на территории Хабаровского края, в административных районах имени П. Осипенко и Верхнебуреинском. Изучены следующие участки: бывший прииск Херпучинский – бассейн р. Херпучинка (низовья р. Амгунь, 52°59′ с.ш., 138°50′ в.д., 50 м над ур. м.); прииск Кербинский – р. Сулакиткан (среднее течение р. Керби, 52°13′ с.ш., 135°42′ в.д., 300 м над ур. м.), низовья р. Гонгрэн (среднее течение р. Керби, 52°18′ с.ш., 135°36′ в.д., 200 м над ур. м.); бывший прииск Софийский – среднее течение р. Тайон-Эльга (верховья р. Ниман, 52°09′ с.ш., 134°02′ в.д., 920 м над ур. м.), среднее течение р. Ольга (окрестности пос. Софийск, 52°14′ с.ш., 133°57′ в.д., 900 м над ур. м.). На участках Херпучинского прииска изучены дражные отвалы 1934–1988 гг., Кербинского прииска – от-

Таблица 1. Средние многолетние значения климатических характеристик (Справочник ..., 1966; Петров и др., 2000)

Климатическая характеристика	Метеостанция	
	Удинское	Софийский прииск
Средняя годовая температура воздуха, °С	–3.8	–7.5
Средняя температура воздуха самого холодного месяца – января, °С	–29.2	–33.3
Средняя температура воздуха самого теплого месяца – июля, °С	17.6	15.1
Сумма средних суточных температур воздуха выше 10 °С	1604	1094
Атмосферные осадки, мм/год	596	722
Суммарное испарение, мм/год	402	320
Радиационный индекс сухости М. И. Будыко, МДж/(м ² · год)	1.17	0.99

Примечание. Метеостанция Удинское расположена в районе работ Херпучинского прииска.

валы, образованные с 1910-х гг. по настоящее время, на участках Софийского прииска – с 1968 г. по настоящее время.

Климатические параметры приведены по двум метеостанциям, расположенным в непосредственной близости от наиболее восточного и западного из изученных участков (табл. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для характеристики *Larix cajanderi* использованы материалы геоботанических и морфолого-анатомических исследований растительности пробных площадей и трансект, расположенных на дражных полигонах и прилегающих целинных участках. На дражных отвалах выполнено 81, на целинных участках – 30 полных геоботанических описаний. Сроки разработки полигонов и формирования техногенного рельефа установлены на основе документации и подтверждены в процессе натурных исследований. Определены возраст, высота и средний диаметр у корневой шейки 43 деревьев лиственницы.

Для морфолого-анатомических исследований хвои лиственницы собраны образцы в двух районах (в бассейнах рек Херпучинка и Тайон-Эльга) на четырех пробных площадях (в каждом районе одна пробная площадь заложена на дражном отвале, другая – на соседней мари). С деревьев сходных размеров и возраста собраны по три побега предпоследнего периода вегетации с восточной стороны кроны на высоте примерно 1.5 м и зафиксированы в 70 %-ном спирте. Анатомия хвои изучена на поперечных срезах, выполненных в средней части хвоинки. Измерение ширины и высоты проведено на 20 хвоинках. Размеры клеток эпидермиса и эндодермы, длина и ширина устьиц определены в 30-кратной повторности. Анализ показателей мезоструктуры хвои выполнен по методике А.Т. Мокроносова и Р.А. Борзенковой (1978). Мацерат приготовлен из 20 хвоинок. При помощи рисовального аппарата зарисованы 30–

50 клеток складчатого мезофилла, для вычисления площади поверхности и объема клеток использована компьютерная программа. Подсчет числа клеток мезофилла проведен в 20 полях камеры Горяева. Число хлоропластов подсчитано в 50 клетках, диаметр измерен у 50–100 хлоропластов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На дражных отвалах выявлены две сукцессионные серии. На наиболее высоких (3–5 м), сложенных хорошо промытой крупной каменной фракцией, процессы зарастания представляют собой постепенное формирование лишайниковой пустоши. Первая стадия – лишайниковая агрегация и семиагрегация – заключается в поселении и разрастании эпилитных накипных и кустистых лишайников и длится примерно 30–50 лет. Среди кустистых лишайников самым массовым является *Stereocaulon paschale*. Вторая стадия – смыкание лишайников: сплошной покров кустистых лишайников формируется на отвалах примерно 40–60-летнего возраста. Сосудистые растения на таких участках практически отсутствуют (однако к тем видам, которые все-таки встречаются в этих условиях, принадлежит и *Larix cajanderi*).

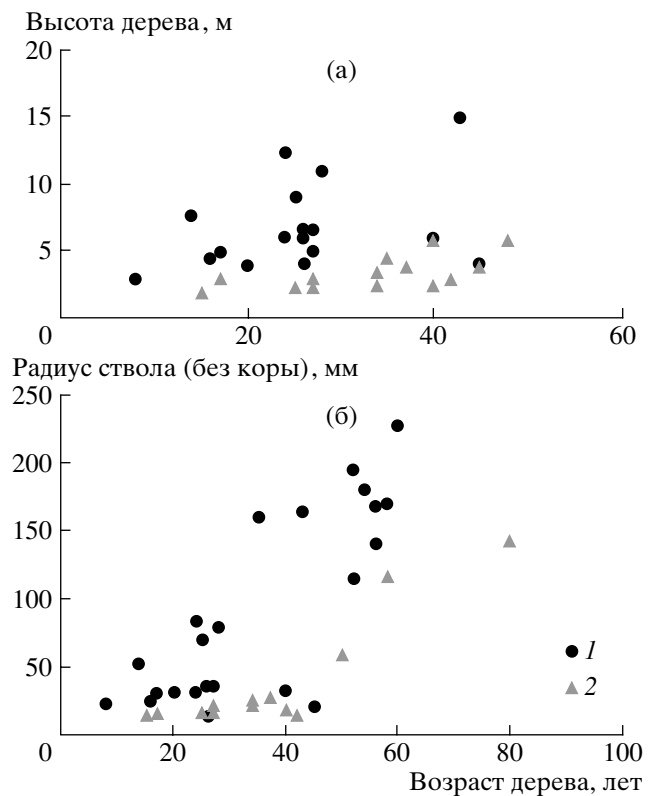
В изученных районах на дражных отвалах более обычна другая сукцессионная серия, в которой ведущую роль играет поселение древесных пород и формирование древостоя. Первая стадия – агрегация древесного подростка – длится 10–20 лет. С первых лет появляется подрост *Populus suaveolens*, *Betula platyphylla* и *Larix cajanderi*, прорастают некоторые виды трав и кустарников (*Chamerion angustifolium*, *Agrostis scabra* и др.). Вторая стадия – лес или редколесье – длится несколько десятков лет. В этот период формируется более или менее сомкнутый древостой в основном из *Larix cajanderi*, *Betula platyphylla* и *Populus suaveolens*. Подчиненные ярусы, как правило, остаются слабо развитыми. Из кустарников, кус-

тарничков и трав наиболее постоянны и обильны *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Sorbaria sorbifolia*, из мхов – *Racomitrium canescens*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Ceratodon purpureus*, из лишайников – *Cladonia cornuta*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia amaurocraea*, *Cladina rangiferina*.

Larix cajanderi – один из наиболее постоянных видов на дражных отвалах изученных районов (его встречаемость на пробных площадях составляет более 80%). Определение возраста показало, что во второй сукцессионной серии лиственница поселяется на отвалах в первые же годы после их образования (возраст наиболее старых деревьев обычно на 2–4 года меньше возраста отвала) и некоторые особи из поколения первопоселенцев благополучно вырастают. При этом *Larix cajanderi* (в том числе особи-первопоселенцы) характеризуется вполне удовлетворительным ростом в высоту и по диаметру. На отвалах у лиственница в среднем более высокая жизненность и больший прирост по диаметру и высоте, чем на марях (см. рисунок). Хвоя у нее длиннее, с более интенсивной зеленой окраской (в сравнении с желтовато-зеленой на марях). Деревья с отвалов превосходят контроль по ширине устьиц и уступают по диаметру клеток эпидермиса (табл. 2).

В ходе мезоструктурного анализа образцов хвои из бассейна р. Херпучинка обнаружены достоверные различия по ряду признаков: объем и поверхность клеток мезофилла и пластид, число клеток мезофилла на единицу площади листа. Деревья с целинных марей отличались меньшими размерами клеток и пластид и меньшим их количеством в расчете на единицу площади листа, что свидетельствует о худшем развитии мезофильной ткани и пластидного аппарата. У хвои деревьев с отвалов более высокие значения интегральных структурно-функциональных характеристик – индексов мембран хлоропластов и клеток мезофилла (ИМХ и ИМК). Высокие значения мембранных индексов свидетельствуют о лучшем развитии внутренней ассимиляционной поверхности, следовательно, о более высокой потенциальной фотосинтетической способности хвои на отвалах.

Результаты исследования анатомии и мезоструктуры хвои двух деревьев лиственницы из аналогичных местообитаний в бассейне р. Тайон-Эльга показали, что закономерности изменения размеров хвои и устьиц у этих образцов в одних случаях совпадают с таковыми в бассейне р. Херпучинка, в других очевидны различия (см. табл. 2). Так, клетки мезофилла на отвале мельче, чем на мари (в бассейне р. Херпучинка обратная зависимость), но размеры хлоропластов, число хлоропластов и клеток мезофилла на единицу площади



Высота (а) и радиус цилиндра ксилемы у корневой шейки (б) деревьев лиственницы Каяндера на дражных отвалах (1) и целинных марях (2).

листа, мембранные индексы в обоих районах выше на отвалах.

Следует отметить относительно небольшие различия изученных параметров хвои на столь контрастных местообитаниях, как отвалы и мари. Для большинства параметров различия составляют 25–40 %, и только индекс мембран хлоропластов на отвалах больше примерно в 2–2.5 раза.

Малочисленность ценопопуляций лиственницы на дражных отвалах свидетельствует о неблагоприятной среде обитания, которая определяется экстремальными почвенно-грунтовыми условиями (каменистыми отложениями с высокой порозностью, почти полным отсутствием мелкозема, близкой к нулю влагоемкостью). В то же время значения ряда таксационных характеристик деревьев (прирост по диаметру и высоте, протяженность кроны, жизненность) и морфоанатомических параметров хвои (длина хвои, размеры хлоропластов, число хлоропластов и клеток мезофилла на единицу площади листовой поверхности, индексы мембран клеток мезофилла и хлоропластов) указывают на то, что рост и развитие деревьев лиственницы на дражных отвалах, как правило, лучше, чем на соседних целинных марях. В частности, индексы ИМК и ИМХ характеризуют развитие внутренней ассимиляционной по-

Таблица 2. Характеристика *Larix cajanderi* на дражных отвалах и целинных марях

Характеристики	Бассейн р. Херпучинка		Бассейн р. Тайон-Эльга	
	Отвал	Марь	Отвал	Марь
Число деревьев	8	9	1	1
Возраст дерева, лет	17–42	18–44	около 30	35
Возрастное состояние дерева	виргинильное	виргинильное	молодое генеративное	молодое генеративное
Высота дерева, м	4–6.5	2.5–4	4.5	4.5
Диаметр дерева на высоте 1.3 м, см	3–6	2–4	5	5
Длина хвои, мм	20.0 ± 0.8	16.6 ± 0.6	16.7 ± 0.6	13.3 ± 0.2
Ширина хвои, мкм	771 ± 11	787 ± 18	553 ± 17	698 ± 16
Высота хвои, мкм	398 ± 13	387 ± 4	329 ± 5	359 ± 11
Длина устьиц, мкм	60.1 ± 0.8	55.5 ± 0.7	44.4 ± 1.3	45.9 ± 1.3
Ширина устьиц, мкм	47.8 ± 1.2	44.2 ± 0.6	37.6 ± 0.7	32.0 ± 0.8
Диаметр клеток эпидермиса, мкм	13.2 ± 0.3	14.2 ± 0.4	13.0 ± 0.3	14.1 ± 0.4
Диаметр клеток эндодермы, мкм	29.5 ± 1.4	30.4 ± 1.4	21.0 ± 0.9	26.4 ± 1.2
Число клеток мезофилла на ед. площади листа, тыс./см ²	125.3 ± 8.4	100.3 ± 4.9	113.4 ± 4.4	83.1 ± 5.5
Объем клетки мезофилла, тыс. мкм ³	42.7 ± 1.6	34.0 ± 1.7	30.8 ± 1.4	36.5 ± 0.2
Поверхность клетки мезофилла, тыс. мкм ²	9.6 ± 0.3	8.3 ± 0.3	7.0 ± 0.3	8.1 ± 0.4
Индекс мембран клеток мезофилла (ИМК), см ² /см ²	12.0 ± 1.2	8.3 ± 0.8	8.0 ± 0.5	6.8 ± 0.5
Число хлоропластов в клетке мезофилла, шт.	90 ± 5	89 ± 8	108.4 ± 7.9	77.3 ± 0.9
Число хлоропластов на единицу площади листа, млн./см ²	11.3 ± 1.4	8.9 ± 1.2	12.2 ± 1.0	6.4 ± 0.7
Диаметр хлоропласта, мкм	4.5 ± 0.1	3.3 ± 0.14	4.3 ± 0.1	3.4 ± 0.1
Объем хлоропласта, мкм ³	21.7 ± 1.4	11.8 ± 1.0	20.4 ± 1.2	12.9 ± 0.9
Поверхность хлоропласта, мкм ²	37.2 ± 1.4	24.7 ± 1.3	35.5 ± 1.5	25.9 ± 0.3
Индекс мембран хлоропластов (ИМХ), см ² /см ²	4.2 ± 0.7	2.2 ± 0.4	4.3 ± 0.4	1.7 ± 0.2

Примечание. Полужирным шрифтом показаны достоверные различия при $p = 0.05$. В бассейне р. Херпучинка изучена хвоя 2002 г., в бассейне р. Тайон-Эльга – хвоя 2001 г.

верхности и, как правило, высоко коррелируют со скоростью фиксации CO₂ (Araus et al., 1986; Evans et al., 1994). Как показано для травянистых растений, в оптимальных условиях произрастания индексы мембран хлоропластов и клеток мезофилла имеют максимальные значения (Иванова, Пьянков, 2002).

Наблюдения показали, что на отвалах лиственница приурочена к особым микроэкологическим местам с включениями глины или древесины (глины с трудом поддаются промывке и частично поступают в отвал в виде комьев, которые интенсивно выветриваются, древесина встречается в отвалах на плохо расчищенных полигонах), западинам с привнесенным опадом, основательно или слегка разровненной поверхности (в результате даже однократного прохождения легкого бульдозера на поверхности оказываются более мелкие каменистые фракции и грунт несколько уплотняется). Приуроченность растений на дражных отвалах к неровностям рельефа и скоплениям мел-

козема отмечают многие авторы (Сапожников, Морин, 2000, и др.).

На дражных отвалах одним из лимитирующих жизнь растений факторов является недостаток влаги. Известна тенденция, что у растений одного вида в засушливых условиях формируются более мелкие клетки мезофилла (Мокроносов, 1978; Горышина, 1989). Однако полученные нами данные показывают, что клетки мезофилла на дражных отвалах могут быть крупнее, чем на мари (см. табл. 2, бассейн р. Херпучинка). По-видимому, в этих случаях недостаток влаги на отвалах не является существенным лимитирующим фактором, а лучшие условия произрастания (о чем свидетельствует ряд таксационных характеристик деревьев и морфоанатомических параметров хвои) обусловлены отсутствием мерзлоты и значительно более высокими температурами (в особенности – почвогрунта) в вегетационный сезон. Такой тепломелиоративный эффект обычно наблюда-

ется при разработке россыпей в районах с вечной мерзлотой (Воронихина и др., 1991).

Изложенные данные и результаты исследований других авторов позволяют еще раз подчеркнуть ту значительную роль, которую играет *Larix cajanderi* в природных и антропогенных сукцессиях по всему своему ареалу.

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 00-05-64995).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронихина Е.А., Запоров А.Ю., Морозова В.В. Экологическое прогнозирование при разработке россыпей // Всесоюзная научная конференция "Проблемы организации территории регионов нового освоения". Хабаровск: Ин-т водных и экологических проблем ДВО РАН, 1991. Ч. 3. С. 75–79.
- Горьшнина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 203 с.
- Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 17–28.
- Крупская Л.Т. Охрана и рациональное использование земель на горных предприятиях Приамурья и Приморья. Хабаровск: Ин-т горного дела ДВО РАН, 1992. 176 с.
- Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Уральский гос. ун-т, 1978. С. 5–30.
- Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 61. Вып. 3. Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л.: ВНИИ растениеводства, 1978. С. 119–133.
- Осинов С.В. Растительные сукцессии на дражных и гидравлических полигонах в бассейнах рек Керби и Нилан (Буреинское нагорье, Дальний Восток) // Регионы нового освоения: состояние, потенциал, перспективы в начале третьего тысячелетия: Мат-лы междунар. науч. конф. Владивосток–Хабаровск: ДВО РАН, 2002. Т. 2. С. 68–70.
- Петров Е.С., Новороцкий П.В., Ленишин В.Т. Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток–Хабаровск: Дальнаука, 2000. 174 с.
- Сапожников А.П., Морин В.А. О почво- и лесообразовательных процессах после горных работ, связанных с добычей золота // Научные и практические аспекты добычи цветных и благородных металлов. Хабаровск: Ин-т горного дела ДВО РАН, 2000. Т. 2. С. 433–440.
- Сапожников А.П., Морин В.А., Чельшев В.А. Об эколого-лесоводственной оценке земель, нарушенных золотодобычей (на примере Хабаровского края) // География и природные ресурсы. 1994. № 3. С. 43–48.
- Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1966. Вып. 25. Ч. 2. 312 с.
- Шляхов С.А., Осинов С.В. Техногенные поверхностные образования на месте разработки россыпных месторождений золота (Буреинское нагорье, Дальний Восток) // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1106–1114.
- Araus J., Alegre L., Tapia L., Calafel R., Serret M. Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants // Am. J. Bot. 1986. № 73. P. 1760–1770.
- Evans J.R., Von Caemmerer S., Setchell B.A., Hudson G.S. The relationship between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco // Aust. J. Plant Physiol. 1994. № 21. P. 475–495.